

Curso 2011/12  
**CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/35**  
I.S.B.N.: 978-84-15910-35-0

**MIGUEL ANTONIO PADRÓN MEDEROS**

**Caracterización morfológica y genética de especies  
arbustivas de los géneros *Salsola* L. y *Suaeda* Forssk.  
ex J.F. Gmel. en las Islas Canarias**

**Directores**

**JORGE ALFREDO REYES BETANCORT  
ARNOLDO SANTOS GUERRA  
IRMA ROSANA GUMA**



**SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS**  
**Serie Tesis Doctorales**

## **AGRADECIMIENTOS**

Deseo expresar mi agradecimiento a mis directores de tesis Alfredo, Rosana y Arnoldo, por su labor de dirección y todos los conocimientos que me han transmitido. Especialmente a Alfredo le agradezco por su siempre generosa disposición para ayudar y por brindarme su amistad.

A todos los integrantes del Departamento de Botánica de la Universidad de La Laguna, especialmente a Katy por su “tutela” e iniciarme en el mundo de la Botánica.

A todo el personal del Jardín de Aclimatación de La Orotava.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA) por concederme una beca predoctoral-INIA durante el período 2005-2009.

A mis padres y a mi hermana, por soportar mis malos momentos y darme siempre su apoyo incondicional.

# ÍNDICE GENERAL

<b>1. Introducción y objetivos</b> .....	<b>1</b>
1.1. Antecedentes de estudios en <i>Salsola</i> y <i>Suaeda</i> en las islas Canarias .....	9
<b>2. Material y métodos</b> .....	<b>15</b>
2.1. Muestreo.....	17
2.2. Caracterización.....	26
2.2.1. Aspectos morfológicos.....	26
2.2.2. Aspectos genéticos.....	28
• Recuentos de cromosomas.....	28
• Marcadores <i>ISSR</i> .....	28
2.2.3. Aspectos biológicos.....	33
• Autoecología y fitosociología de las especies.....	33
• Ensayos de germinación.....	34
2.3. Presentación de los resultados.....	36
<b>3. Resultados y Discusión</b> .....	<b>39</b>
<b>3.1. Género <i>Salsola</i> L.</b> .....	<b>41</b>
• Clave de identificación.....	66
• Catálogo de especies arbustivas de <i>Salsola</i> en las islas Canarias	
* <i>Salsola divaricata</i> .....	67
* <i>Salsola tetrandra</i> .....	91
* <i>Salsola vermiculata</i> .....	101
<b>3.2. Género <i>Suaeda</i> Forssk. ex J.F. Gmelin</b> .....	<b>117</b>
• Clave de identificación.....	136
• Catálogo de especies arbustivas de <i>Suaeda</i> en las islas Canarias	
* <i>Suaeda fruticosa</i> .....	137
* <i>Suaeda ifniensis</i> .....	145
* <i>Suaeda mollis</i> .....	156
* <i>Suaeda vera</i> .....	168
<b>3.3 Consideraciones generales</b> .....	<b>181</b>
3.3.1. Género <i>Salsola</i> L. ....	181
3.3.2. Género <i>Suaeda</i> Forssk. ex J.F. Gmelin .....	188
3.3.3. Autoecología de las especies arbustivas de los géneros <i>Salsola</i> y <i>Suaeda</i> en Canarias .....	192

**4. Conclusiones ..... 197**

**5. Bibliografía..... 201**

**6. Anexos**

-Anexo I: Tabla fitosociológica sintética.

-Anexo II: Listado de documentos incluidos en el CD adjunto.

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Salsola divaricata</i> . analizadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	19
<b>Figura 2.</b> Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Salsola vermiculata</i> analizadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	20
<b>Figura 3.</b> Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Salsola tetrandra</i> analizadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	21
<b>Figura 4.</b> Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Suaeda fruticosa</i> analizadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	22
<b>Figura 5.</b> Distribución geográfica de las poblaciones estudiadde <i>Suaeda ifniensis</i> analizadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	23
<b>Figura 6.</b> Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Suaeda mollis</i> analizadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	24
<b>Figura 7.</b> Distribución geográfica de las poblaciones de <i>Suaeda vera</i> analizadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	25
<b>Figura 8.</b> Detalle de un acodo observado en la especie <i>Salsola divaricata</i> .....	44
<b>Figura 9.</b> Aspecto general de los cotiledones de <i>S. divaricata</i> (9A), <i>S. vermiculata</i> (9B) y <i>S. tetrandra</i> (9C).....	45
<b>Figura 10.</b> Diferentes portes encontrados en <i>Salsola divaricata</i> .....	46
<b>Figura 11.</b> Diferentes tipos de pelos encontrados en las especies de <i>Salsola</i> estudiadas.....	47
<b>Figura 12.</b> Detalle de la morfología foliar de <i>S. divaricata</i> (12A) y <i>S. vermiculata</i> (12B).....	48
<b>Figura 13.</b> Variabilidad morfológica observada en las hojas de las especies de <i>Salsola</i> estudiadas .....	49
<b>Figura 14.</b> <i>Salsola</i> .....	52
<b>Figura 15.</b> Variabilidad morfológica detectada en las bractéolas de las especies de <i>Salsola</i> estudiadas .....	53
<b>Figura 16.</b> Variabilidad morfológica detectada en los tépalos de las distintas especies de <i>Salsola</i> analizadas.....	54
<b>Figura 17.</b> Detalles de diferentes partes del androceo en el género <i>Salsola</i> .....	55
<b>Figura 18.</b> Variabilidad morfológica del gineceo dentro del género <i>Salsola</i> .....	57
<b>Figura 19.</b> Variabilidad morfológica encontradas en las alas de la especie <i>S. vermiculata</i> .....	58
<b>Figura 20.</b> Diferente coloración de las alas detectada en varias de las especies de <i>Salsola</i> examinadas. ....	58
<b>Figura 21.</b> Placas metafásicas obtenidas en el análisis cromosomático para el género <i>Salsola</i> .....	59
<b>Figura 22.</b> Marcadores <i>ISSR</i> obtenidos con el cebador 834 para la especie <i>Salsola divaricata</i> . .....	61
<b>Figura 23.</b> Diferentes aspectos teratológicos observados en <i>S. divaricata</i> (A) y <i>S. vermiculata</i> (B) .....	65
<b>Figura 24.</b> Pliego de <i>S. divaricata</i> recolectado por Francis Masson en 1778 en la isla de Tenerife y depositado en BM. ....	68
<b>Figura 25.</b> <i>Typus</i> de <i>Seidlitzia orotavensis</i> (25A) y <i>S. lowei</i> (25B).....	70
<b>Figura 26.</b> Detalle de una bractéola de <i>Salsola gymnomaschala</i> Maire (26A). Detalle de brácteas de <i>S. divaricata</i> (26B) .....	72
<b>Figura 27.</b> Mapas de distribución de <i>S. divaricata</i> en las islas Canarias.....	73
<b>Figura 28.</b> Aspecto de los cromosomas de <i>S. divaricata</i> .....	75
<b>Figura 29.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de <i>S. divaricata</i> analizados utilizando el índice de similtud de <i>Dice</i> .....	80

<b>Figura 30.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de <i>S. divaricata</i> estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ) .....	84
<b>Figura 31.</b> Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de <i>S. divaricata</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	85
<b>Figura 32.</b> Velocidad de germinación (VG) de las semillas de <i>S. divaricata</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	85
<b>Figura 33.</b> Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de <i>S. divaricata</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl. ....	86
<b>Figura 34.</b> Mapas de distribución de <i>S. tetrandra</i> en las islas Canarias.....	92
<b>Figura 35.</b> Aspecto de los cromosomas de <i>S.tetrandra</i> .....	93
<b>Figura 36.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de <i>S.tetrandra</i> analizados utilizando el índice de similitud de <i>Dice</i> .....	96
<b>Figura 37.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de <i>S. tetrandra</i> estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ) .....	97
<b>Figura 38.</b> Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de <i>S. tetrandra</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	98
<b>Figura 39.</b> Velocidad de germinación (VG) de las semillas de <i>S. tetrandra</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	98
<b>Figura 40.</b> Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de <i>S. tetrandra</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	99
<b>Figura 41.</b> Morfología de las brácteas en <i>S. vermiculata</i> . ....	102
<b>Figura 42.</b> Variabilidad de estilos observada en <i>S. vermiculata</i> .....	103
<b>Figura 43.</b> <i>Typus</i> de <i>S. frankenioides</i> (43A) y <i>S. portilloi</i> (43B) .....	104
<b>Figura 44.</b> Mapas de distribución de <i>S. vermiculata</i> en las islas Canarias.....	105
<b>Figura 45.</b> Aspecto de los cromosomas de <i>S.vermiculata</i> .....	107
<b>Figura 46.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de <i>S.vermiculata</i> analizados utilizando el índice de similitud de <i>Dice</i> .....	110
<b>Figura 47.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de <i>S.vermiculata</i> estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ) .....	112
<b>Figura 48.</b> Porcentaje (PG, 48A) y velocidad (VG, 48B) de germinación de las semillas de <i>S. vermiculata</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl... ..	113
<b>Figura 49.</b> Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de <i>S. vermiculata</i> incubadas a 10/20°C, 15/25°C y 20/30°C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	114
<b>Figura 50.</b> Detalle de un acodo en <i>S. vera</i> (50A). Aspecto general de los cotiledones de <i>S. vera</i> (50B), <i>S. ifniensis</i> (50C) y <i>S. mollis</i> (50D).....	120
<b>Figura 51.</b> Diferentes hábitos observados en el género <i>Suaeda</i> .....	121
<b>Figura 52.</b> Aspecto general del ápice de las ramas de <i>S. vera</i> (52A) y <i>S. ifniensis</i> (52B). Detalle de un pelo de <i>S. ifniensis</i> (52C).....	122
<b>Figura 53.</b> <i>Suaeda</i> .....	123
<b>Figura 54.</b> Detalle de las brácteas de <i>S. ifniensis</i> (54A) y <i>S. mollis</i> (54B) .....	125
<b>Figura 55.</b> Variabilidad morfológica detectada en las bractéolas en el género <i>Suaeda</i> (55A). Detalle de una flor de <i>S. fruticosa</i> (55B) .....	126
<b>Figura 56.</b> Detalle de una flor de <i>S. fruticosa</i> (56A). Variabilidad morfológica detectada en las anteras dentro del género <i>Suaeda</i> (56B).....	127
<b>Figura 57.</b> Variabilidad morfológica observada en los estigmas dentro del género <i>Suaeda</i> . ....	128
<b>Figura 58.</b> Variabilidad observada en las semillas dentro del género <i>Suaeda</i> (58A). Detalle de un embrión (58B).....	129
<b>Figura 59.</b> Placas metafásicas o profásicas tardías obtenidas en el análisis cromosómico para el género <i>Suaeda</i> .....	130

<b>Figura 60.</b> Marcadores <i>ISSR</i> obtenidos con el cebador 834 para la especie <i>S. ifniensis</i> .....	132
<b>Figura 61.</b> Diferentes aspectos teratológicos observados en <i>S. vera</i> .....	135
<b>Figura 62.</b> <i>Typus</i> de <i>S. fruticosa</i> Forssk. ex J.F. Gmel.....	138
<b>Figura 63.</b> Mapa de distribución de <i>S. fruticosa</i> en las islas Canarias. ....	139
<b>Figura 64.</b> Aspecto de los cromosomas de <i>S. fruticosa</i> . ....	139
<b>Figura 65.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de <i>S. fruticosa</i> analizados utilizando el índice de similitud de <i>Dice</i> .....	141
<b>Figura 66.</b> Análisis <i>PCoA</i> con los individuos de <i>S. fruticosa</i> estudiados .....	142
<b>Figura 67.</b> Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de <i>S. fruticosa</i> incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	143
<b>Figura 68.</b> Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de <i>S. fruticosa</i> incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	143
<b>Figura 69.</b> <i>Lectotypus</i> de <i>S. ifniensis</i> (69A). <i>Isolectotypus</i> de <i>S. ifniensis</i> (69B).....	146
<b>Figura 70.</b> Mapa de distribución de <i>S. ifniensis</i> en las islas Canarias.....	146
<b>Figura 71.</b> Aspecto de los cromosomas de <i>S. ifniensis</i> .....	148
<b>Figura 72.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de <i>S. ifniensis</i> analizados utilizando el índice de similitud de <i>Dice</i> .....	150
<b>Figura 73.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de <i>S. divaricata</i> estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ) .....	151
<b>Figura 74.</b> Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de <i>S. ifniensis</i> incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	152
<b>Figura 75.</b> Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de <i>S. ifniensis</i> incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	153
<b>Figura 76.</b> Pliego FI 156861 identificado por Desfontaines como <i>Salsola mollis</i> .....	157
<b>Figura 77.</b> <i>Typus</i> de <i>S. vermiculata</i> (77A) y <i>syntypus</i> de <i>S. pruinosa</i> (77B).....	157
<b>Figura 78.</b> Ramas floríferas <i>S. mollis</i> y <i>S. pruinosa</i> .....	158
<b>Figura 79.</b> Mapa de distribución de <i>S. mollis</i> en las islas Canarias.....	159
<b>Figura 80.</b> Aspecto de los cromosomas en profase de <i>S. mollis</i> .....	160
<b>Figura 81.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de <i>S. mollis</i> analizados utilizando el índice de similitud de <i>Dice</i> .....	163
<b>Figura 82.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de <i>S. mollis</i> estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ) .....	164
<b>Figura 83.</b> Análisis <i>PCoA</i> con los individuos de <i>S. fruticosa</i> y <i>S. mollis</i> estudiados.....	165
<b>Figura 84.</b> Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de <i>S. mollis</i> incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	166
<b>Figura 85.</b> Porcentaje de recuperación (RG) de las semillas de <i>S. mollis</i> incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	166
<b>Figura 86.</b> Mapa de distribución de <i>S. vera</i> en las islas Canarias.....	169
<b>Figura 87.</b> Aspecto de los cromosomas de <i>S. vera</i> .....	171
<b>Figura 88.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de <i>S. vera</i> analizados utilizando el índice de similitud de <i>Dice</i> .....	174
<b>Figura 89.</b> Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de <i>S. divaricata</i> estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ) .....	175
<b>Figura 90.</b> Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de <i>S. vera</i> incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl .....	176
<b>Figura 91.</b> Análisis de Coordenadas Principales ( <i>PCoA</i> ) de todos los inventarios estudiados .	193

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Relación cronológica de las especies de los géneros <i>Salsola</i> y <i>Suaeda</i> citadas para las islas Canarias. ....	13
<b>Tabla 2.</b> Poblaciones de <i>Salsola divaricata</i> estudiadas mediante marcadores <i>ISSR</i> . ....	18
<b>Tabla 3.</b> Poblaciones de <i>Salsola vermiculata</i> estudiadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	20
<b>Tabla 4.</b> Poblaciones de <i>Salsola tetrandra</i> estudiadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	21
<b>Tabla 5.</b> Poblaciones de <i>Suaeda fruticosa</i> estudiadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	22
<b>Tabla 6.</b> Poblaciones de <i>Suaeda ifniensis</i> estudiadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	23
<b>Tabla 7.</b> Poblaciones de <i>Suaeda mollis</i> estudiadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	24
<b>Tabla 8.</b> Poblaciones de <i>Suaeda vera</i> estudiadas mediante marcadores <i>ISSR</i> .....	25
<b>Tabla 9.</b> Caracteres morfológicos estudiados en las especies arbustivas de <i>Salsola</i> y <i>Suaeda</i> . ..	27
<b>Tabla 10.</b> Cebadores utilizados para la amplificación de <i>ISSR</i> .....	29
<b>Tabla 11.</b> Tabla de parámetros calculados mediante el análisis de la varianza molecular ( <i>AMOVA</i> ) .....	31
<b>Tabla 12.</b> Escalas de abundancia-dominancia utilizadas en la caracterización fitosociológica. ..	34
<b>Tabla 13.</b> Recuentos cromosómicos realizados en el género <i>Salsola</i> .....	59
<b>Tabla 14.</b> Cebadores utilizados en la amplificación para la obtención de marcadores <i>ISSR</i> en el género <i>Salsola</i> .....	61
<b>Tabla 15.</b> Índice de Shannon ( <i>I</i> ) y porcentaje de loci polimórficos ( <i>P</i> ) por especie del género <i>Salsola</i> .....	61
<b>Tabla 16.</b> Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en <i>S. divaricata</i> .....	76
<b>Tabla 17.</b> Índice de Shannon ( <i>I</i> ) y porcentaje de loci polimórficos ( <i>P</i> ) de las poblaciones de <i>S. divaricata</i> analizadas. ....	77
<b>Tabla 18.</b> Análisis de la varianza molecular en <i>S. divaricata</i> .....	78
<b>Tabla 19.</b> Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de <i>S. divaricata</i> analizadas ..	79
<b>Tabla 20.</b> Valores del ANOVA para los parámetros germinativos analizados en <i>S. divaricata</i> ....	84
<b>Tabla 21.</b> Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en <i>S. tetrandra</i> .....	94
<b>Tabla 22.</b> Índice de Shannon ( <i>I</i> ) y porcentaje de loci polimórficos ( <i>P</i> ) las poblaciones de <i>S. tetrandra</i> analizadas .....	94
<b>Tabla 23.</b> Análisis de la varianza molecular en <i>S. tetrandra</i> .....	95
<b>Tabla 24.</b> Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de <i>S. tetrandra</i> analizadas ...	96
<b>Tabla 25.</b> Valores del análisis de <i>Kruskal-Wallis</i> para los parámetros germinativos analizados en <i>S. tetrandra</i> .....	97
<b>Tabla 26.</b> Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en <i>S. vermiculata</i> .....	108
<b>Tabla 27.</b> Índice de Shannon ( <i>I</i> ) y porcentaje de loci polimórficos ( <i>P</i> ) las poblaciones de <i>S. vermiculata</i> analizadas .....	109
<b>Tabla 28.</b> Análisis de la varianza molecular en <i>S. vermiculata</i> .....	109
<b>Tabla 29.</b> Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de <i>S. vermiculata</i> analizadas .....	112
<b>Tabla 30.</b> Valores del ANOVA para los parámetros germinativos analizados en <i>S. vermiculata</i> .....	113



<b>Tabla 31.</b> Recuentos cromosómicos realizados en el género <i>Suaeda</i> .....	130
<b>Tabla 32.</b> Cebadores utilizados en la amplificación para la obtención de marcadores <i>ISSR</i> en el género <i>Suaeda</i> .....	131
<b>Tabla 33.</b> Índice de <i>Shannon</i> ( <b>I</b> ) y porcentaje de <i>loci</i> polimórficos ( <b>P</b> ) por especie del género..	132
<b>Tabla 34.</b> Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en <i>S. fruticosa</i> .....	140
<b>Tabla 35.</b> Índice de <i>Shannon</i> ( <b>I</b> ) y porcentaje de <i>loci</i> polimórficos ( <b>P</b> ) de las poblaciones de <i>S. fruticosa</i> analizadas .....	140
<b>Tabla 36.</b> Análisis de la varianza molecular en <i>S. fruticosa</i> .....	141
<b>Tabla 37.</b> Valores del <i>Kruskal-Wallis</i> para los parámetros germinativos analizados en <i>S. fruticosa</i> .....	142
<b>Tabla 38.</b> Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en <i>S. ifniensis</i> .....	148
<b>Tabla 39.</b> Índice de <i>Shannon</i> ( <b>I</b> ) y porcentaje de <i>loci</i> polimórficos ( <b>P</b> ) de las poblaciones de <i>S. ifniensis</i> analizadas.....	149
<b>Tabla 40.</b> Análisis de la varianza molecular en <i>S. ifniensis</i> .....	149
<b>Tabla 41.</b> Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de <i>S. ifniensis</i> analizadas.....	151
<b>Tabla 42.</b> Valores del <i>Kruskal-Wallis</i> para los parámetros germinativos analizados en <i>S. ifniensis</i> .....	152
<b>Tabla 43.</b> Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en <i>S. mollis</i> .....	161
<b>Tabla 44.</b> Índice de <i>Shannon</i> ( <b>I</b> ) y porcentaje de <i>loci</i> polimórficos ( <b>P</b> ) de las poblaciones de <i>S. mollis</i> analizadas.....	161
<b>Tabla 45.</b> Análisis de la varianza molecular en <i>S. mollis</i> .....	162
<b>Tabla 46.</b> Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de <i>S. mollis</i> analizadas...	164
<b>Tabla 47.</b> Valores del <i>Kruskal Wallis</i> para los parámetros germinativos analizados en <i>S. mollis</i> .....	165
<b>Tabla 48.</b> Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en <i>S. vera</i> .....	172
<b>Tabla 49.</b> Índice de <i>Shannon</i> ( <b>I</b> ) y porcentaje de <i>loci</i> polimórficos ( <b>P</b> ) de las poblaciones de <i>S. vera</i> analizadas.....	172
<b>Tabla 50.</b> Análisis de la varianza molecular en <i>S. vera</i> .....	173
<b>Tabla 51.</b> Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de <i>S. vera</i> analizadas.....	175
<b>Tabla 52.</b> Valores de <i>Kruskal-Wallis</i> para los parámetros germinativos analizados en <i>S. vera</i> ..	176

# INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

## 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Los procesos de desertificación están produciendo graves problemas de degradación ambiental en diferentes puntos del planeta, incluido España, donde más de un tercio de la superficie se encuentra afectada. Canarias, junto a Murcia, Valencia y Andalucía son las comunidades autónomas con mayor riesgo de desertificación (ALFONSO, 2005). En concreto, en las islas Canarias determinadas manifestaciones ponen en evidencia estos procesos; valga decir que aproximadamente el 43 % de la superficie insular (unas 320.000 ha) sufre fenómenos graves de erosión hídrica y eólica de los suelos, porcentaje que asciende a casi el 60% si nos centramos en la isla de Fuerteventura (RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ, 2001). Entre las distintas actuaciones encaminadas a paliar la degradación de los suelos destaca la revegetación de las áreas más afectadas por los procesos erosivos y de salinización, teniendo en cuenta que la misma debe garantizar su funcionalidad edafogenética, estabilidad biológica y resistencia ambiental.

Dado que la familia *Chenopodiaceae* engloba a numerosas plantas con un éxito sin precedentes en la colonización de ambientes desérticos y semidesérticos de todo el planeta (KÜHN *et al.*, 2003), el estudio de plantas autóctonas de esta familia, en pro de analizar la potencialidad de las mismas para su uso en proyectos de regeneración-restauración de áreas degradadas, representa una alternativa a la introducción, con este mismo objetivo, de diversas especies alóctonas con alto poder invasor y distinta procedencia (*Maireana* spp., *Atriplex* spp., *Salsola* spp.). De esta manera, podrían evitarse posibles problemas asociados a estas introducciones, cómo el asilvestramiento, la competencia y el desplazamiento de flora autóctona, la introducción de nuevas plagas y enfermedades, etc. (REYES-BETANCORT & SCHOLZ, 2005, REASER *et al.*, 2007, AREVALO *et al.*, 2010, VILA *et al.*, 2010).

Por otro lado, el interés forrajero de muchas de las especies de esta familia hace de este grupo una fuente de gran importancia a la hora de valorar su uso en proyectos de esta índole (PALUDOSI *et al.*, 1999). En este sentido, los arbustos son particularmente importantes en áreas áridas y semiáridas pues pueden ser un recurso alimenticio para la ganadería como suplemento durante los períodos de baja disponibilidad de los pastos, sobre todo durante la estación seca (CORREAL, 1982; CORREAL *et al.*, 1987; LE HOUÉROU, 1991).

Cabe señalar por último la potencialidad de estas especies como recurso en jardinería, ya que el uso de la flora autóctona no solamente contribuye a evitar la introducción de especies exóticas con potencial invasor, sino que también es una garantía para el éxito de un jardín, tanto en el sentido de la adaptación de las plantas, como en el posterior coste de mantenimiento (FRAGA I ARGUIMBAU, 2009).

De todo lo comentado anteriormente se deduce el valor incuestionable que poseen las especies arbustivas de la familia *Chenopodiaceae* como un recurso fitogenético de interés para

Canarias. En este sentido, el esfuerzo hacia el conocimiento y conservación de recursos fitogenéticos en las islas Canarias se ha dirigido en su mayor parte a la recolección/conservación de elementos endémicos de la flora silvestre, donde en torno al 50 % se encuentra conservado en distintos bancos de germoplasma (GÓMEZ-CAMPO *et al.*, 1996). Si nos referimos a recursos fitogenéticos de interés agroalimentario, el Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA) ha desarrollado una importante labor a través de distintos proyectos encaminados a conservar y conocer el valor forrajero y/o ornamental de ciertos elementos autóctonos o endémicos de Canarias [*Bituminaria bituminosa* (L.) C.H. Stirt., *Chamaecytisus proliferus* (L.f.) Link, *Argyranthemum* spp., *Canarina canariensis* (L.) Vatke, etc.] (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1990; CABALLERO & CID, 1992; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1996; MÉNDEZ *et al.*, 2006; GUMA *et al.*, 2011), incrementar la competitividad de las producciones agrarias de Canarias especialmente en el campo de los cultivos tropicales y subtropicales (CABALLERO *et al.*, 2010), etc. Más tardíamente se han abordado otras acciones dentro de este ámbito como el proyecto Interreg III-B Germobanco Agrícola de la Macaronesia, la fundación de diferentes bancos de semillas a escala insular, la creación del CCBAT (Centro de Conservación de la Biodiversidad Agrícola de Tenerife), etc. (RÍOS, 2006). Por todo ello, la realización de trabajos de caracterización de estas especies adquiere una notable relevancia, no sólo como parte de las estrategias destinadas a preservar la diversidad vegetal de las islas en proyectos de conservación *ex situ*, sino para la utilización de dichos trabajos en proyectos futuros sobre revegetación, producción de forraje, etc., según lo expuesto en los párrafos anteriores.

Todo ello nos llevó a planificar un estudio de caracterización, desde una perspectiva multidisciplinar, de las especies arbustivas de los géneros ***Salsola*** L. y ***Suaeda*** Forssk. ex J.F. Gmel. en las islas Canarias. La elección de estos dos géneros vino aparejada por el hecho de presentar el mayor número de especies arbustivas de la familia *Chenopodiaceae*, con dominio fisionómico y estructural dentro de la vegetación alterada de las zonas más áridas de estas islas, así como el prácticamente total desconocimiento de muchas de sus características taxonómicas y genéticas.

El objetivo de una caracterización vegetal consiste en establecer todos los caracteres posibles del organismo estudiado (GONZÁLEZ-ANDRÉS & PITA VILLAMIL, 2001). Por ello, una caracterización vegetal es un ejercicio multidisciplinar cuyas finalidades son, entre otras, llevar a cabo estudios sobre la sistemática de las especies en cuestión, así como un análisis de su diversidad genética (cariológica y molecular). Además, la caracterización también busca una gestión eficiente de los bancos de germoplasma, la definición de nuevas variedades y una búsqueda de marcadores de caracteres agronómicos (GONZÁLEZ-ANDRÉS & PITA VILLAMIL, *op. cit.*), con lo que la investigación de su comportamiento ecológico (hábitat y germinación) también adquiere una notable importancia.

El primer paso de una caracterización es establecer con precisión los límites de las entidades taxonómicas estudiadas, de modo que la ubicación de un vegetal no identificado en la

clase o grupo que le corresponde sea lo más rápida y fácil posible (GONZÁLEZ-ANDRÉS & PITA VILLAMIL, 2001).

Existen abundantes estudios sobre la taxonomía de estos dos géneros, si bien se carecen de tratados globales, debido en parte a la amplísima distribución de algunas de las especies integrantes de los mismos. Además, la dificultad existente para trabajar con ejemplares de herbario de estos dos géneros adquiere una importancia vital. En primer lugar no existe una gran cantidad de recolecciones, lo cual ha llevado en ocasiones a la descripción de especies basadas en escaso material de herbario. A este hecho se suma que los pliegos de estos géneros no suelen contener todos los caracteres diagnóstico, así como que los especímenes tras el desecado pueden parecer completamente diferentes al material fresco, debido al carácter suculento de los tejidos en estos vegetales. Esto cobra especial significado en la acentuación de los rasgos del cáliz en estado seco, como ocurre por ejemplo en el género *Suaeda* (FERREN & SCHENK, 2003).

Por otro lado hay que añadir la gran variabilidad morfológica que presentan las poblaciones, así como la elección de un número bajo de caracteres como diferenciadores de especies, usualmente inconspicuos y presentes sólo durante la floración. Por ello, la correcta identificación de especímenes se consigue con más éxito cuando está basado en material con flores (para observar la forma del ovario) y cálices maduros (para observar la forma de los lóbulos) conteniendo semillas. Como es señalado por FERREN & SCHENK (2003) para el género *Suaeda*, las especies muestran mucha variación en morfología y en la forma de crecimiento, pero ninguno de estos caracteres cualitativos puede ser considerado para ser usado fidedignamente en la separación de *taxa* diferentes a nivel de especie. Además, para la mayoría de los caracteres vegetativos de *Salsola* y *Suaeda* se ha constatado que muestran una gran dependencia ecológica (RILKE, 1999; SCHÜTZE *et al.*, 2003).

Todo esto conlleva que la identificación correcta de las diferentes especies no está exenta de graves problemas dada la gran similitud morfológica de la mayoría de las mismas, haciendo incierto el estatus de muchas de ellas (FREITAG, 1997; KLOPPER & VAN WYK, 2001; MOSYAKIN, 2003, SCHÜTZE *et al.*, 2003). De esta manera, existen dos corrientes a la hora de concebir las especies: una sintetizadora que defiende un concepto de mega especies (FREITAG, 1997) y otra rama analizadora, cuyo mayor exponente es el botánico ruso Victor P. Botschantzev, que ha propuesto un concepto de microespecies (AKHANI *et al.*, 2007).

A lo largo de la historia han sido muchos los autores que se han ocupado del estudio de ambos géneros desde una perspectiva morfológica (LINNEO, 1753; FORSSKAL, 1775; CAVANILLES, 1796; DESFONTAINES, 1798; SCHOUSBOE, 1800; MOQUIN-TANDON, 1840; WILLKOMM, 1852; BOISSIER, 1879, etc.). Ya en el siglo XX y dentro del género *Salsola*, hay que destacar los trabajos de los autores rusos M. Iljin (ILJIN 1936a, 1954) y V. P. Botschantzev, quién además de su trabajo monográfico sobre el género (BOTSCHANTZEV, 1969), realizó una gran cantidad de aportaciones al conocimiento de algunos de sus grupos (BOTZCHANTZEV, 1972, 1974, 1975,

1976, entre otros). Posteriormente, autores como BRULLO (1982, 1984) y FREITAG (1989, 1991, 1997) han ayudado con sus trabajos al mejor entendimiento de muchas de sus especies. Para el género *Suaeda* es necesario reseñar los trabajos efectuados por ULBRICH (1934), ILJIN (1936b), PEDROL & CASTROVIEJO (1988), FREITAG (1989) y AKHANI & PODLECH (1997). Tras los trabajos de SCHENK & FERREN (2001) y SCHÜTZE *et al.* (2003) sobre este mismo género, quedaron aclaradas muchas de las dudas tanto taxonómicas como sistemáticas existentes. Además, recientemente se han llevado a cabo una serie de trabajos taxonómicos centrados en grupos de microespecies dentro de la sección *Brezia* (Moq.) Volkens (LOMONOSOVA & FREITAG, 2003), FREITAG & LOMONOSOVA (2006) sobre el grupo de *S. salsa* (L.) Pall. y LOMONOSOVA *et al.* (2008) sobre el grupo de *S. corniculata* (C. A. Mey.) Bunge.

Por último, también cabe señalar otras obras de contenido más amplio, donde hay destacadas aportaciones al conocimiento de la sistemática de *Salsola* y *Suaeda*, como son las efectuadas por MAIRE (1962), AELLEN *in* TUTIN *et al.* (1964), P.W. BALL *in* TUTIN *et al.* (1964), LUCEÑO *in* CASTROVIEJO *et al.* (1990), BOULOS (1999) y MOLERO & MONTERRAT (2006).

El análisis morfológico, aunque irremplazable, contiene ciertas limitaciones como son: (i) el escaso número de caracteres en algunas ocasiones; (ii) la expresividad variable de los mismos debido a la interacción entre genes y/o la influencia del ambiente y (iii) el tiempo que transcurre hasta que es posible efectuar la medición, ya que con frecuencia hay que esperar al desarrollo total de la planta. Estas limitaciones pueden superarse con el uso de técnicas bioquímicas, como la electroforesis de proteínas e isoenzimas, o técnicas moleculares para analizar polimorfismos en el ADN. Existen actualmente una gran cantidad de técnicas para la detección de variabilidad basada en el ADN, algunas de las cuales se fundamentan en la digestión inicial del ADN con enzimas de restricción (*Restriction fragment length polymorphism, RFLP*), otras dependen del uso de la reacción enzimática denominada reacción en cadena de la polimerasa (*PCR*), como pueden ser los *RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)*, *SSR (Simple Sequence Repeats)*, *ISSR (Inter-Simple Sequence Repeats)*, etc. y por último otras consisten en una combinación de ambas (*Amplified fragment length polymorphism definition, AFLP*) (ARIF *et al.*, 2010). Por todo ello, la técnica elegida es a menudo un compromiso que depende del objetivo de la investigación y la resolución genética necesaria, así como de la capacidad financiera y técnica disponible (MUELLER & WOLFENBARGER, 1999). En este sentido y para superar dichas limitaciones hemos elegido los marcadores *ISSR*, los cuales se han comportado como útiles en trabajos para describir la diversidad genética de muchas plantas (ZIETKIEWICZ *et al.*, 1994, para una revisión ver WOLFE & LISTON, 1998).

Los *ISSR* son un tipo de marcador genético que permite detectar niveles de variación en las regiones de ADN contenidas entre dos microsatélites (GONZÁLEZ & AGUIRRE, 2007). En la técnica de *ISSR* se utilizan oligonucleótidos de aproximadamente 20 pares de bases que contienen las repeticiones di-, tri- o tetranucleótidos habitualmente presentes en los microsatélites. En ocasiones es posible agregar a esta secuencia de uno a tres nucleótidos extras arbitrarios en el extremo 3' o en el 5', que jugarán el papel de "anclas" asegurando así que

la amplificación se inicie siempre en el extremo 5' o en el 3' del microsatélite, respectivamente (ZIETKIEWICZ *et al.*, 1994; BORNET & BRANCHARD, 2001; REDDY *et al.*, 2002). Cuando dos secuencias repetidas se presentan dentro de una distancia amplificable y con una orientación invertida, el cebador complementario a ellas puede inducir la amplificación del segmento de ADN intermedio. La molécula generada, con un tamaño particular (peso molecular), se considera un *locus*, que representa el segmento de ADN entre los microsatélites. Se ha comprobado que el número de bandas amplificadas normalmente en una sola reacción de *ISSR* fluctúa entre 25 a 50. El hecho de usar "anclas" (del inglés *anchored ISSR*) podría resultar una pérdida de información acerca de todo el polimorfismo presente en el individuo. Sin embargo, a la hora de estudiar los resultados obtenidos de todos los *loci*, no existiría resolución suficiente, por lo que es conveniente reducir el número de *loci* a estudiar para que éstos sean evaluables (FERNÁNDEZ ARROYO, 2010). Este patrón característico de productos de *PCR* se considera la "huella digital genética" de cada uno de los individuos analizados. El polimorfismo entre individuos de la misma población puede detectarse, ya que el análisis es sensible a la presencia/ausencia del elemento genómico reconocido por el cebador y a la longitud de la secuencia intermedia amplificada (ZIETKIEWICZ *et al.*, 1994). Estos marcadores poseen un carácter dominante y la ausencia de una banda puede deberse a la no existencia de un sitio de unión completo al cebador debido a una mutación, a rearrreglos estructurales en el cromosoma durante la meiosis, o bien a inserciones y/o deleciones suficientemente grandes como para aumentar o disminuir el tamaño de la banda, de manera que se identifica como un *locus* diferente (GONZÁLEZ & AGUIRRE, 2007).

Son varias las ventajas que ofrece esta técnica, una de ellas es la alta especificidad y reproducibilidad de la misma debido a las temperaturas más altas de hibridación utilizadas en la *PCR* por las características de los cebadores empleados en *ISSR*. Otra ventaja es el alto nivel de variación que detecta, mayor incluso que los marcadores *RAPD* tal y como demuestran trabajos de comparación de variabilidad genética detectada en diferentes organismos con la utilización de ambas técnicas (NAGAOKA & OGIHARA, 1997; PREVOST & WILKINSON, 1999; GUMA, 2001). También son muy recomendables en términos de economía, tiempo a invertir, facilidad, etc., tal y como es señalado por diversos autores (MUELLER & WOLFENBARGER, 1999; BORNET & BRANCHARD, 2001, REDDY *et al.*, 2009). En cuanto a las desventajas existentes en esta técnica, el carácter dominante de estos marcadores impide la detección de heterocigotos y la homología de las bandas es incierta. Todo ello impide el cálculo de ciertos parámetros muy utilizados en trabajos de genética de poblaciones, tales como el  $F_{is}$  y  $F_{it}$  (WRIGHT, 1965), si bien existen programas y parámetros que corrigen estas dificultades de interpretación de datos. Las áreas de aplicación de estas técnicas de *ISSR* son muy variadas, desde identificación de individuos, distinción de variedades intraespecíficas (particularmente en especies con importancia económica), identificación de paternidad y maternidad, mapeo genético, evaluación de diversidad y subdivisión genética en poblaciones, conservación y manejo de especies amenazadas, etc. (DEBNATH *et al.*, 2007; GUPTA *et al.*, 2008; JOHNSON *et al.*, 2009; DJE *et al.*, 2010; SOSA *et al.*, 2010; KANBAR, 2011; LU *et al.*, 2012).

Dentro de los géneros *Salsola* y *Suaeda*, los estudios de biología molecular llevados a cabo han ido encaminados tanto al conocimiento del origen y filogenia de estos géneros (PIANKOV *et al.*, 2001c; SCHÜTZE *et al.*, 2003; AKHANI *et al.*, 2007; WEN *et al.*, 2010) como a estudios poblacionales, más relacionados con trabajos de análisis de variabilidad genética. En este sentido cabe mencionar la notable aportación de varios autores (p.e. RYAN & AYRES, 2000; SOBHIAN *et al.*, 2003; KADEREIT *et al.*, 2005; GASKIN *et al.*, 2006; RYAN *et al.*, 2007; HRUSA & GASKIN, 2008; AYRES *et al.*, 2009), sobre el complejo de *S. tragus* L. *s.l.*, utilizando para ello diferentes técnicas de análisis molecular: izoenzimas, *RAPD*, *ISSR*, *AFLP*, secuenciación. En estos trabajos, los marcadores moleculares se han mostrado como una herramienta poderosa en la delimitación de taxones dentro de grupos de taxonomía especialmente compleja. Por otra parte, también conocemos los trabajos de GAO *et al.* (2009) sobre *S. passerina* Bunge, especie anual halófila abundante en el NW de China. Para el género *Suaeda* nos hemos encontrado con que los trabajos presentes en la bibliografía son más escasos. En este sentido, cabe destacar los trabajos sobre diversidad genética en *S. maritima* L., basados en datos de secuencias de ADN (WEISING & FREITAG, 2007) o mediante la utilización de *AFLP* (PRINZ *et al.*, 2009). Otras aportaciones han sido las de JENA & BAS (2006) sobre *S. nudiflora* (Willd.) Moq. mediante la técnica de *RAPD*, o el trabajo de SONG & ZHANG (2007) sobre *S. salsa*, con un uso combinado de técnicas isoenzimáticas y morfométricas.

Por último, un aspecto complementario pero no menos importante en una caracterización vegetal consiste en la comprensión de la ecología de las especies estudiadas, la dinámica de la vegetación donde se asientan, así como el conocimiento de los requerimientos germinativos de las mismas. Esto favorece el buen desarrollo de futuros trabajos de conservación de dichas especies en general, tanto desde una perspectiva de conservación *ex situ* como *in situ* (GONZÁLEZ-ANDRÉS & PITA VILLAMIL, 2001), así como la planificación de periodos de siembra para incrementar el éxito en el establecimiento de plantas dentro de programas de rehabilitación de áreas degradadas y afectadas por salinidad en regiones áridas o para el aprovechamiento ganadero de dichas especies (LE HOUÉROU, 1991; OSMAN *et al.*, 2006).

En resumen, la combinación de datos morfológicos y moleculares planteados en esta caracterización puede ofrecer una perspectiva adecuada para clarificar la taxonomía del contingente Canario de estos géneros, así como un punto de partida para abordar trabajos en diferentes campos de la biología aplicada. La incorporación de un enfoque molecular se juzga especialmente adecuada en estos dos géneros donde, como ya ha sido señalado anteriormente, los límites específicos se consideran arbitrarios por la extrema rareza de caracteres morfológicos bien definidos (FREITAG, 1997; KLOPPER & VAN WYK, 2001; SCHÜTZE *et al.*, 2003). Sin embargo, la aplicación de estas técnicas no implica prescindir de las metodologías clásicas, sino que los resultados derivados de la aplicación de los diferentes métodos deben considerarse complementarios. La integración de los resultados obtenidos por ambos medios enriquece las conclusiones que puedan extraerse y contribuyen a una aproximación más exacta de la realidad (GONZÁLEZ-ANDRÉS & PITA VILLAMIL, 2001).



***Por todo lo comentado anteriormente, los OBJETIVOS de esta tesis doctoral son los siguientes:***

1 - Conocer la taxonomía de las especies arbustivas o subarbustivas de los géneros *Salsola* y *Suaeda* nativas de Canarias.

2 - Analizar la variabilidad intra- e interpoblacional de las especies estudiadas mediante el análisis de caracteres morfológicos, moleculares, citológicos y ecológicos.

## 1.1 Antecedentes de estudios en *Salsola* y *Suaeda* en las islas Canarias

La histórica dificultad de los estudios taxonómicos y nomenclaturales dentro de la familia Chenopodiaceae puede hacerse extensible a las islas Canarias. Este hecho se halla maximizado por las escasas recolecciones efectuadas en este grupo hasta hace poco tiempo. Además ha suscitado un menor interés en botánicos tanto extranjeros como locales, más focalizados al estudio de la riquísima flora endémica del archipiélago. Así, no es extraño encontrar que hasta la actualidad existan graves discusiones sobre la taxonomía de *Salsola* y *Suaeda*, provocando el desconcierto y la mala interpretación de muchas de sus especies, a pesar de jugar un papel preponderante en el paisaje vegetal, sobre todo en las islas orientales.

A continuación se detallan las diferentes aportaciones realizadas a través del tiempo sobre dichos géneros para el archipiélago Canario.

Las primeras referencias al género *Salsola* en Canarias las podemos encontrar en la obra *Physikalische Beschreibung der Canarischen Inseln* de L. v. Buch (BUCH, 1828). En ella el botánico alemán J. H. F. Link describe por primera vez para la ciencia *Salsola divaricata* Mass. ex Link. En dicho trabajo se recogen además para Canarias cuatro especies más de este género: *S. kali* L. para Gran Canaria, *S. fruticosa* (sin autoría) para Gran Canaria y Lanzarote, *S. ericifolia* Mass. ex Link (*nomem nudum sine descr.*) para Tenerife y *S. lanata* Mass. ex Link (*nomem nudum sine descr.*) para Gran Canaria. Según MOQUIN-TANDON in CANDOLLE (1849) este último nombre hace referencia a lo que hoy es conocido como *Bassia tomentosa* (Lowe) Maire & Weiller in Maire.

En la monografía sobre la familia Chenopodiaceae de MOQUIN-TANDON (1840), *S. divaricata* es incluida en la sinonimia de *S. oppositifolia* Desf. junto a *S. longifolia* Forssk. y *S. divaricata* var. *verticillata* (Schousb.) Moq. Posteriormente, A. Moquin-Tandon, en el tercer tomo de la obra *Histoire Naturelle des Iles Canaries* (WEBB & BERTHELOT, 1846), enumera los siguientes taxa del género *Salsola*: *S. kali*, *S. longifolia* Forssk. y *S. vermiculata* L., ésta último con dos variedades: var. *pubescens* Moq. y var. *villosa* (Del.) Moq., el cual es mencionado como

frecuente en la Punta de Teno (Tenerife). En esta misma obra son citadas para el archipiélago las siguientes especies de *Suaeda*: *S. vermiculata* Forssk. para Gran Canaria y Lanzarote, *S. fruticosa* Forssk. para Lanzarote, y *S. maritima* Moq. sin localidad precisa. Por último, este mismo autor en CANDOLLE (1849) al tratar la especie *Salsola vermiculata* excluye la variedad *villosa* (Del.) Moq. de las islas Canarias.

En 1888 el botánico suizo Hermann Christ recoge en su catálogo florístico de Canarias únicamente a *S. longifolia* Forssk. var. *verticillata* Moq., aportando solamente que dicha especie, de distribución "*littoreae et calidae collinae*", también se encuentra presente en Mogador (Marruecos) (CHRIST, 1888).

O. Kuntze, en su trabajo *Revisio genera plantarum* publicado en 1891, recoge dos especies de *Salsola* para Canarias: *S. longifolia* Forssk. para Tenerife, Graciosa y La Palma y *S. vermiculata* L., de la cual describe la variedad *graciosa* Kuntze para La Graciosa y Lanzarote (KUNTZE, 1891). Este mismo autor, con respecto al género *Suaeda* señala, bajo el nombre de *Lerchea* Hall., la presencia en La Graciosa de *L. maritima* var. *australis* (R. Br.) Kuntze.

Poco después BOLLE (1892) recoge en su flora de las dos islas más orientales del archipiélago las especies *Salsola vermiculata* L. y *Suaeda fruticosa* Forssk., ambas para Fuerteventura y La Graciosa.

Ya en el siglo XX, BORNMÜELLER (1904) recoge en su catálogo florístico para las islas Canarias únicamente la presencia de *Suaeda vermiculata* para la zona de la Isleta en la isla de Gran Canaria. Posteriormente, cabe señalar a PITARD & PROUST (1908), los cuales citan para Canarias las mismas especies de *Suaeda* indicadas por MOQUIN-TANDON in WEBB & BERTHELOT (1846), así como los siguientes *taxa* dentro de *Salsola*: *S. kali*, *S. longifolia*, tanto la variedad típica como la variedad *verticillata*, y *S. vermiculata* con dos variedades: var. *microphylla* (Cav.) Moq. [incluyendo como sinónimo a la var. *glabrescens* Moq.] y var. *flavescens* (Cav.) Moq. [incluyendo como sinónimo a la var. *pubescens* Moq.]

En los años cincuenta, CEBALLOS & ORTUÑO (1951) citan *Suaeda fruticosa* Forssk., siendo por la localidad indicada (Playa de Los Cristianos, Tenerife) quizás la primera referencia válida de *S. fruticosa* para Canarias, si bien los autores incluyen en la sinonimia *Salsola fruticosa* L., sinónimo actual de *S. vera* Forssk. ex J. F. Gmel. Además también recogen la presencia de *Salsola vermiculata* L. para Tenerife.

Sobre la base de material de *Salsola*, ILJIN (1954) describe dos nuevas especies para Canarias, las cuales incluye en el género *Seidlitzia* Bunge ex Boiss.: *S. orotavensis* Iljin, basándose en material recolectado en el Puerto de la Cruz por E. Bourgeau y depositado en los herbarios de LE y K (!), así como *S. lowei* Iljin sobre la base de un pliego recolectado en La Graciosa e incluido en el herbario de R. Lowe (K!).

Más tarde, y en una serie de trabajos sobre el género *Salsola*, BOTSCHTANZEV (1972, 1975, 1976) cita los siguientes *taxa* para Canarias: *S. divaricata*, *S. oppositifolia*, *S. frankenioides* (Caball.) Botsch. y *S. tetrandra* subsp. *occidentalis* Botsch., no citando *S. vermiculata*, cuya distribución restringe a Portugal, España, Cerdeña, Marruecos y Argelia.

Poco después DUVIGNEAUD (1974) cita para la isla de Lanzarote *Salsola tetrandra* Forssk., considerando desafortunadamente dicha cita como la primera de esta especie para territorio español al no conocer el trabajo previo de BOTSCHTANZEV (1972).

Más recientemente FERNÁNDEZ & SANTOS-GUERRA (1983) comentan la existencia para las islas orientales de tres formas diferentes dentro del género *Suaeda* de difícil ubicación taxonómica. A dos de estas formas de carácter arbustivo, a pesar de defender sus diferencias las incluyeron en *S. vera*, mientras que a una tercera, de carácter herbáceo, la tratan como *Suaeda* sp., aludiendo a su posible consideración como una nueva especie.

En su trabajo sobre el charco del Cieno en La Gomera, ARCO AGUILAR & WILDPRET (1990) citan la presencia de *Salsola oppositifolia* Desf., especie que consideran distribuida por todos los ambientes halófilos del litoral canario.

Dos años más tarde sale a la luz el trabajo de S. Castroviejo y M. Luceño donde describen *Salsola marujae* Castroviejo & Luceño sobre la base de la afirmación de que el *taxon* *Salsola divaricata* Mass. ex Link se trata de una especie asimilable al género *Suaeda* (CASTROVIEJO & LUCEÑO, 1992).

Por último es preciso señalar la importante aportación al conocimiento de la familia en Canarias llevado a cabo por REYES-BETANCORT (1998). Dentro de este trabajo y concretamente en el género *Salsola*, se considera a *S. divaricata* como el nombre correcto para las plantas de hojas articuladas y opuestas existentes en el archipiélago, descartando los nombres de *S. longifolia*, *S. oppositifolia* y *S. verticillata* citados con anterioridad para Canarias, y considerándola como endemismo canario. También en este trabajo se hace un estudio crítico de la polimorfa *S. vermiculata*, reconociendo según BOTSCHTANZEV (1975) dentro de ella tres microespecies: *S. brevifolia* Desf., *S. portilloi* Caball. y *S. frankenioides* (Caball.) Botsch., ésta última también citada con posterioridad por WOLFF & ROSINSKI (1999) para Fuerteventura. Con respecto al género *Suaeda*, REYES-BETANCORT (1998) y REYES-BETANCORT *et al.* (2000) consideran a las tres formas reconocidas por FERNÁNDEZ & SANTOS-GUERRA (1983) como *taxa* diferentes: las dos de carácter arbustivo son reconocidas como *S. vera* y *S. ifniensis*, mientras que la de carácter herbáceo es reconocida como conespecífica de *S. maritima* var. *perennans* Maire.

Sobre la base de todo lo comentado con anterioridad, PADRÓN-MEDEROS *et al.* (2009a) hacen un esfuerzo de síntesis para elaborar un catálogo de las especies arbustivas de *Salsola* y

*Suaeda* presentes en Canarias, confirmando entre otras la presencia de *S. fruticosa* Forssk. en la isla de Tenerife (PADRÓN-MEDEROS *et al.*, 2009a, 2009b).

Finalmente exponemos en la Tabla 1 las especies de *Salsola* y *Suaeda* recogidas para Canarias en los catálogos más recientes sobre la flora de este archipiélago [LEMS, 1960; ERIKSSON, HANSEN & SUNDING, 1974, 1979; HANSEN & SUNDING, 1985, 1993; ACEBES GINOVÉS *et al.*, 2001, 2004, 2009; SCHOLZ, 2005].

**Tabla 1.** Relación cronológica de las especies de los géneros *Salsola* y *Suaeda* citadas para las islas Canarias.

LEMS, 1960	ERIKSSON, HANSEN & SUNDING, 1974	ERIKSSON, HANSEN & SUNDING, 1979	HANSEN & SUNDING, 1985	HANSEN & SUNDING, 1993	ACEBES <i>et al.</i> , 2001	ACEBES <i>et al.</i> , 2004	SCHOLZ, 2005 <sup>1</sup>	ACEBES <i>et al.</i> , 2009	ESTA TESIS (2012)
SALSOLA									
<i>S. longifolia</i>	<i>S. longifolia</i>	<i>S. longifolia</i>	<i>S. oppositifolia</i>	<i>S. marujae</i>	<i>S. divaricata</i>	<i>S. divaricata</i>	<i>S. divaricata</i>	<i>S. divaricata</i>	<i>S. divaricata</i>
<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>
		<i>S. tetrandra</i>	<i>S. tetrandra</i>	<i>S. tetrandra</i>	<i>S. tetrandra</i>	<i>S. tetrandra</i>	<i>S. tetrandra</i>	<i>S. tetrandra</i>	<i>S. tetrandra</i>
					<i>S. frankenioides</i>	<i>S. frankenioides</i>	<i>S. frankenioides</i>	<i>S. frankenioides</i>	
SUAEDA									
<i>S. fruticosa</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>	<i>S. vera</i>
<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. vermiculata</i>	<i>S. mollis</i>	<i>S. mollis</i>	<i>S. mollis</i>	<i>S. mollis</i>
					<i>S. ifniensis</i>	<i>S. ifniensis</i>	<i>S. ifniensis</i>	<i>S. ifniensis</i>	<i>S. ifniensis</i>
								<i>S. fruticosa</i>	<i>S. fruticosa</i>

1. SCHOLZ (2005) es un listado sólo para la isla de Fuerteventura.

## MATERIAL Y MÉTODOS

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.1. MUESTREO

Se han realizado diversas expediciones de recolección en las islas del archipiélago Canario con el fin de recolectar muestras poblacionales de las especies objeto de este estudio y poder determinar su distribución geográfica.

En todas las poblaciones estudiadas se ha procedido a la anotación de datos generales sobre las mismas: coordenadas geográficas, altitud, orientación, condiciones ambientales (climáticas y edáficas), datos fenológicos, levantamiento de inventarios de vegetación, etc. Así mismo se ha recolectado material vegetal para su posterior estudio morfológico, muestras de hojas para análisis genéticos, recolección de semillas para proceder al análisis citológico de las especies, así como para poder estudiar los requerimientos germinativos de las mismas. Por último, cabe señalar que en algunas localidades estimadas como representativas de algunas comunidades también se tomaron muestras edáficas. Para ello se recolectó 1 Kg de muestra (tras eliminar una primera capa de 20 cm de suelo) en bolsas plásticas con cierre hermético, para su posterior análisis en laboratorio. Estos análisis han sido realizados por la Unidad de Suelos del ICIA.

También se ha llevado a cabo una expedición al SE de la península Ibérica (Almería), en la cual se han podido herborizar, fuera de nuestra área de estudio, algunas de nuestras especies objetivo así como otras especies afines a las mismas. Todos los pliegos recolectados para su estudio morfológico han sido incluidos en el herbario del Jardín de Acclimatación de plantas de La Orotava (ORT) y la relación de los mismos consta en el apartado de *exsiccata* dedicado a cada especie dentro de los resultados.

En el caso del muestreo de material para el análisis de la diversidad genética, éste se llevó a cabo en función del tamaño poblacional. En cada población se realizaron transectos al azar a lo largo de las mismas, a fin de cubrir de modo eficiente el espacio muestral y capturar la mayor cantidad de variabilidad posible. Las muestras foliares se colocaron en bolsas de plástico cerradas herméticamente, conteniendo gel de sílice de 2-5 mm de diámetro (*N.E.E.D.*, S.L.) para conseguir la desecación y preservación del material. Posteriormente las muestras fueron conservadas dentro de un ultracongelador marca *iShin Europe* a una temperatura estable de  $-75\text{ }^{\circ}\text{C}$ , hasta el momento de proceder a la extracción del ADN. En ocasiones el número de individuos analizados fue menor que el recolectado debido a problemas tanto en la extracción del ADN como en su análisis posterior. En las Tablas 2-7 se presenta un listado de las poblaciones muestreadas para cada especie, en donde consta su localidad, isla de recolección y número de individuos analizados. La ubicación geográfica de las localidades muestreadas para cada especie es proporcionada en las Figuras 1-7.

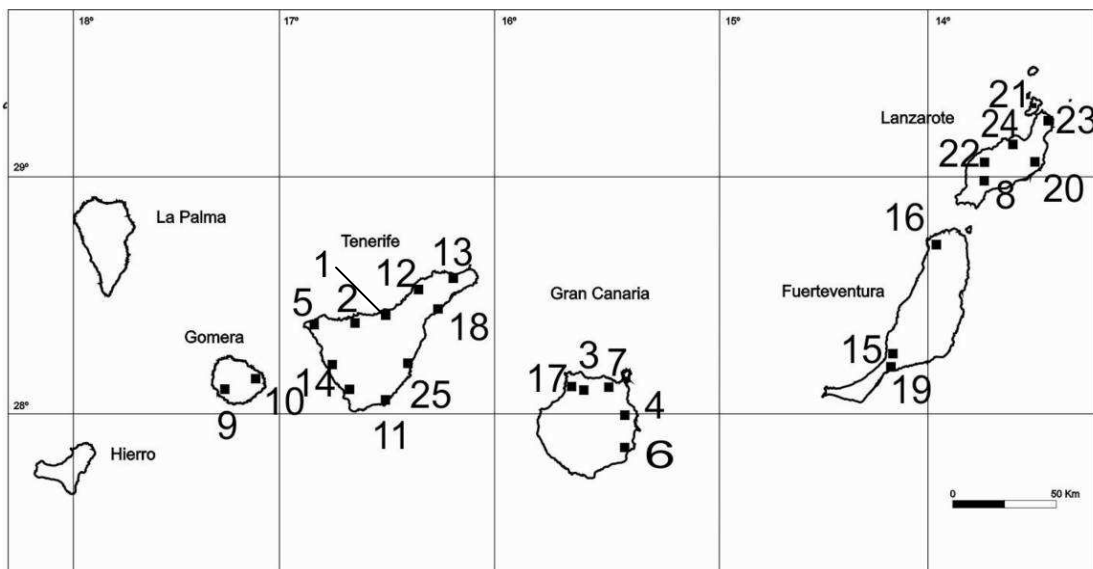
**Tabla 2.** Poblaciones de *Salsola divaricata* estudiadas mediante marcadores *ISSR*. **Cód.:** código de la población. **N:** número de la población. **n:** números de los individuos de la población. **Ne:** número de ejemplares de la población estudiados. **UTM:** coordenadas geográficas de la población.

<b>Cód.</b>	<b>N (n)</b>	<b>Población</b>	<b>Isla</b>	<b>Ne</b>	<b>UTM (28R)</b>
BOL-TF	1 (1-10)	El Bollullo	Tenerife	10	X: 0351223 Y: 3144442
JC-TF	2 (11-20)	Punta Juan Centellas	Tenerife	10	X: 0334070 Y: 3141994
SIL-GC	3 (21-30)	Cuesta de Silva	Gran Canaria	10	X: 0430658 Y: 3107576
JIN-GC	4 (31-40)	Jinámar	Gran Canaria	10	X: 0460836 Y: 3100734
TEN-TF	5 (41-50)	Llanos de Teno Bajo	Tenerife	10	X: 0312804 Y: 3138756
ARI-GC	6 (51-60)	Montaña Arinaga	Gran Canaria	10	X: 0461703 Y: 3082649
RIN-GC	7 (61-70)	El Rincón	Gran Canaria	10	X: 0453263 Y: 3111591
FEM-L	8 (71-79)	Subida a Femés	Lanzarote	9	X: 0622497 Y: 3201638
ING-G	9 (80-89)	Playa del Inglés	La Gomera	10	X: 0269381 Y: 3110428
PUN-G	10 (90-99)	Puntallana	La Gomera	10	X: 0293277 Y: 3113067
MED-TF	11 (100-119)	El Médano	Tenerife	20	X: 034757 Y: 310148
HID-TF	12 (120-129)	Punta del Hidalgo	Tenerife	10	X: 0371639 Y: 3161106
ANA-TF	13 (130-135)	Anaga	Tenerife	6	X: 0384231 Y: 3161655
VAR-TF	14 (136-145)	Varadero, Guía de Isora	Tenerife	10	X: 0319536 Y: 3123034
PAR-F	15 (146-155)	Al O Urb. La Pared	Fuerteventura	10	X: 0576135 Y: 3120720
COT-F	16 (156-168)	El Cotillo	Fuerteventura	13	X: 0596523 Y: 3176187
AGA-GC	17 (169-178)	Agate	Gran Canaria	10	X: 0430658 Y: 3107576



**Tabla 2** (continuación). Poblaciones de *Salsola divaricata* estudiadas mediante marcadores ISSR. **Cód.**: código de la población. **N**: número de la población. **n**: números de los individuos de la población. **Ne**: número de ejemplares de la población estudiados. **UTM**: coordenadas geográficas de la población.

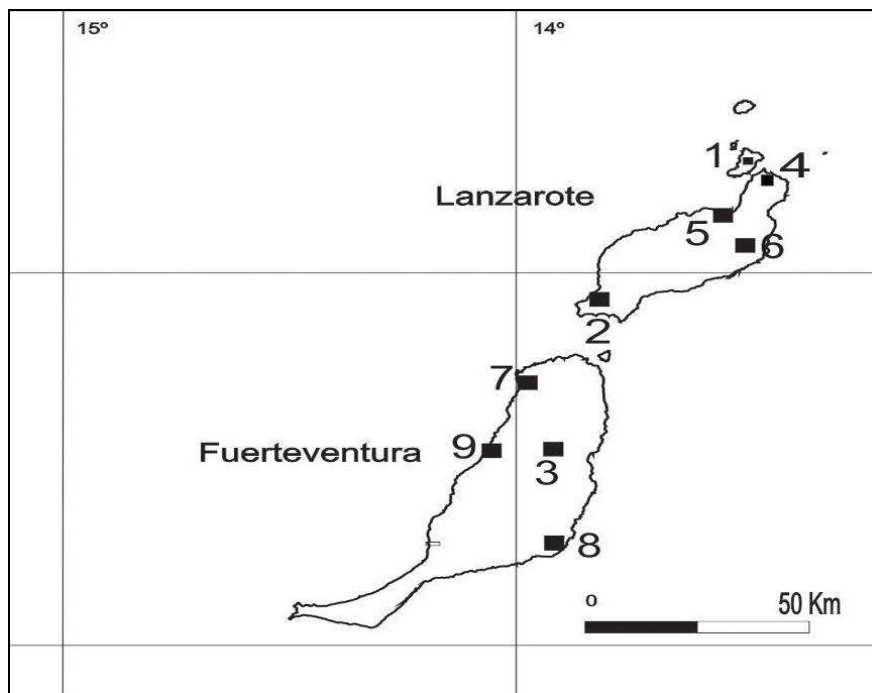
Cód.	N (n)	Población	Isla	Ne	UTM (28R)
CAN-TF	18 (179-188)	Candelaria	Tenerife	10	X: 0365773 Y: 3136607
JAN-F	19 (189-205)	Istmo Jandía	Fuerteventura	17	X: 0572157 Y: 3112614
MUJ-L	20 (206-215)	Punta Mujeres	Lanzarote	10	X: 0650461 Y: 3224940
GRAn-L	21 (216-220)	La Graciosa	Lanzarote	5	X: 0643885 Y: 3238823
MAL-L	22 (221-230)	Playa de las Malvas	Lanzarote	10	X: 0620217 Y: 3215715
MER-L	23 (231-240)	Caletón del Mero	Lanzarote	10	X: 0652573 Y: 3232032
FAM-L	24 (241-250)	Caleta de Famara	Lanzarote	10	X: 0643183 Y: 3223930
HON-TF	25 (251-260)	Acantilados de La Hondura	Tenerife	10	X: 0360223 Y: 3120219



**Fig. 1.** Distribución geográfica de las poblaciones de *Salsola divaricata* analizadas mediante marcadores ISSR.

**Tabla 3.** Poblaciones de *Salsola vermiculata* estudiadas mediante marcadores *ISSR*. **Cód.**: código de la población. **N**: número de la población. **n**: números de los individuos de la población. **Ne**: número de ejemplares de la población estudiados. **UTM**: coordenadas geográficas de la población.

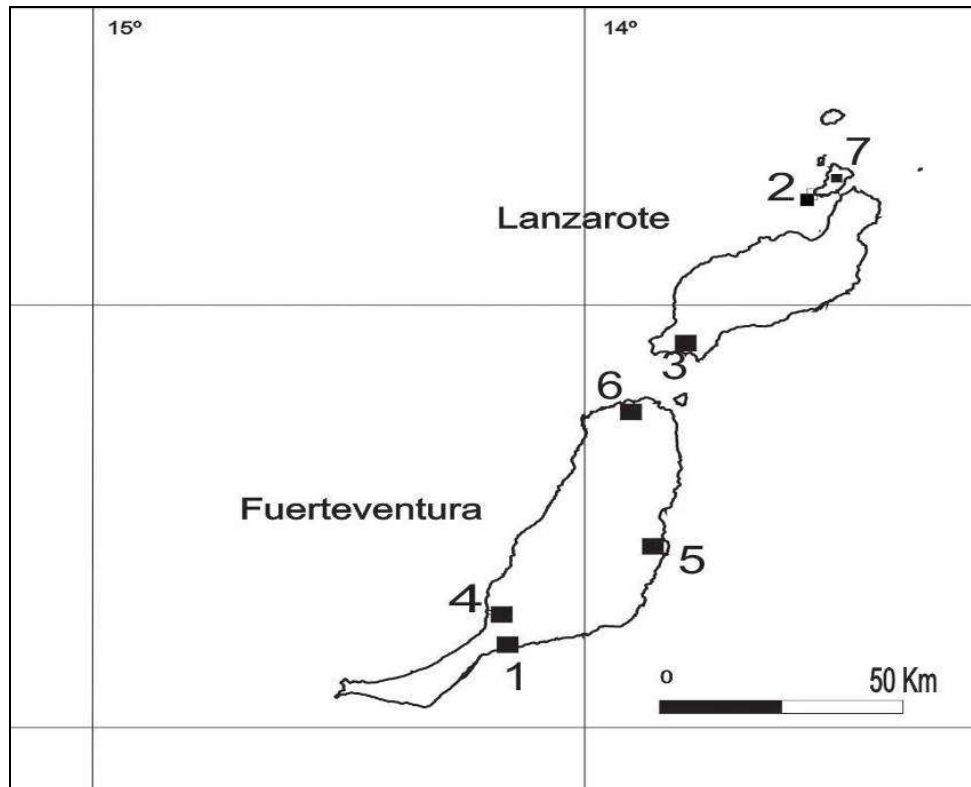
<b>Cód.</b>	<b>N (n)</b>	<b>Población</b>	<b>Isla</b>	<b>Ne</b>	<b>UTM (28R)</b>
GRA-L	1 (1-10)	La Graciosa	Lanzarote	10	X: 0643379 Y: 3233505
RUB-L	2 (11-20)	Llanos del Rubicón	Lanzarote	10	X: 0613552 Y: 3199295
TEF-F	3 (21-30)	Llanos de Tefía	Fuerteventura	10	X: 0598471 Y: 3157961
CAN-L	4 (31-40)	Playa Cantería	Lanzarote	10	X: 0649410 Y: 3233800
FAM-L	5 (41-50)	Caleta Famara	Lanzarote	10	X: 0639858 Y: 3221431
TEG-L	6 (51-60)	Cruce Teguisse- Guatiza	Lanzarote	10	X: 0646012 Y: 3214850
COT-F	7 (61-70)	El Cotillo	Fuerteventura	10	X: 0596523 Y: 3176187
ENT-F	8 (71-80)	Faro de la Entallada	Fuerteventura	10	X: 0602309 Y: 3123794
AV-F	9 (81-90)	Aguas Verdes	Fuerteventura	10	X: 0590040 Y: 3151472



**Fig. 2.** Distribución geográfica de las poblaciones de *Salsola vermiculata* analizadas mediante marcadores *ISSR*.

**Tabla 4.** Poblaciones de *Salsola tetrandra* estudiadas mediante marcadores *ISSR*. **Cód.:** código de la población. **N:** número de la población. **n:** números de los individuos de la población. **Ne:** número de ejemplares de la población estudiados. **UTM:** coordenadas geográficas de la población.

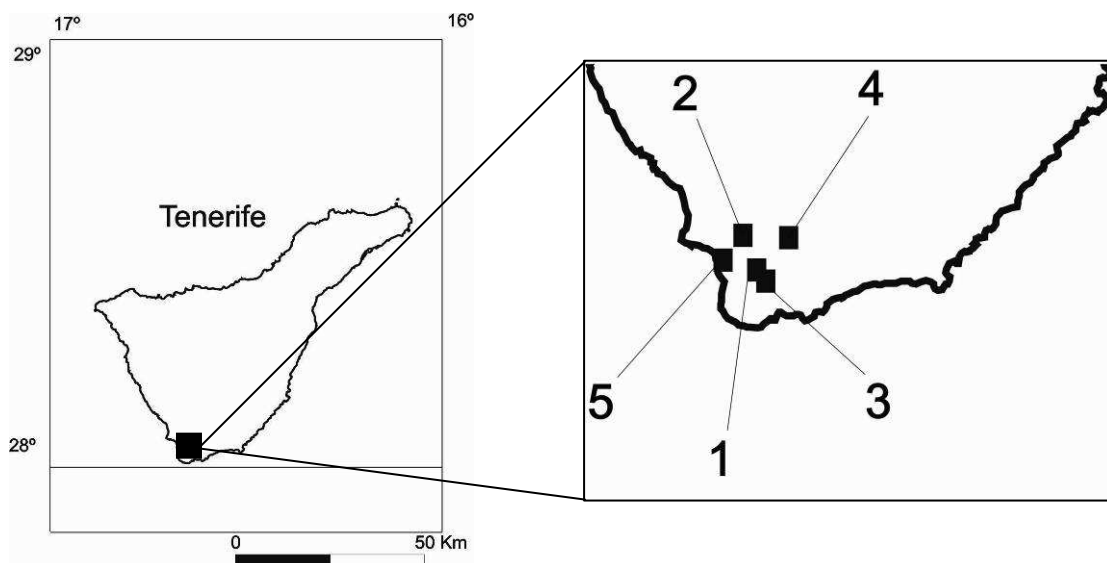
Cód.	N (n)	Población	Isla	Ne	UTM (28R)
ESQ-F	1 (1-10)	Esquinzo	Fuerteventura	10	X: 0582105 Y: 3129439
GRAs-L	2 (11-20)	La Graciosa Sur	Lanzarote	10	X: 0642888 Y: 3233435
PEC-L	3 (21-30)	Pechiguera	Lanzarote	10	X: 0610458 Y: 3193382
HEN-F	4 (31-39)	Mta. Hendida	Fuerteventura	9	X: 0583467 Y: 3135164
FUS-F	5 (40-42)	Caleta de Fuste	Fuerteventura	3	X: 0612772 Y: 3158828
MAJ-F	6 (43-45)	Majanicho	Fuerteventura	3	X: 0603259 Y: 3179860
GRAn-L	7 (46-51)	La Graciosa Norte	Lanzarote	6	X: 0643949 Y: 3238581



**Fig. 3.** Distribución geográfica de las poblaciones de *Salsola tetrandra* analizadas mediante marcadores *ISSR*.

**Tabla 5.** Poblaciones de *Suaeda fruticosa* estudiadas mediante marcadores *ISSR*. **Cód.:** código de la población. **N:** número de la población. **n:** números de los individuos de la población. **Ne:** número de ejemplares de la población estudiados. **UTM:** coordenadas geográficas de la población.

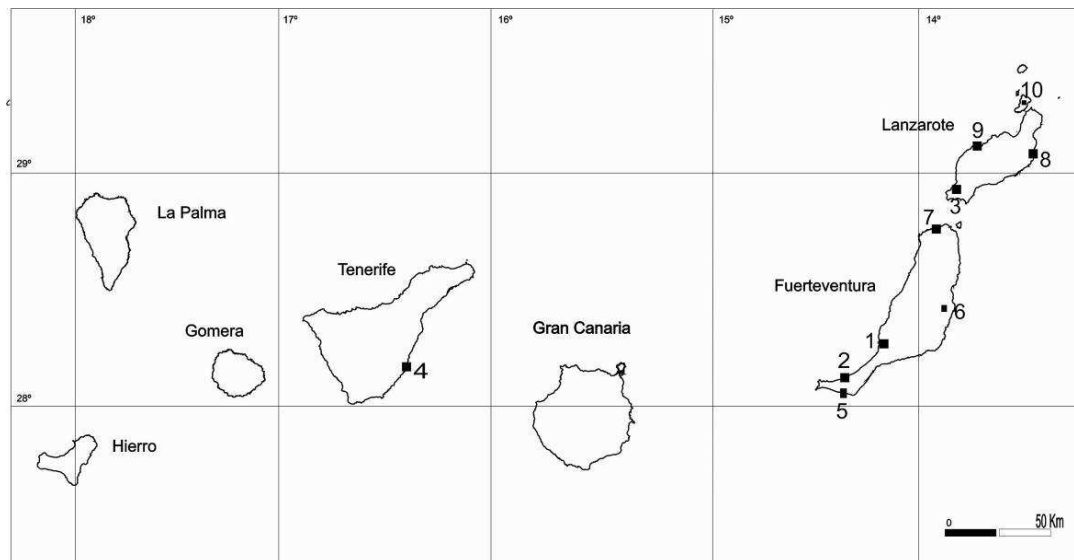
<b>Cód.</b>	<b>N (n)</b>	<b>Población</b>	<b>Isla</b>	<b>Ne</b>	<b>UTM (28R)</b>
JA-TF	1 (1-10)	Juzgados Arona	Tenerife	10	X: 0330616 Y: 3104774
LT-TF	2 (11-12)	Llanos de Troya	Tenerife	2	X: 0330261 Y: 3105675
SC-TF	3 (13-15)	Solares Los Cristianos	Tenerife	3	X: 0331302 Y: 3104922
MP-TF	4 (16-18)	Monkey Park	Tenerife	3	X: 0333543 Y: 3105033
PB-TF	5 (19-26)	Playa del Búnker	Tenerife	8	X: 0329370 Y: 3104967



**Fig. 4.** Distribución geográfica de las poblaciones de *Suaeda fruticosa* analizadas mediante marcadores *ISSR*.

**Tabla 6.** Poblaciones de *Suaeda ifniensis* estudiadas mediante marcadores ISSR. **Cód.:** código de la población. **N:** número de la población. **n:** números de los individuos de la población. **Ne:** número de ejemplares de la población estudiados. **UTM:** coordenadas geográficas de la población.

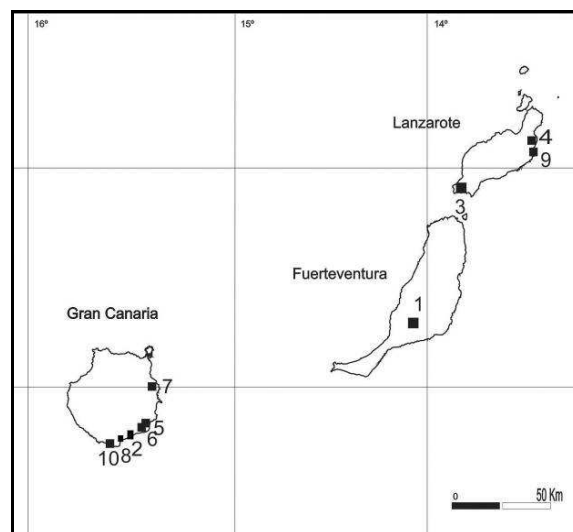
Cód.	N (n)	Población	Isla	Ne	UTM (28R)
GAR-F	1 (1-9)	Barranco Garcey	Fuerteventura	9	X: 0583467 Y: 3135164
COF-F	2 (10-19)	Cofete	Fuerteventura	10	X: 0557909 Y: 31108164
RUB-L	3 (20-29)	Llanos del Rubicón	Lanzarote	10	X: 0613552 Y: 3199295
POR-TF	4 (30-36)	Tabaibal del Porís	Tenerife	7	X: 0359565 Y: 3117183
JAN-F	5 (37-46)	Jandía	Fuerteventura	10	X: 0556692 Y: 3105669
NH-F	6 (47-56)	Nuevo Horizonte	Fuerteventura	10	X: 0612002 Y: 3144146
MAJ-F	7 (57-62)	Majanicho	Fuerteventura	6	X: 0603259 Y: 3179860
ANC-L	8 (63-72)	Los Ancones	Lanzarote	10	X: 0649007 Y: 3210850
SAN-L	9 (73-82)	La Santa	Lanzarote	10	X: 0630981 Y: 3222009
GRA-L	10 (83-95)	La Graciosa	Lanzarote	13	X: 0643379 Y: 3233505



**Fig. 5.** Distribución geográfica de las poblaciones de *Suaeda ifniensis* analizadas mediante marcadores ISSR.

**Tabla 7.** Poblaciones de *Suaeda mollis* estudiadas mediante marcadores *ISSR*. **Cód.:** código de la población. **N:** número de la población. **n:** números de los individuos de la población. **Ne:** número de ejemplares de la población estudiados. **UTM:** coordenadas geográficas de la población.

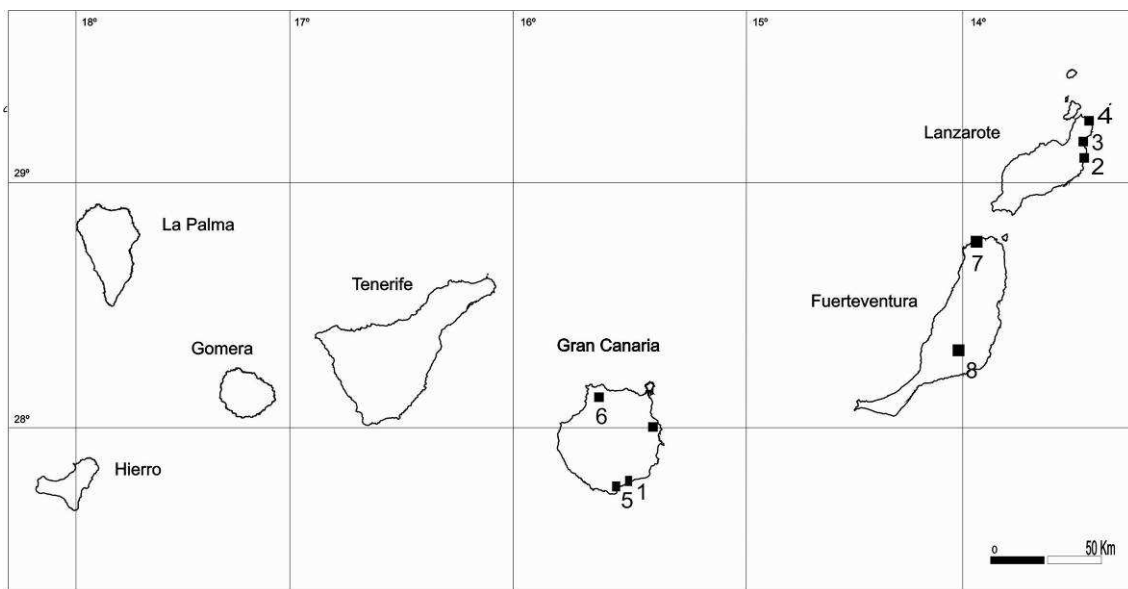
Cód.	N (n)	Población	Isla	Ne	UTM (28R)
CMS-F	1(1-10)	Cardón-Marcos Suárez	Fuerteventura	10	X: 0585968 Y: 3123869
ROM-GC	2 (11-20)	Castillo del Romeral	Gran Canaria	10	X: 0455407 Y: 3075037
RUB-L	3 (21-30)	Llanos del Rubicón	Lanzarote	10	X: 0613552 Y: 3199295
SPC-L	4 (31-38)	S Playa de Los Cocoteros	Lanzarote	8	X: 064348 Y: 3213852
ARI-GC	5 (39-45)	Arinaga	Gran Canaria	7	X: 0461844 Y: 3083388
TEN-GC	6 (46-54)	Salinas de Tenefé	Gran Canaria	9	X: 0458376 Y: 3076563
JIN-GC	7 (55-64)	Jinámar	Gran Canaria	10	X: 046080 Y: 3100801
JUNS-GC	8 (65-73)	Juncalillo del Sur	Gran Canaria	9	X: 0451073 Y: 3073958
ANC-L	9 (74-76)	Los Ancones	Lanzarote	3	X: 0649007 Y: 3210850
MAS-GC	10 (77-82)	Maspalomas	Gran Canaria	6	X: 0441157 Y: 3068908
TES-L	11 (83-89)	Llanos de Teseguite	Lanzarote	7	X: 0646012 Y: 3214850



**Fig. 6.** Distribución geográfica de las poblaciones de *Suaeda mollis* analizadas mediante marcadores *ISSR*.

**Tabla 8.** Poblaciones de *Suaeda vera* estudiadas mediante marcadores *ISSR*. **Cód.:** código de la población. **N:** número de la población. **n:** números de los individuos de la población. **Ne:** número de ejemplares de la población estudiados. **UTM:** coordenadas geográficas de la población.

Cód.	N (n)	Población	Isla	Ne	UTM (28 R)
ROM-GC	1 (1-10)	Castillo del Romeral	Gran Canaria	10	X: 0455407 Y: 3075037
GAR-L	2 (11-20)	La Garita	Lanzarote	10	X: 0649355 Y: 3223114
MUJ-L	3 (21-30)	Punta Mujeres	Lanzarote	10	X: 0651512 Y: 3225536
MER-L	4 (31-40)	Caletón del Mero	Lanzarote	10	X: 0652302 Y: 3232177
JUNS-GC	5 (41-50)	Juncalillo del Sur	Gran Canaria	10	X: 0451073 Y: 3073958
AGA-GC	6 (51-59)	Agaete	Gran Canaria	9	X: 0432405 Y: 3110736
MAJ-F	7 (60-64)	Majanicho	Fuerteventura	5	X: 0603259 Y: 3179860
BCG-F	8 (65-74)	Bco. Catalina García	Fuerteventura	10	X: 0595509 Y: 3130108



**Fig. 7.** Distribución geográfica de las poblaciones de *Suaeda vera* analizadas en la caracterización genética

Para los estudios de germinación y conteos de cromosomas se recolectaron semillas de manera manual, procediendo al corte parcial de inflorescencias al azar y a su colocación en bolsas de papel que fueron trasladadas hasta el laboratorio. A continuación se procedió a la separación de las semillas, las cuales fueron conservadas posteriormente en las dependencias del Banco de Germoplasma del ICIA situado en el Jardín de Acimatación de La Orotava (ESP 117). Las condiciones de conservación fueron a humedad y temperatura estables (4% de humedad ambiental y 4 °C) según lo recomendado por los manuales de conservación de semillas a corto plazo (FAO/IPGRI, 2008), hasta el momento en que fueron utilizadas para las pruebas germinativas y cariológicas. El listado de poblaciones estudiadas desde el punto de vista cariológico es proporcionado en el apartado correspondiente dentro de los resultados.

## 2.2. CARACTERIZACIÓN

El análisis de la variación inter- e intrapoblacional de las especies se llevó a cabo mediante una caracterización morfológica, genética y ecológica. A continuación se describen los pasos llevados a cabo para cada tipo de caracterización.

### 2.2.1. ASPECTOS MORFOLÓGICOS

La caracterización morfológica se efectuó mediante el análisis de una serie de caracteres (cualitativos y cuantitativos) en los estadios vegetativo y reproductivo de las plantas. Para el estudio de los caracteres cuantitativos se realizaron numerosas medidas, tanto en material vivo en el campo como en pliegos de herbario. Una relación de los caracteres cuantitativos estudiados se suministra en la Tabla 9.

Siempre que fue posible se llevaron a cabo 5 medidas al azar en los pliegos recolectados en cada una de las poblaciones investigadas. Los valores mínimos y máximos de cada parámetro, considerando el conjunto de las poblaciones analizadas, se señalan dentro del apartado de descripción de cada especie en los resultados. Para todas las medidas se usó una lupa estereoscópica marca *Olympus SZ-III*. En el estudio de los especímenes desecados fue necesario en ocasiones hidratar las flores con el fin de observar, con mayor precisión, las piezas más características en la identificación taxonómica. La visualización de los diferentes tipos de pelo detectados en las especies examinadas se realizó mediante preparaciones al microscopio óptico, utilizando para ello un microscopio *Olympus CHA*. Los ejemplares, una vez identificados se colocaron en pliegos de herbario, debidamente etiquetados y numerados, para su posterior inclusión en el herbario ORT.



Tabla 9. Caracteres morfológicos estudiados en las especies arbustivas de *Salsola* y *Suaeda*.

Caracteres vegetativos	Caracteres florales
Longitud y anchura de los cotiledones	Longitud de la inflorescencia
Diámetro de la rama principal	Longitud y anchura de las brácteas
Diámetro de la rama secundaria	Longitud y anchura de las bractéolas
Diámetro de la rama de renuevo	Longitud de la flor
Longitud y anchura hoja	Longitud y anchura tépalo
	Longitud de los filamentos estaminales
	Longitud de las anteras
	Longitud de los estilos
	Longitud del ovario
	Número de estigmas ( <i>Suaeda</i> )
	Longitud de los estigmas
	Diámetro de las semillas
	Longitud y anchura del ala mayor ( <i>Salsola</i> )
	Longitud y anchura del ala intermedia ( <i>Salsola</i> )
	Longitud y anchura del ala menor ( <i>Salsola</i> )

Así mismo se procedió a la localización y consulta del material original (*typus*) de todos los *taxa* estudiados así como de aquellos incluidos en sus sinonimias. Para ello se consultaron tanto pliegos de herbario, microfichas, como imágenes digitales de los mismos; facilitados bien por los herbarios de MA, LPA, TFC, C, FI, BM, K, UPS-THUNB.; o bien mediante las plataformas virtuales de varios herbarios (MPU, P, G, C, B, LINN) localizadas en Internet para este fin. También se ha estudiado material, procedente de diversos herbarios, tanto de las especies objetivo de esta tesis como de otras especies afines a éstas. Teniendo en cuenta tanto este material como el recolectado por nosotros, en total han sido examinados más de 450 pliegos. La información de todos ellos se encuentra registrada en el apartado *exsiccata* de cada taxon dentro de resultados. A continuación, se presenta el listado de herbarios consultados siguiendo las directrices de THIERS (2012):

B, *Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlin*, Berlín, Alemania.

BM, *The Natural History Museum*, Londres, Inglaterra.

C, *Natural History Museum of Denmark*, Copenhague, Dinamarca.

FI, *Herbarium Universitatis Florentinae, Natural History Museum*, Florencia, Italia.

G, *Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève*, Ginebra, Suiza.

K, *Royal Botanic Gardens*, Kew, Inglaterra.

LINN, *Linnean Society of London*, Londres, Inglaterra.

LPA, Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, Las Palmas de Gran Canaria, España.

MA, Real Jardín Botánico de Madrid, España.

MPU, *Université Montpellier 2*, Montpellier, Francia.

P, *Muséum National d'Histoire Naturelle*, París, Francia

ORT, Jardín de Aclimatación de plantas de La Orotava (ICIA), Tenerife, España.

TFC, Departamento de Biología Vegetal, Universidad de La Laguna, Tenerife, España.

UPS-THUNB., Herbario de Thunberg, *Uppsala University*, Uppsala, Suecia.

## 2.2.2. ASPECTOS GENÉTICOS

### 2.2.2.1. Recuentos de cromosomas

Los recuentos cromosómicos de las distintas especies se han llevado a cabo utilizando meristemas radicales procedentes de semillas germinadas, según el método descrito en DANIN *et al.* (1978) y FEBLES & ORTEGA (1984). Las raíces recibieron dos tipos de pretratamiento: o bien fueron sometidas a una solución de colchicina al 0,2% durante 3 horas, o bien se colocaron en hielo fundente durante 24 horas. En ambos casos a continuación se procedió al corte de las raíces y fijación del material en una solución de etanol/ácido acético (3:1) durante 24 horas como mínimo. El siguiente paso fue una hidrólisis en HCl 1N a 60 °C durante diferentes periodos de tiempo. De esta manera se comprobó de manera empírica que los mejores resultados para las especies del género *Salsola* se obtuvo cuando el tiempo fluctuó entre 8 y 10 minutos, mientras que en *Suaeda* el tiempo máximo para una buena observación de los cromosomas no superó los 5 minutos. Por último, para su visualización las muestras se tiñeron en orceína acética durante 2 horas y se hicieron preparaciones para microscopio óptico mediante el procedimiento de *squash*. Dichas preparaciones se observaron en un microscopio marca *Olympus CHA*. Las fotografías fueron obtenidas con una cámara *Sony DSC-W 110 Cyber-shot* aplicada al ocular del microscopio. Para cada uno de los conteos se analizó un número nunca inferior a cinco placas metafásicas. Los datos de procedencia de las poblaciones del material utilizado en los diferentes recuentos son presentados en el apartado correspondiente para cada género dentro de los resultados.

### 2.2.2.2. Marcadores ISSR

La caracterización molecular de las poblaciones mediante marcadores tipo *ISSR* constó de las siguientes etapas:

#### 1. Extracción del ADN.

La extracción de ADN se realizó a partir de material foliar, mediante el método de DOYLE & DOYLE (1987), con modificaciones. En primer lugar se procedió a triturar el material vegetal en morteros, añadiendo arena de sílice cuando el material vegetal presentaba una especial dureza. A continuación la muestra era colocada en tubos eppendorf de 1,5 ml, los cuales contenían 500 µl de solución de extracción [Tris-HCl 1 M, pH = 9,5; EDTA 0,25 M; NaCl 5 M; 2% CTAB 2%

(p/v),  $\beta$ -mercaptoetanol 0,2% (v/v)]. Las muestras eran agitadas en un vórtex hasta lograr la homogeneización y seguidamente eran incubadas a 65 °C durante 1 hora, agitando manualmente cada cierto tiempo por inversión. Luego se añadieron 500  $\mu$ l de cloroformo/ácido isoamílico (24:1) seguido de centrifugación durante 5 minutos a 14.000 r.p.m. a 4 °C. A continuación se recuperaba el sobrenadante y se repetía el paso de adición de cloroformo/ácido isoamílico anteriormente explicado y centrifugación. Posteriormente se añadía al sobrenadante 200  $\mu$ l de isopropanol a -20 °C, dejándolo reposar durante un periodo mínimo de 1 hora. Después de centrifugar durante 2 minutos a 14.000 r.p.m. a 4 °C a fin de precipitar el ADN, el siguiente paso era la eliminación del sobrenadante y el lavado del precipitado (ADN) a fin de eliminar los restos de isopropanol y otras impurezas. Para ello se realizaron dos lavados añadiendo 500  $\mu$ l de etanol al 70% sin resuspender y centrifugando 2 minutos a 14.000 r.p.m. a 4 °C. Por último, se decantó y dejó secar el precipitado en incubadora a 37 °C durante 2 horas. Finalmente se resuspendió el ADN en 50  $\mu$ l de agua *miliQ* esterilizada.

La cuantificación del ADN se llevó a cabo en geles de agarosa al 0,8 % mediante el uso del marcador molecular  $\lambda$  (*Takara Bio Inc.*).

## 2. Amplificación del ADN.

Se han utilizado del orden de 31 cebadores para amplificar *ISSR* (*University of Columbia, Biotechnology Laboratory, Primer set # 9*), seleccionando sólo aquellos que proporcionaban bandas claramente distinguibles. En la Tabla 10 se señalan las secuencias y temperaturas de hibridación de cada uno de ellos.

**Tabla 10.** Cebadores utilizados para la amplificación de *ISSR*.

Nº. de cebador	Secuencia	Temperatura de hibridación (°C)
807	5'-AGAGAGAGAGAGAGAGT-3'	44,0
810	5'-GAGAGAGAGAGAGAGAT-3'	51,0
814	5'-CTCTCTCTCTCTCTA-3'	52,3
818	5'-CACACACACACACACAG-3'	47,0
825	5'-ACACACACACACACT-3'	51,0
834	5'-AGAGAGAGAGAGAGAGYT-3'	47,2
841	5'-GAGAGAGAGAGAGAGATYC-3'	52,0
844	5'-CTCTCTCTCTCTCTARC-3'	47,2
847	5'-CACACACACACACARC-3'	49,0
857	5'-ACACACACACACACYG-3'	51,0
864	5'-ATGATGATGATGATGATG-3'	48,3
868	5'-GAAGAAGAAGAAGAA-3'	43,0
872	5'-GATAGATAGATAGATA-3'	28,3
873	5'-GACAGACAGACAGACA-3'	43,0
880	5'-GGAGAGGAGAGGAGA-3'	49,0
890	5'-VHVGTGTGTGTGTGTGT-3'	53,1

Las condiciones bajo las cuales se efectuaron las reacciones de amplificación de *ISSR* han sido las descritas por NAGAOKA & OGIHARA (1997), con algunas modificaciones. Las reacciones se llevaron a cabo en un volumen final de 25 µl conteniendo: 2,5 µl de tampón de reacción 10X, 1,25 µl de MgCl<sub>2</sub> (50 mM), 2,5 µl de mezcla de dNTPs (200mM de cada nucleótido), 1U de *Taq* polimerasa (*ECOGEN SRL.*) y aproximadamente 20 ng de ADN genómico. Estas amplificaciones han sido realizadas en un termociclador *Px2 Thermal Cycler* (*Termo Electron Corporation*) programado para 45 ciclos de 45 segundos de desnaturalización a 94 °C, 55 segundos de fase de hibridación a temperaturas entre 28,3-53,1 °C (dependiendo del cebador utilizado) y 90 segundos de extensión a 72 °C. Con anterioridad al primer ciclo las reacciones fueron sometidas a un ciclo para desnaturalizar el ADN de 5 minutos a 94 °C y después del último ciclo se llevó a cabo una extensión final de 5 minutos a 72 °C. En cada reacción de amplificación se añadió un control negativo con todos los componentes excepto el ADN. Así mismo se eligieron varios individuos al azar y se realizaron réplicas de las reacciones para verificar la reproducibilidad de las bandas detectadas.

### 3. Electroforesis de los productos de amplificación

La observación e identificación de los fragmentos de ADN resultantes de las reacciones de *ISSR* se ha llevado a cabo con la técnica de separación mediante electroforesis en geles de agarosa. Las electroforesis se han llevado a cabo en cubetas de la marca *Pharmacia Biotech LKB GNA-200*, con geles sumergidos en tampón *TAE* 1X [obtenido a partir de disolución *TAE* 50X: 121 g de Tris; 28,5 ml de ácido acético; 50 ml de *EDTA* 0,5 M, pH = 8]. Tras realizar pruebas a diferentes concentraciones, se halló que una concentración de agarosa al 1,8% p/v era la que ofrecía mejores resoluciones de bandas en los geles. Se colocó 10 µl de reacción de *PCR* por pocillo, añadiendo a cada reacción 2µl de tampón de carga (*Gel Loading Solution, type I, 6X*, de la marca comercial *Sigma-Aldrich*). Para la comparación de fragmentos se incluyó siempre en los geles un marcador de peso molecular conocido, marca *Lonza* (de 3.000-100 pb). En la tinción de los geles para la posterior visualización de los fragmentos de ADN se utilizó bromuro de etidio en proporción 1:1.000 (10mg/ml). Por último, los geles fueron colocados en un transiluminador *Geneflash* (*Syngene Bio Imaging*), para su observación bajo luz UV y fotografiado con una cámara acoplada al mismo.

### 4. Análisis de los datos

Para cada una de los individuos estudiados con los diferentes cebadores utilizados se registró la presencia (1) o ausencia (0) de bandas. En este registro se adoptó una posición conservadora, eligiendo sólo aquellas bandas claramente distinguibles y que presentaban reproducibilidad en todas las muestras, con el propósito de reducir la influencia en los análisis estadísticos de bandas no reproducibles y posibles artefactos.

Para evaluar el polimorfismo detectado con cada cebador se calculó la proporción de bandas polimórficas. A fin de detectar la variación genética presente dentro de las poblaciones

se computó para cada una de ellas el porcentaje de bandas polimórficas (P) y el índice de diversidad de *Shannon* (LEWONTIN, 1972), definido por la siguiente fórmula:

$$I = \sum p_i \log_2 p_i$$

donde  $p_i$  es la frecuencia de un fragmento de *ISSR* amplificado. Ambos parámetros se calcularon mediante el programa informático *PopGene* (YEH *et al.*, 1999). Además, y en aquellas especies distribuidas por varias islas, se calculó el índice de *Shannon* por isla, con el objetivo de valorar la riqueza genética de la especie en cuestión en cada una de las islas donde se distribuye.

La estructuración de la diversidad genética fue examinada mediante un análisis de la varianza molecular (*AMOVA*) realizado con el programa informático *ARLEQUIN*, versión 3.5.1.2. (EXCOFFIER & LISCHER, 2010) (Tabla 11). La significación de los componentes de la varianza fue probada utilizando el procedimiento de permutación no paramétrico, eliminando la asunción de normalidad que es un requisito en el análisis de la varianza, pero inapropiado para datos moleculares. Este análisis fue llevado a cabo o bien considerando todas las poblaciones como pertenecientes a un mismo grupo, o bien agrupando a las poblaciones por isla de procedencia. Además, mediante el mismo programa se computó el coeficiente  $\phi_{st}$ , interpretado como un valor análogo al  $F_{st}$  basado en distancias genéticas (EXCOFFIER *et al.*, 1992) con el objetivo de analizar la distribución de la variación entre y dentro de las poblaciones.

**Tabla 11.** Tabla de parámetros calculados mediante el análisis de la varianza molecular (*AMOVA*), donde  $MSD/(AG)$  es la suma de cuadrados entre regiones,  $MSD/(AP/WG)$  es la suma de cuadrados entre poblaciones dentro de las regiones,  $MSD/(WP)$  es la suma de cuadrados entre individuos dentro de las poblaciones,  $G$  es el número de regiones en la estructura,  $N$  es el número de individuos,  $\sigma^2$  es la covarianza debida a diferencias entre haplotipos dentro de la población,  $\sigma_b^2$  es la covarianza debida a diferencias entre haplotipos de las poblaciones dentro de la región estudiada,  $\sigma_a^2$  es la covarianza debida a diferencias entre haplotipos entre las regiones,  $n'$  es el tamaño medio de la muestra entre poblaciones dentro de las regiones y  $n''$  es el tamaño medio de la muestra entre regiones.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza
Entre regiones	$G - 1$	$MSD/(AG)$	$\sigma_a^2 + n' \sigma_b^2 + n'' \sigma_a^2$
Entre poblaciones dentro de las regiones	$\sum_{g=1}^G I_g - G$	$MSD/(AP/WG)$	$\sigma_i^2 + n' \sigma_b^2$
Entre individuos dentro de las poblaciones	$N - \sum_{g=1}^G I_g$	$MSD/(WP)$	$\sigma_i^2$
<b>Total</b>	$N - 1$		

Para determinar la semejanza existente entre los individuos de cada especie se utilizaron los índices de similitud de *Jaccard* (JACCARD, 1908) y de *Dice* (DICE, 1945), los cuales se definen de la siguiente manera:

Índice de *Jaccard*

$$D = \frac{a}{a+b+c}$$

Índice de *Dice*

$$D = \frac{a}{2a+b+c}$$

siendo **a** el número de bandas compartidas por dos individuos A y B; **b** el número de bandas presentes sólo en el individuo A; y **c** el número de bandas exclusivas del individuo B. Ambos índices tienen en cuenta sólo bandas presentes en los geles, obviando los datos de dobles ausencias, no siendo por tanto necesario hacer asunciones de equilibrio de *Hardy-Weinberg* en las poblaciones para los *loci* analizados.

A partir de los índices comentados anteriormente se llevaron a cabo análisis de agrupamiento de los individuos, para cada especie, mediante el método de pares no ponderados usando medias aritméticas (*UPGMA*). De igual modo, se realizó el mismo análisis *UPGMA* para el agrupamiento de poblaciones mediante el uso de los coeficientes  $\phi_{st}$  como una medida de distancia entre poblaciones.

Además, con los índices de similitud de *Dice* y *Jaccard* se calcularon los índices de disimilitud entre individuos, mediante la fórmula:

$$D = 1 - Sim$$

Las matrices de disimilitud resultantes se utilizaron para efectuar un Análisis de Coordenadas Principales (*PCoA*) con el objetivo obtener una representación geométrica de los individuos a través de una medida de distancia que respete la estructura definida por la matriz de similitud (GOWER, 1966). Los resultados se compararon con los patrones de agrupamiento de individuos observados en los análisis de agrupamiento *UPGMA*. Todos los análisis de agrupamiento y ordenación citados con anterioridad fueron procesados mediante el programa informático *NTSYS-PC*.

Con el fin de evaluar la distorsión producida durante los análisis de agrupamiento efectuados, se elaboraron matrices con los valores cofenéticos a fin de ser comparadas con las matrices de similitud originales obtenidas utilizando los coeficientes tanto de *Dice* como de *Jaccard*, mediante el programa *MXCOMP* dentro de *NTSYS-PC*. Estas matrices fueron utilizadas para calcular el coeficiente de correlación cofenética *r*.

## 2.2.3. ASPECTOS BIOLÓGICOS

### 2.2.3.1. Autoecología y fitosociología de las especies

Para la caracterización ecológica de estas especies se ha procedido al estudio de las comunidades vegetales en las que intervienen siguiendo la metodología de la Escuela Sigmata de Zürich-Montpellier (BRAUN-BLANQUET, 1979; GÉHU & RIVAS-MARTÍNEZ, 1981), por considerarla más enriquecedora al tener en cuenta no sólo aspectos abióticos del hábitat sino también la asociación y el papel que juegan cada una de las especies en el seno de las mismas.

Para ello se han levantado numerosos inventarios florísticos asociándole a cada una de las especies presentes un índice de abundancia-dominancia. Para cada inventario se registraron además los siguientes datos: altitud, pendiente o inclinación, exposición, superficie, cobertura, fisonomía, etc. Por otra parte, se ha efectuado una recopilación bibliográfica de inventarios en las publicaciones más relevantes sobre tipos de vegetación en Canarias en las cuales dominan las quenopodiáceas de los géneros *Salsola* y *Suaeda* (entre otras). Debido al gran número de autores de los inventarios recopilados, los criterios taxonómicos adoptados son muy diferentes. Por ello se procedió a una normalización taxonómica y nomenclatural en los inventarios, con la ayuda de diversas floras y catálogos (TUTIN *et al.*, 1964-1980, HANSEN & SUNDING, 1993; ACEBES *et al.*, 2009, entre otros). Todos los inventarios analizados se informatizaron mediante el módulo *Quercus* del paquete de programas informáticos *VegAna* (CÁCERES *et al.*, 2003).

Una vez unificada la nomenclatura, se fusionaron todas las tablas de inventarios en una sola, con el fin de poder efectuar análisis estadísticos que apoyaran la fortaleza de las distintas unidades sintaxonómicas a las que han sido adscritas las especies arbustivas de *Salsola* y *Suaeda*. Para dicho análisis se han utilizado técnicas clúster o de agrupamiento, siguiendo mayoritariamente las directrices indicadas en PÉREZ PRIETO & FONT (2005). Como hipótesis de partida se ha utilizado la propuesta sintaxonómica y la caracterización fitosociológica de las distintas especies propuesta por RIVAS MARTÍNEZ *et al.* (2001, 2002, 2011), por tratarse de la más reciente que abarca toda la zona de estudio. De igual modo, la caracterización bioclimática de las especies se ha basado en los estudios bioclimáticos realizados para las diferentes islas prospectadas (ARCO AGUILAR *et al.*, 2002, 2006, 2009; REYES-BETANCORT, 1998; REYES-BETANCORT *et al.*, 2001; RODRÍGUEZ DELGADO *et al.*, 2005).

Previamente a los análisis se procedió a aplicar una serie de filtros, a saber: eliminación de taxones de determinación dudosa, suma de los taxones sinónimos, así como la eliminación de aquellas especies con una baja presencia en los inventarios (de uno a tres) PÉREZ PRIETO & FONT (2005). Por último, para poder operar con los valores de abundancia de los inventarios fitosociológicos se transformaron estos índices a valores numéricos, optándose por la

transformación de BRAUN-BLANQUET (1964). La equivalencia entre ambos índices se refleja en la siguiente Tabla 12.

**Tabla 12.** Escalas de abundancia-dominancia utilizadas en la caracterización fitosociológica.

Índice de Braun-Blanquet clásico		Índice de Braun-Blanquet transformado (1964)
r	Uno o pocos individuos	0,10
+	Ocasional, menos del 5% del área de la parcela	0,10
1	Abundante pero con muy baja cobertura (<5%)	5,00
2	Muy abundante, cobertura del 5% al 25%	17,50
3	Cualquier número de individuos, con cobertura del 25 al 50%	37,50
4	Cobertura del 50 al 75%	62,50
5	Cobertura del 75 al 100%	87,50

El análisis de agrupamiento utilizado ha sido la técnica *K-means*, la cual establece una partición no jerárquica en grupos sobre el conjunto total de inventarios estudiados, de los que se dispone de una información multivariante (el recubrimiento de los *taxa* presentes). Para el cálculo de la matriz de distancias de partida se utilizó la *Distancia de la Cuerda*, debido a que la combinación del análisis *K-means* y de la *Distancia de la Cuerda* generan grupos muy afines a los obtenidos por el método fitosociológico clásico (CÁCERES, 2005, PÉREZ PRIETO & FONT, 2005). Se realizaron varias combinaciones de grupos (de 2 hasta 10), aceptando la partición más concordante con los conocimientos fitosociológicos previos, a la vez que contuviera un reflejo florístico significativo y contrastado mediante la elaboración de tablas sintéticas. La visualización de los grupos generados por el *K-means* se consiguió mediante la realización de un Análisis de Coordenadas Principales (*PCoA*), utilizando para todos los análisis llevados a cabo en este apartado el programa *Ginkgo*, incluido también en el ya mencionado paquete *VegAna* (CÁCERES *et al.*, 2003).

### 2.2.3.2. Ensayos de germinación

Se han llevado a cabo ensayos para valorar la capacidad germinativa de las semillas de las especies estudiadas bajo diferentes condiciones de temperatura y concentración de NaCl, utilizando para ello una cámara de germinación. Antes de proceder a los ensayos, las semillas fueron separadas de los tépalos, a fin de facilitar la germinación (OSMAN & GHASSALI, 1997). A continuación, las semillas fueron sometidas a un proceso de desinfección en una solución al 1%



en hipoclorito para minimizar el crecimiento fúngico, siendo posteriormente lavadas con agua destilada.

Las pruebas de germinación fueron realizadas en placas de Petri de 90 mm de diámetro, sobre tres capas de papel de filtro humedecidas con 5 ml de la solución salina a testar (200, 400, 600, 800 y 1000 mM NaCl) más una prueba control con agua destilada. Se incubaron cuatro replicas de 25 semillas cada una en tres temperaturas alternativas (10-20; 15-25 y 20-30 °C) con un fotoperiodo de 12 h (*Sylvania cool white fluorescent light*, 12.000 lux), el cual coincidió con la temperatura más alta. El criterio para considerar germinada la semilla fue la elongación, al menos de 2 mm, de la radícula. Las semillas germinadas fueron contadas cada día alterno durante 20 días. Las semillas que no germinaron en los tratamientos señalados anteriormente fueron transferidas a agua destilada para la prueba de recuperación. El conteo de semillas fue efectuado de la misma manera que en el caso anterior.

Se han calculado tres variables para evaluar el comportamiento germinativo:

1) Porcentaje de germinación final (**PG**): número de semillas germinadas/número de semillas total.

2) El ratio o velocidad de germinación (**VG**), estimado mediante el índice de velocidad de germinación de *Timson* modificado:

$$\text{Velocidad de germinación} = \Sigma G/t$$

donde **G** es el porcentaje de germinación de semillas y **t** es el periodo total de germinación (KHAN & UNGAR, 1984).

3) Porcentaje de recuperación (**PR**), calculado usando la siguiente relación:

$$\text{Porcentaje de recuperación} = (a-b) / (c-b) \times 100$$

donde **a** es el número total de semillas germinadas después de ser transferidas a agua destilada; **b** es el número total de semillas germinadas en solución salina y **c** es el número total de semillas.

Los datos fueron tratados mediante análisis estadísticos paramétricos siempre y cuando las variables cumplieron con los requisitos de normalidad y homocedasticidad exigidos por estos análisis. El test utilizado en estos casos fue el análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías, a fin de evaluar el efecto de la temperatura, la salinidad y su interacción en el porcentaje final de germinación, ratio de germinación y porcentaje de recuperación. Los datos expresados en porcentajes fueron en ocasiones transformados mediante la función  $\arcsen\sqrt{X}$ , a fin de cumplir con los requisitos exigidos por el ANOVA, si bien en las figuras los datos son presentados sin

transformar. El test de *Tukey* fue utilizado para realizar comparaciones a posteriori dos a dos entre tratamientos individuales ( $p < 0,05$ ). Por otro lado, el estudio de las variables con características no-paramétricas se llevó a cabo mediante el test de *Kruskal-Wallis*, efectuando en aquellas casos donde se detectaron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos testados comparaciones posteriores dos a dos, o bien mediante la prueba U de *Mann-Whitney* o bien mediante la prueba de comparación a posteriori de *Kruskal-Wallis* ( $p < 0,05$ ). Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando los programas informáticos *STATISTIX 9* y *SPSS STATISTICS 20*.

## 2.3. PRESENTACIÓN DE LOS RESULTADOS

Para la presentación de los resultados, se ha elaborado un catálogo comentado para cada género por separado. A continuación se desglosan los diferentes capítulos en los que se han dividido:

Descripción del género, incluyendo los sinónimos más frecuentes en la literatura que afectan a la zona de estudio.

*Typus* del género.

Etimología.

Delimitación intragenérica.

Distribución geográfica.

Caracterización morfológica: en este capítulo, además de los resultados del análisis de los caracteres morfológicos examinados, también se expone la información más relevante obtenida de la bibliografía existente sobre anatomía foliar y palinología tanto para el género *Salsola* como para *Suaeda*. Ésto se ha considerado oportuno debido al gran interés que suscitan ambas disciplinas en la comprensión de diferentes aspectos de la biología de este grupo (tipo de fotosíntesis, filogenia, etc.), tal y como es explicado en cada uno de dichos apartados.

Caracterización genética: se hacen constar los resultados cariológicos y de marcadores *ISSR* obtenidos.

Caracterización biológica: se suministran los resultados de los estudios en germinación y ecología del género, además de datos sobre su fenología y biología reproductiva, dispersión de frutos y semillas, anomalías observadas (en este apartado hemos hecho constar la presencia de plagas, enfermedades y anomalías detectadas durante de la realización de este trabajo) y datos de carácter etnobotánico.

Posteriormente, se suministra una clave de identificación de las especies estudiadas así como un catálogo con las especies estudiadas en donde se ha recogido para cada una de ellas los siguientes epígrafes:

Descripción de la especie, incluyendo los sinónimos más frecuentes en la literatura que afecta a la zona de estudio.

Nombre vernáculo: para este apartado se ha consultado bibliografía específica sobre el tema o bien ha sido obtenido directamente por nosotros.

*Typus*: se ha intentado en lo posible rastrear y consultar los distintos *typus* tanto de la especie considerada como de los sinónimos recopilados.

Distribución global.

Distribución regional: en este apartado se refleja la distribución de las especies en el archipiélago canario, incluyendo además un mapa de distribución. En su elaboración se ha tenido en cuenta principalmente el material estudiado, si bien también se han visto reflejadas distintas citas bibliográficas, así como observaciones de campo no refrendadas por pliegos de herbario.

Material estudiado: en este apartado hacemos constar toda la información del material de herbario examinado, tanto el recolectado directamente por nosotros como el consultado en diferentes herbarios.

Número(s) cromosómico(s): se indican los resultados obtenidos únicamente en nuestros conteos.

Marcadores *ISSR*: dentro de este apartado se han elaborado diversas tablas en donde se reseñan los resultados obtenidos. Con respecto a los análisis de agrupamiento y ordenación llevados a cabo, sólo se aportan los resultados de aquellos más relevantes dentro de cada especie.

Fenología: periodos de floración y fructificación de cada una de las especies.

Comportamiento germinativo.

Autoecología.

Estado de conservación.

A continuación se relatan las abreviaturas utilizadas a lo largo de la siguiente memoria:

**ASG**: Arnoldo Santos Guerra.

**aprox.**: aproximadamente.

**auct. can.**: *auctore canarie*, autor(es) canario(s).

**auct.**: *auctore*, autor.

**Bco.**: barranco.

**C**: centro.

**c.**: cerca

**C.E.**: conductividad eléctrica.

**Com.**: comunidad.

**comm. pers**: comunicación personal.

**corr.**: *correxit*, corregido.

**crt.**: carretera

**det.**: *Determinavit*.

**dNTP(s)**: deoxinucleótido(s) trifosfato.

**E**: este.

**Ed(s)**: editor(es).

**ejusd.**: *ejusdem*, del mismo autor.

**em.**: *emmendatio*, enmendado.

**et al.**: *et alii*, y otros.

**F**: Fuerteventura.

**Fig.**: figura.

**G**: La Gomera.

**GC**: Gran Canaria.

**g.l.**: grados de libertad.

**ha**: hectárea.

**Herb.**: herbario.

**ibid.**: *íbidem*, el mismo, en el mismo lugar.

**incl.**: incluye.

**Ined.**: inédito/a.

**Inv.**: inventario.

**IRG**: Irma Rosana Guma.

**ITS**: *Internal Transcribed Spacer*.

**JARB**: Jorge Alfredo Reyes Betancort.

**L**: Lanzarote.

**LC**: *Least Concern*, especie de interés menor.

**MAPM**: Miguel Antonio Padrón Mederos.

**Mod.**: modificado/a.

**m.s.m.**: *metro supra mare*, metros sobre el nivel del mar.

**Mta.**: montaña.

**N:** Norte.  
**Nº:** número.  
**nom. cons.:** *nomen conservandum*, nombre conservado.  
**nom. inval.:** nombre inválido.  
**nom. vern.:** *nomem vernaculorum*, nombre vernáculo.  
**n.s.:** no significativo.  
**n. v.:** no visto.  
**NW:** noroeste.  
**O:** oeste.  
**op. cit.:** *opera citata*, obra citada.  
**P:** precipitación.  
**Pb:** pares de bases.  
**p.e.:** por ejemplo.  
**pp.:** páginas  
**p.p.:** *pro parte*, en parte.  
**próx.:** próximo.  
**Pta.:** punta.  
**Pto.:** puerto.  
**r.p.m.:** revoluciones por minuto.

**S:** sur.  
**SE:** sureste.  
**sine descr.:** *sine descriptio*, sin descripción.  
**s.l.:** *sensu lato*, en sentido amplio.  
**s. loc.:** sin localidad.  
**s.n.:** sin número.  
**sp.:** especie.  
**sp. nov.:** nueva especie.  
**spp.:** especies.  
**subsp.:** subespecie.  
**s.str.:** *sensu stricto*.  
**subas.:** subasociación fitosociológica.  
**SW:** suroeste.  
**T:** temperatura.  
**TF:** Tenerife.  
**U:** unidad.  
**Urb.:** urbanización.  
**UTM:** Universal Transversal Mercator.  
**UV:** ultravioleta.  
**var.:** variedad.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 3.1. GÉNERO SALSOLA L.

**Salsola** L., *Sp. Pl.*: 222 (1753).

[= *Caroxylon* Thunb., *Nov. Gen. Pl.* 2: 37 (1782).

= *Darniella* Maire & Weiller, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 30: 301 (1939).

= *Muratina* Maire, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 29: 122 (1938)].

Terófitos, caméfitos o nanofanerófitos, raramente microfanerófitos. Glabros o con muy diversos tipos de indumento. Pelos compuestos de 1-pocas células, papilosos, vesiculares, setosos o con diversa ramificación, de paredes delgadas o gruesas, con superficie lisa, tuberculada o espinulosa, rectos o con curvatura variada (FREITAG, 1997 mod.).

Tallos jóvenes blancuzcos, púrpuras o verdes, con pálidas líneas longitudinales (FREITAG, 2001).

Hojas alternas, a veces subopuestas u opuestas, raramente dísticas, usualmente semicilíndricas o cilíndricas y suculentas, a veces escuamiformes, de lineares a triangulares, ápices obtusos, mucronados o con una arista terminal (ZHU *et al.*, 2003), base de la hoja muy variable en forma, mayoritariamente con un haz vascular central grande y numerosos haces periféricos más pequeños cerca de la capa Kranz, normalmente caducas y reemplazadas funcionalmente en el periodo de floración por brácteas y bractéolas (FREITAG, 2001 mod.). Brácteas como las hojas o sucesivamente más cortas, a veces escuamiformes. Bractéolas 2, opuestas, más o menos incluyendo a las flores, verdes al menos en la parte superior, con anchos márgenes hialinos, en ocasiones cuculadas (FREITAG, 1997 mod).

Flores sésiles, solitarias o formando glomérulos en las axilas de las brácteas, generando una inflorescencia paniculada o espiciforme en la parte superior de las ramas. Flores usualmente bisexuales, protandras, anemófilas y/o entomófilas. Perigonio (4) 5 partido, tépalos libres desde la base, segmentos variando en su contorno desde circular a estrechamente ovado, desde muy delgados y delicados hasta moderadamente anchos y coriáceos, glabros o pelosos. Tépalos externos más anchos que los internos, con 1 o varias venas, por debajo de la mitad abaxial usualmente con una línea transversal asociada con la formación posterior de un ala, y por encima de ésta con o sin una distintiva mancha verde. Estambres (4) 5, epitépalos, anteras oblongas, lineares o sagitadas en contorno, con frecuencia profundamente divididas en la base, con un apéndice apical grande o pequeño y de forma variada; filamentos estaminales acintados, fusionados con la base del ovario o insertados en el exterior de un disco hipógino; disco delgado o grueso, a menudo lobado, glabro, glanduloso-papiloso o ciliado. Ovario anchamente ovoide o globoso, deprimido, con un óvulo basal; estilo corto o largo, delgado o grueso, raramente

ausente; estigmas 2, raramente 3, erectos o recurvos, subulados, filiformes o acintados, adaxialmente papilosos (FREITAG, 1997, 2001 mod.).

Fruto normalmente formado por un utrículo con el perigonio fructífero adnato, conformando ambos una diáspora anemócora; utrículo comúnmente encerrado por los tépalos, a veces expuesto por su parte superior. Tépalos en fruto con 5 alas subiguales o las 2 internas mucho más pequeñas, alas extendidas horizontalmente, planas o a veces flexuosas, a menudo parcialmente superpuestas, muy delgadas y translúcidas, con delicada nervadura flabelada, en ocasiones el ala no llega a desarrollarse correctamente y se presenta con apariencia de cresta o tubérculo. El dorso del tépalo, sobre el ala, a menudo se agranda y se vuelve más ancho, normalmente connivente con los otros tépalos formando una típica estructura en domo, cono o columna; debajo de las alas, de ligera a moderadamente endurecido, originando una estructura en forma de copa, cuya base es usualmente aplanada, con 5 ligeros surcos y un anillo poligonal alrededor de la cicatriz central. Utrículo en forma de tambor, disco o maceta, o semiglobular con la cara superior aplanada; pericarpo membranoso. Semillas horizontales, más raramente oblicuas o verticales, con testa membranosa; endospermo casi ausente; embrión plano, cónico-espiral o helicoidal, verdoso (FREITAG, 2001 mod.).

***Typus (Lecto-):***

*S. soda* L., *Sp. Pl.*: 223 (1753). Löffling s.n., Herb. Linn. No. 315.7 (LINN) designado por Hedge in Jarvis *et al.*, *Regnum Veg.* 127: 84. 1993 (JARVIS, 2007). <http://www.linnean-online.org/3463/> (!)

***Etimología:***

Procede del italiano *sàlsola*, que significa salicor, barrilla (LUCENÓ in CASTROVIEJO, 1990)

***Delimitación intragenérica:***

La delimitación de grupos dentro de la familia Chenopodiaceae se ha caracterizado por las numerosas modificaciones clasificatorias acaecidas dentro de ella a lo largo de la historia (KADEREIT *et al.*, 2003). En primer lugar, su independencia de la estrechamente emparentada familia Amaranthaceae ha sido puesta en duda desde el punto de vista filogenético por varios autores (KADEREIT *et al.*, 2003; PRATT, 2003; MÜLLER & BORSCH, 2005). Sin embargo, el escaso soporte estadístico obtenido para ratificar esta hipótesis ha hecho que esta propuesta no haya sido seguida en la mayoría de trabajos posteriores sobre Chenopodiaceae (KAPRALOV *et al.*, 2006; AKHANI *et al.*, 2007; WEN *et al.*, 2010; KADEREIT & FREITAG, 2011, entre otros). En segundo lugar, la subdivisión interna de la familia siempre ha generado gran controversia, debido a la histórica dificultad para encontrar caracteres diferenciales dentro de la misma. Actualmente, la concepción más defendida es la división de la familia en 5 grupos a nivel de subfamilia:

Betoideae, Chenopodioideae, Corispermoideae, Salicornioideae/Suaedoideae y Salsoloideae, estando incluido el género *Salsola* dentro de esta última (KADEREIT *et al.*, 2003).

Dentro de la subfamilia Salsoloideae Ulbrich *s.l.*, las relaciones tribales han oscilado considerablemente. En los últimos años, las propuestas han sido o bien una circunscripción amplia, incluyendo las tribus Sarcobateae, Suaedeae y Salsoleae (KÜHN *et al.*, 1993), o bien una propuesta más analítica (KADEREIT & FREITAG, 2011), en la que se defiende la separación de las tribus Camphorosmeae, Salicornioneae y Suaedenae con respecto a Salsoleae, elevando todas ellas a nivel de subfamilia. Esta postura ya había sido sugerida por KAPRALOV *et al.* (2006), pero no había sido avalado hasta ahora por un buen soporte estadístico.

De igual modo, la concepción y delimitación de los géneros en la tribu Salsoleae, ha sido objeto de diferentes hipótesis (WEN *et al.*, 2010), permaneciendo todavía muchos puntos sin resolver. Desde los primeros trabajos en donde se abordaron estos temas desde un punto de vista meramente morfológico (MOQUIN-TANDOM, 1840; BENTHAM & HOOKER, 1880; ULBRICH, 1934, entre otros) hasta los más modernos, la delimitación intragenérica ha conllevado siempre una enorme dificultad. Las aproximaciones más recientes al problema indican que, en su sentido tradicional, *Salsola* debería ser considerado más como un grupo de géneros que como un género monofilético natural (ZHU *et al.*, 2003).

En este sentido, dentro de Salsoleae, AKHANI *et al.* (2007) basándose en datos de la filogenia molecular de *ITS*, diferencia dos grupos, Salsoleae *s.str.* y Caroxyloneae, hecho que ya había sido sugerido en estudios previos por PYANKOV *et al.* (2001c) y KADEREIT *et al.* (2003). El reconocimiento de estos dos grupos viene apoyado en las diferencias de indumento, estructura de los cotiledones y subtipos bioquímicos existentes entre ambos grupos (SUKHORUKOV, 2008). Así mismo, AKHANI *et al.* (2007) avalan el que varios géneros ampliamente reconocidos dentro de Salsoleae (p.e. *Girgensohnia* Bunge, *Halothamnus* Jaub. & Spach, *Haloxylon* Bunge, *Noaea* Moq. *in DC*), así como muchos géneros propuestos como segregados de *Salsola* (p.e. *Caroxylon* Thunb., *Climacoptera* Botsch. y *Xylosalsola* Tzvelev), deban considerarse entidades independientes, más que enraizados en *Salsola s.l.* Además de describir en este mismo trabajo varios géneros, se deja como *incertae sedis* un posible nuevo género: *Canarosalsola*, en el cual estaría ubicada *S. divaricata* Mass. *ex Link*.

En vista de que son necesarias más investigaciones a fin de justificar un cambio drástico en la taxonomía del grupo, en nuestro estudio hemos optado por mantener una posición conservadora y, siguiendo la postura defendida por varios autores (FREITAG 1997, 2001; ZHU *et al.*, 2003; UOTILA, 2011), mantener el género *Salsola* en su sentido tradicional. Por tanto hemos incluido todas las especies estudiadas dentro de *Salsola*, quedando encuadradas según BOTSCHANTZEV (1972, 1975, 1976), en las secciones *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. [subsección *Vermiculatae* Botsch. (*S. vermiculata* L.) y subsección *Tetragona* (Ulbrich) Botsch. (*S. tetrandra* Forssk.)] y *Coccosalsola* Fenzl (*S. divaricata*).



### **Distribución geográfica:**

Las plantas pertenecientes a este género poseen una distribución centrada en el cinturón desértico del Viejo Mundo, desde las islas Canarias a través del S de Europa y N de África hasta el SW y C de Asia (FREITAG, 2001). También se hallan presentes en una pequeña fracción a través del E árido de África hasta Sudáfrica (FREITAG, 1997), en la cual se encuentra un número elevado de especies pertenecientes a la sección *Caroxylon* (KLOPPER & VAN WYK, 2001). Por último, cabe señalar que 3 especies de la sección *Kali* Dumort. son adventicias en partes semiáridas del N y S de América, E y S de África, así como en Australia (FREITAG, 2001). Con respecto al origen geográfico del género, los resultados de PYANKOV *et al.* (2001a, 2001c) contradicen la teoría expresada por BOTSCHANTZEV (1969) sobre un posible origen de *Salsola* s.l. en Sudáfrica, situándolo en Asia central, algo que también es defendido por MOSYAKIN (2003).

## **CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA**

### **Ciclo vital**

Nuestro trabajo ha estado centrado exclusivamente en aquellos *taxa* canarios que pueden clasificarse de caméfitos o nanofanerófitos, con raíz primaria abundantemente ramificada en raíces secundarias. A pesar de ser plantas perennes, se ha podido constatar que las especies *S. divaricata* y *S. vermiculata* son capaces de florecer al año y medio (observaciones realizadas en condiciones de cultivo experimental). Así mismo se ha detectado la presencia de acodos en alguna de las especies estudiadas (*S. divaricata*) (Fig. 8). Este fenómeno lo hemos observado también en el género *Suaeda* Forssk. ex J.F. Gmel., así como en otras especies de la familia *Chenopodiaceae* en Canarias, las cuales ocupan hábitats similares, por ejemplo *Bassia tomentosa* (Lowe) Maire & Weiller *in* Maire.



**Fig. 8.** Detalle de un acodo observado en la especie *Salsola divaricata*.

## Cotiledones

A raíz del estudio del comportamiento germinativo de las especies, se ha realizado un estudio biométrico para caracterizar los cotiledones de cada una de ellas. En este sentido se pudieron apreciar claramente dos tipos de cotiledones. Por un lado, los cotiledones de *S. divaricata* son cilíndricos, linear-lanceolados, de 1,5-3,7 x 0,10-0,15 cm, glabros y con ápice mucronado (Fig 9A). Por otro lado, los cotiledones de las dos especies restantes presentaron cotiledones planos; linear-lanceolados, de 1,1-2,8 x 0,18-0,3 cm, con ápice obtuso en *S. vermiculata* (Fig. 9B) y lanceolados, de 1,2-3,3 x 0,06-0,09 (0.2) cm, con ápices de agudos a obtusos en *S. tetrandra* (Fig. 9C).

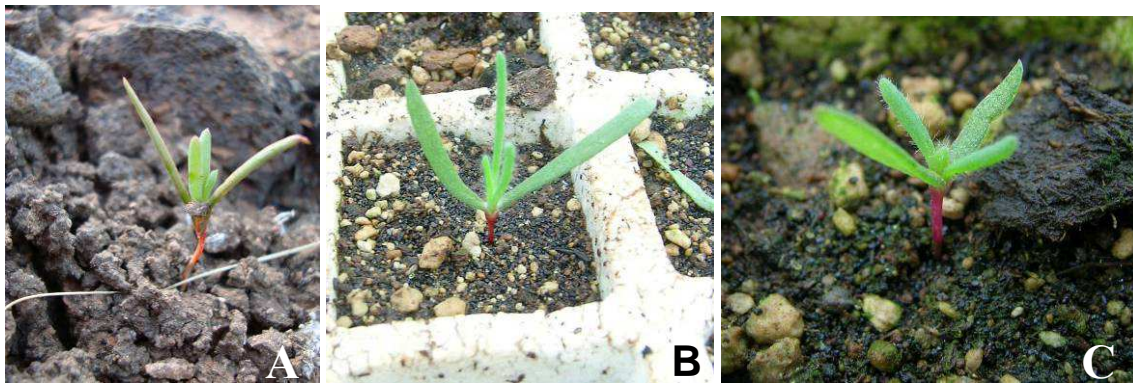


Figura 9A-9C. Aspecto general de los cotiledones de *S. divaricata* (9A), *S. vermiculata* (9B) y *S. tetrandra* (9C).

## Hábito/ramificación

El patrón de crecimiento de estas especies es muy variable, por lo general suelen ser arbustos con ramificaciones divaricadas bastante intrincadas. La altura osciló entre los 50 cm hasta más de 2 m, presentando siempre *Salsola tetrandra* los valores más bajos. En ocasiones las plantas llegan a poseer portes con ramas esparcidas, de crecimiento erecto y escasa ramificación; llegando incluso en ocasiones a aparecer formas arqueadas y procumbentes en el caso de *Salsola divaricata* (Fig. 10). Este último patrón sólo fue observado en poblaciones procedentes del Istmo de Jandía (Fuerteventura) y se comprobó que se mantenía en condiciones de cultivo experimental, lo cual nos hace suponer que pudiera ser un carácter fijado genéticamente, como también es señalado por RILKE (1999) para especies anuales de la sección *Salsola*.

Las ramas de renuevo varían desde verdes y glabras en *S. divaricata*, a blancas y de pubescencia variable en *S. vermiculata* y *S. tetrandra*. A medida que envejecen van adquiriendo una corteza que puede ser de un color blanco brillante característico en las ramas de segundo año en *S. divaricata*, la cual se resquebraja a medida que la rama envejece (tres o cuatro años), o una corteza pardusca o grisácea con resquebrajamiento en escamas en las otras dos especies. El diámetro de estas ramas va aumentando desde 1 mm en las jóvenes a 6 mm en las

de tercer año, siendo la especie *S. vermiculata* la que presentó los valores más altos en la anchura de las mismas.



Fig 10. Diferentes portes encontrados en *Salsola divaricata*.

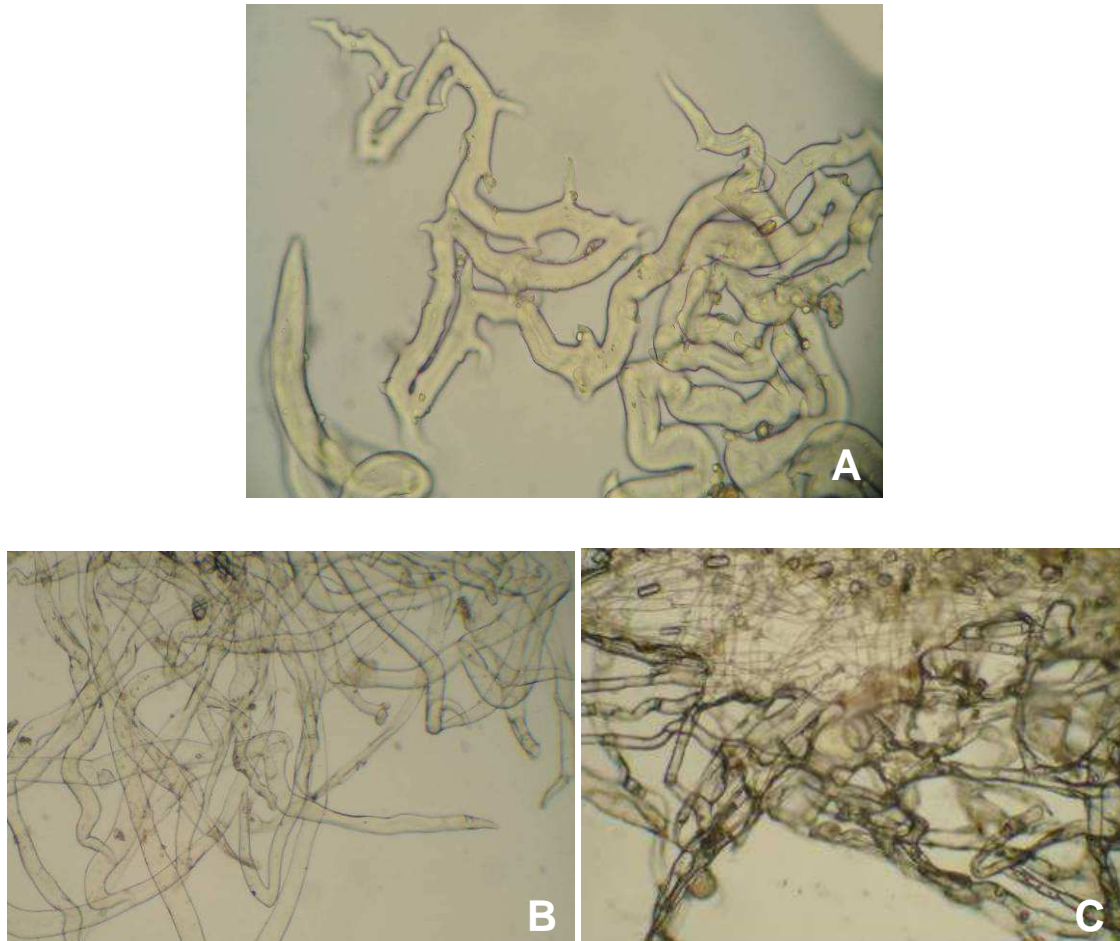
En *S. divaricata*, las ramas jóvenes puede en ocasiones presentar una notable coloración rojiza; observándose también este carácter en otras partes de la planta como hojas y piezas del perigonio durante el periodo de fructificación. Tal y como señala RILKE (1999), es una tendencia que se incrementa hacia el final del ciclo vital del organismo. Así mismo, en la naturaleza existen plantas con o sin coloración, distribuidas de modo simpátrico, con lo cual este carácter se deba probablemente a pequeñas diferencias en las condiciones microedáficas donde crecen (RILKE, *op. cit.*). Este fenómeno ha sido también documentado en otros géneros de la familia *Chenopodiaceae* (REZNIK, 1975).

### Indumento

Este carácter se revela de gran interés en la taxonomía de este grupo (FREITAG, 1997). Las especies estudiadas presentan diferentes tipos de pelos; desde pelos con superficie espinulosa (*S. vermiculata* y *S. tetrandra*) a pelos con superficie lisa (*S. divaricata*) (ver Fig. 11). A pesar de esta distinta morfología, ambos quedan encuadrados en el tipo 3 descrito por CAROLIN *et al.* (1983) como pelos uniseriados.

El indumento se presenta sólo en las axilas de las hojas y piezas periantales en *S. divaricata*, siendo de longitud escasa (raramente por encima de 1 mm) y nunca sobresaliendo de la cavidad donde se inserta la pieza en cuestión. En cualquiera de las partes vegetativas de *S. vermiculata* se registró la presencia de pelo y en individuos glabros siempre se comprobó la existencia de pelo en la parte interior de las piezas periantales. De igual modo hemos podido comprobar como la existencia y densidad del indumento muchas veces se ha visto influenciada por el estado de desarrollo de la planta. Se ha encontrado dentro de una misma población (y en ocasiones incluso dentro del mismo ejemplar), ramas que presentaban una densidad elevada de pelos en las partes apicales, los cuales desaparecían a medida que se descendía por la rama; y

otras ramas con un estado de desarrollo mayor (presencia de frutos) totalmente glabras (indumento de carácter caduco). En *Salsola tetrandra* los pelos se distribuyen sobre el tallo y en la base de las hojas (zona de inserción), con un tamaño de hasta 0,8 mm. La presencia de indumento en los tépalos se suele restringir a la base y algunos pelos dispersos en el dorso, aunque en ocasiones el tépalo puede estar totalmente cubierto de pelos.



**Fig. 11.** Diferentes tipos de pelos encontrados en las especies de *Salsola* estudiadas. **A.** *S. vermiculata*. **B.** *S. tetrandra*. **C.** *S. divaricata*.

## Hojas

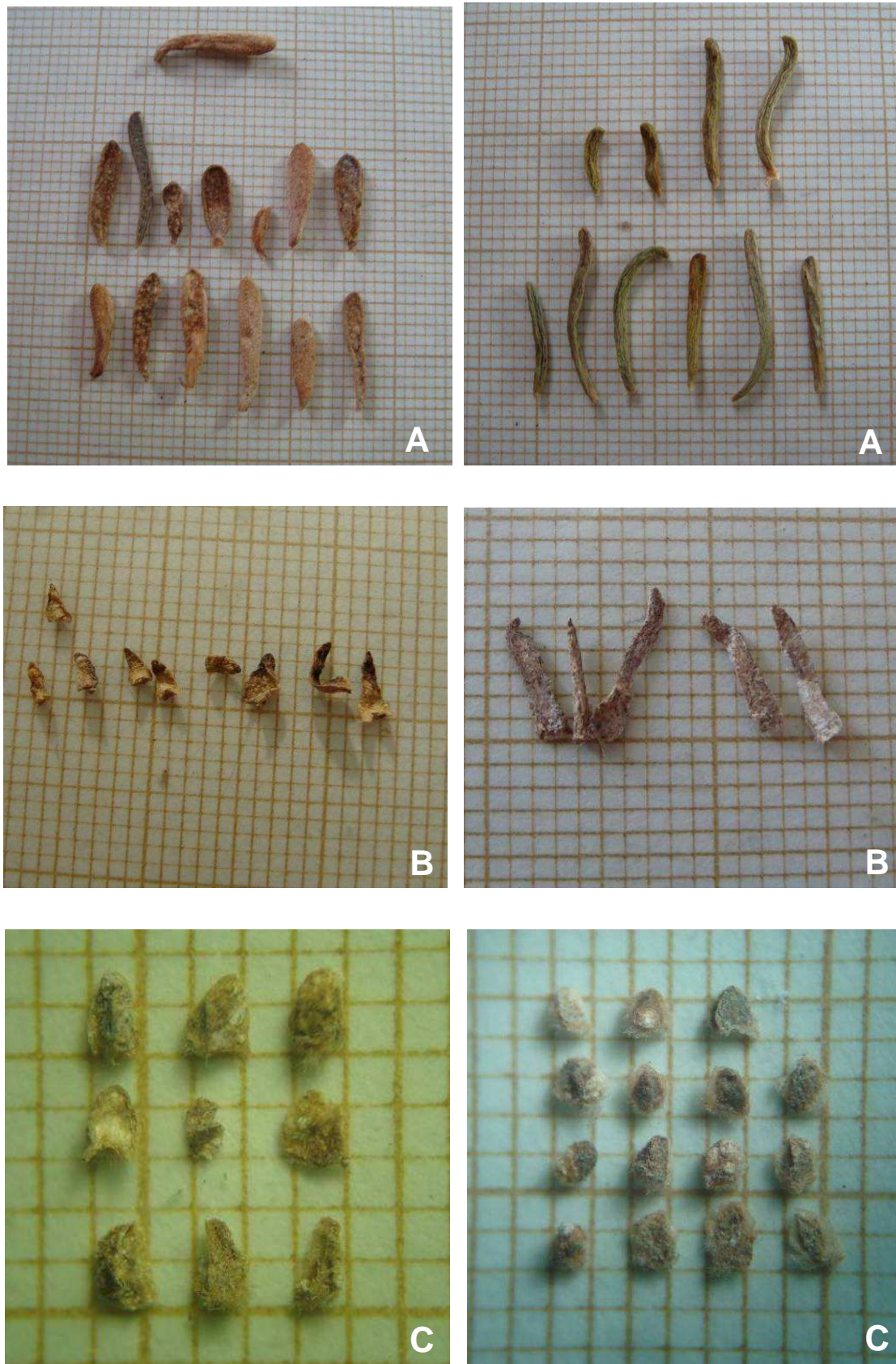
A pesar de la gran variabilidad en tamaño y forma dentro de la misma planta, es uno de los caracteres más importantes dentro del género para la delimitación de secciones y especies (FREITAG, 1997). Las especies estudiadas presentan hojas simples, enteras, de alternas a opuestas o semiopuestas. La inserción de las hojas varía desde las hojas pecioladas y articuladas de *S. divaricata* a las hojas sésiles y semi-amplexicaules de *S. vermiculata* (Fig. 12).



Fig. 12. Detalle de la morfología foliar de *S. divaricata* (12A) y *S. vermiculata* (12B).

La forma de las hojas varió desde hojas cilíndricas en *S. divaricata*, a hojas de contorno lanceolado-triangular en *S. vermiculata* y hojas escumiformes en *S. tetrandra*, con ápices que van desde obtusos a más ó menos agudos en todas las formas mencionadas (Fig. 13). En *S. divaricata* el tamaño tuvo una enorme oscilación con hojas desde 5 a 30 mm de longitud, siendo los tamaños mayores pertenecientes a aquellas poblaciones de lugares más nitrificados (Pto. San Juan) (Fig. 13A). La especie que mostró una menor variación en las dimensiones foliares fue *S. tetrandra* (Fig. 13C).

El color de las hojas en ocasiones presentó el mismo patrón comentado ya con respecto al tallo en *S. divaricata*; en *S. vermiculata* y *S. tetrandra* esta variación en el color puede ir desde el verde oscuro o glauco al blanco ceniciento dependiendo también de la densidad de pelos. Es también habitual, como en otros géneros de la familia Chenopodiaceae (p.e. *Halogeton* C.A. Mey.), la presencia de fascículos de hojas en las axilas foliares de todas las especies estudiadas. Además, se ha detectado heteromorfía foliar en *S. divaricata*, ya que las hojas de los brotes jóvenes son de aspecto más linear y estrecho (<1 mm) que las adultas.



**Fig. 13.** Variabilidad morfológica observada en las hojas de las especies de *Salsola* estudiadas. **A.** *S. divaricata*. **B.** *S. vermiculata*. **C.** *S. tetrandra*.

## Anatomía foliar

Existen numerosos estudios sobre anatomía foliar dentro de la familia Chenopodiaceae, en los cuales el interés se ha centrado tanto en conocer los diferentes tipos anatómicos presentes en el grupo y sus variaciones, como la asociación de cada uno de ellos a los diversos tipos de fotosíntesis que concurren en la familia (plantas C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> NADME, C<sub>4</sub> NADPME), así como servir de apoyo a clasificaciones dentro de la familia (JACOBS, 2001; WEN *et al.*, 2010, entre otros).

Aunque el estudio sobre anatomía foliar en estas plantas comenzó incluso antes de que el trasfondo fisiológico de la fotosíntesis fuera conocido (JACOBS, 2001; KADEREIT *et al.*, 2003), se puede considerar al trabajo de CAROLIN *et al.* (1975) como un punto de partida fundamental en el conocimiento de este campo. En él se distinguieron hasta siete tipos fundamentales de estructuras foliares, 3 con ausencia de estructura Kranz y 4 con presencia de la misma. Dentro de las estructuras con anatomía Kranz se definió el denominado tipo "Salsoloid" como una estructura foliar formada por una capa continua de células clorénquimatosas tipo Kranz rodeadas de una capa simple de células del mesófilo a lo largo del xilema de los haces vasculares periféricos, con un gran tejido central acuoso y con una ultraestructura del mesófilo con poca vacuolización (menos que en el tipo anatómico "Kochioid"), presentando o no una hipodermis. En este tipo quedaron ubicadas todas las especies del género *Salsola* estudiadas, excepto la especie *S. webbia* Moq., que junto a *Sympegma regelii* Bunge, presentaron una anatomía denominada tipo "sympegmoid", definida por tener una capa de células en forma de vaina sobre los vasos con pocos cloroplastos y múltiples capas de células esclerenquimatosas del mesófilo. Con posterioridad las aportaciones al conocimiento de los tipos anatómicos descritos han ido en aumento (VOZHENESKAYA *et al.*, 1999, 2001; KLOPPER & VAN WYK, 2001; KADEREIT *et al.*, 2003; WEN & ZHANG, 2011, entre otros). De entre todas ellas cabe destacar la de KADEREIT *et al.* (2003) en donde se definen cinco tipos de estructuras a partir del tipo "Salsoloid" de CAROLIN *et al.* (1975): *Salsola soda* L., *Salsola kali* L., *Climacoptera* Botsch., *Nanophyton* Less., *Halothamnus auriculus* (Moq.) Botsch. Para distinguirlas tienen en cuenta la presencia o ausencia de hipodermis y esclerenquima, la posición de los haces vasculares secundarios y la forma de la lámina de la hoja. En este estudio se señala la necesidad de completar la documentación sobre la diversidad de tipos de hojas con metabolismo C<sub>4</sub> a fin de ayudar a clarificar las relaciones filogenéticas en el grupo. Posteriormente WEN & ZHANG (2011), en un estudio focalizado en especies de la tribu Salsoleneae en China, incrementan hasta en nueve el número de tipos anatómicos descritos, sobre la base de las variaciones encontradas en los tipos descritos anteriormente. Tampoco aquí se realizan conclusiones firmes sobre la relación de estos tipos foliares con grupos taxonómicos dentro de la tribu.

Con respecto a las diferentes rutas fotosintéticas (C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>) encontradas en plantas de la familia Chenopodiaceae, AKHANI *et al.* (1997) encuentran estrechas relaciones entre éstas y la taxonomía de las especies. El origen del metabolismo C<sub>4</sub> en el género y sus implicaciones en la biogeografía del mismo son discutidas en PYANKOV *et al.* (2001a, 2001b, 2001c) y KADEREIT *et al.*

(2003). Estos últimos concluyen que existen cuatro orígenes diferentes para la fotosíntesis  $C_4$  en contra de la interpretación de la aparición de fotosíntesis como un único evento, defendida por PYANKOV *et al.* (1997) y VOZNESENSKAYA *et al.* (2001). Algunas excepciones a la dicotomía  $C_3$ - $C_4$  han sido puestas de manifiesto por varios autores:

(1) La identificación de *Salsola arbusculiformis* Drob. como una especie intermedia entre una planta  $C_3$  y una  $C_4$  (VOZHENESKAYA *et al.*, 2001).

(2) La descripción en varias especies (*Salsola gemmascens* Pall., *S. richteri* Kar. & Litv., *Halocharis gossypina* Korovin & Kinz., entre otras) de un cambio de ruta fotosintética a lo largo del desarrollo de la planta, pasando de una fotosíntesis  $C_3$  en los cotiledones durante la embriogénesis y post-germinación, a una fotosíntesis  $C_4$  en hojas y/o tallos verdes (VOZNESENSKAYA *et al.*, 1999; PYANKOV *et al.*, 2000, 2001b; VOZHENESKAYA *et al.*, 2003).

En lo que respecta a las especies estudiadas en la presente tesis, tanto *S. tetrandra* como *S. vermiculata* han sido consideradas como plantas  $C_4$  por AKHANI *et al.* (1997), si bien desconocemos que se hayan llevado a cabo estudios anatómicos concretos en ninguna de ellas. Con respecto a *Salsola divaricata* conocemos la aportación de MÉNDEZ ALTOZANO (2001), en la cual se describe su anatomía foliar como típica de plantas  $C_4$ , si bien sin el dimorfismo en los cloroplastos de las diferentes capas fotosintéticas característico de las mismas. Además aporta datos sobre su valor  $\Delta^{13}C$  y la relación clorofila *a/b*, defendiendo la alta probabilidad de un mecanismo fotosintético intermedio  $C_3$ - $C_4$  en *S. divaricata*, así como la necesidad de posteriores estudios que confirmen dicha afirmación.

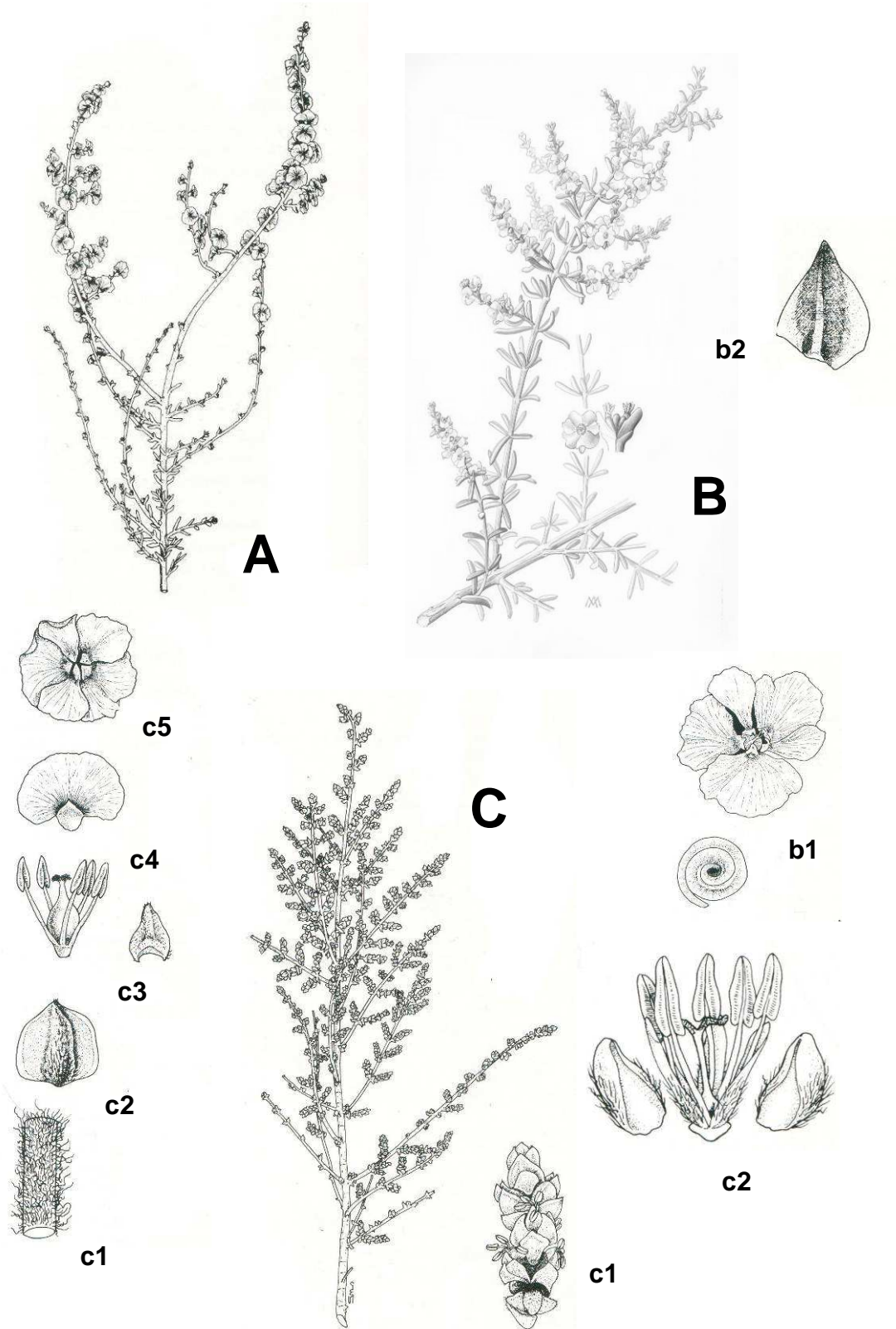
### **Inflorescencias**

Todas las especies poseen una inflorescencia abierta o indefinida, en la cual las flores (de forma muy ocasional se han observado glomérulos de flores) se disponen en espigas diseminadas en las ramas apicales de las plantas. La longitud y ramificación de las mismas se ha mostrado como un carácter extremadamente variable incluso dentro de una misma población. En ocasiones la alta densidad de flores en *S. vermiculata* hace que éstas parezcan dispuestas de modo aparentemente opuesto. Se ha detectado que en *S. divaricata* existen diferencias en el tamaño de las inflorescencias asociadas a diferentes picos de floración de las plantas, pudiendo observarse en épocas desfavorables (lluvias escasas) inflorescencias de tamaño muy reducido situadas en ramas laterales alejadas del centro de crecimiento de la planta. Estas inflorescencias son normalmente portadoras de flores que no llegan a fructificar.

### **Brácteas**

En general, en las partes basales de la inflorescencia poseen la misma morfología de las hojas, si bien a medida que nos desplazamos hacia los ápices éstas van progresivamente disminuyendo de tamaño y adquieren un aspecto distinto.





**Fig. 14.** *Salsola* **A.** *S. vermiculata* (sección *Caroxylon* subsección *Vermiculatae*). **c1** detalle pubescencia de los tallos **c2** bráctea **c3** Bractéola **c4** flor sin perigonio **c5** Fruto y detalle de un ala **B.** *S. divaricata* (sección *Coccosalsola*) **b1** Fruto y semilla **b2** bractéola **C.** *S. tetrandra* (sección *Caroxylon* subsección *Tetragonae*) **c1** detalle de una rama apical florida **c2** partes de la flor. Figuras tomadas de JAFRI & RATEEB (1978) y KUNKEL & KUNKEL (1978), con modificaciones.

Presentan un margen hialino, más o menos ancho, que puede extenderse casi hasta el ápice en *S. tetrandra*. Presentan una pelosidad variable, desde glabras (*S. divaricata*) a más o menos hirsutas en las otras dos especies. En *S. vermiculata*, se ha detectado una pérdida de pelo asociada (indumento caduco) con una maduración y crecimiento de la inflorescencia, dependiendo por tanto de la fenología la observación del carácter peloso o no de las brácteas. Por último, cabe señalar que la cara interna (adaxial) basal de estas piezas presenta un penacho de pelos que nunca excede la longitud total de la bráctea.

### Bractéolas

Se presentan en número de dos por cada flor, con un tamaño mayor, menor o igual que la bráctea. Poseen también un margen hialino de grosor variable, generalmente disminuyendo hacia el ápice, pudiendo darse el caso de que sea inexistente en éste (Fig. 15).

Con respecto al indumento que presentan estas piezas, se pueden realizar los mismos comentarios de lo ya descrito para las brácteas, siendo común que exista pelosidad en el borde de las mismas en el caso de *S. tetrandra*.

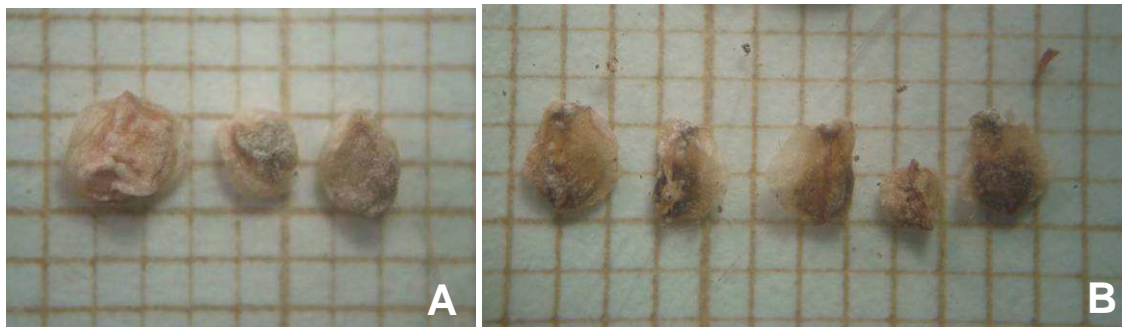
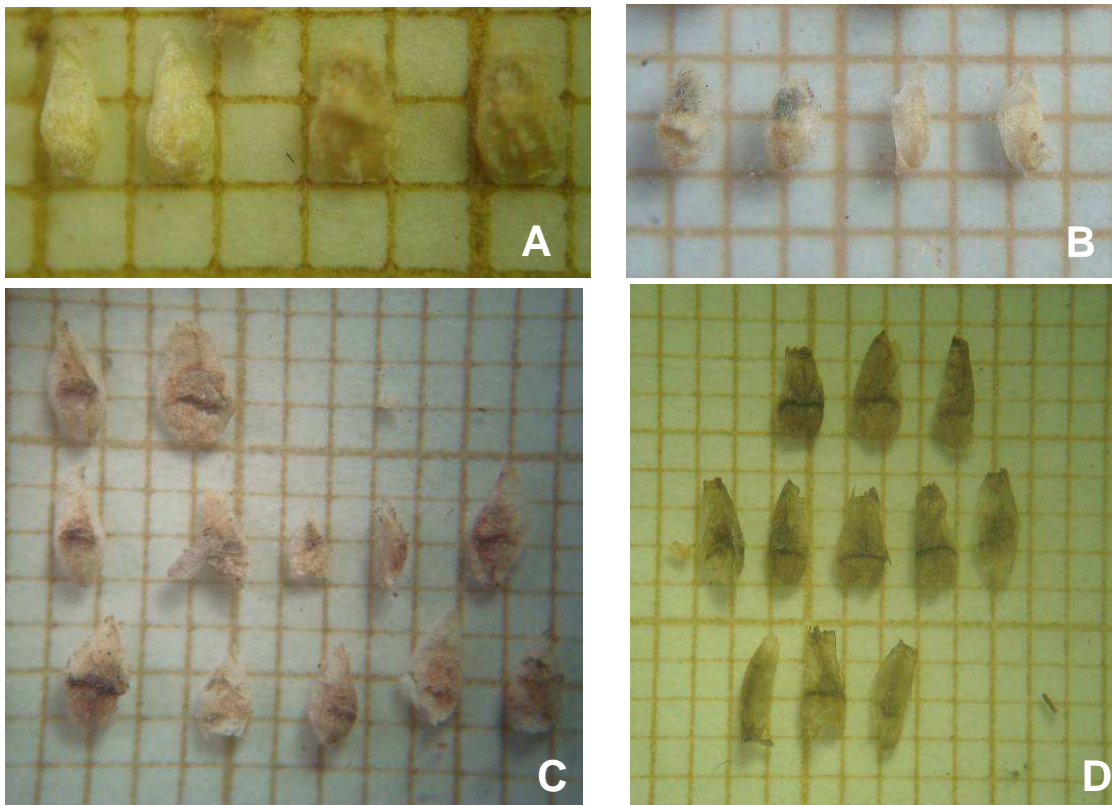


Fig. 15. Variabilidad morfológica detectada en las bractéolas de las especies de *Salsola* estudiadas. A. *S. vermiculata*. B. *S. divaricata*.

### Flores

Las flores poseen un solo verticilo de 4-5 piezas (tépalos) sepalinas acrescentes, con forma oblonga a ovalada, presentando diferencias en tamaños y forma en el caso de *S. tetrandra* (ver Fig. 16A y 16B).

Los tépalos desarrollan en el dorso, a distintas alturas según la especie en cuestión, una protuberancia a modo de costilla horizontal que, a excepción de *Salsola tetrandra*, evoluciona hacia una ala membranosa. Por encima de la inserción del ala existe una zona diferenciada de coloración generalmente verde y tamaño y forma más o menos variable en todas las especies denominada escudo (Fig. 16C). Los ápices pueden ser enteros o erosos en *S. divaricata*. Los márgenes son hialinos y de anchura variable dentro de una misma planta.



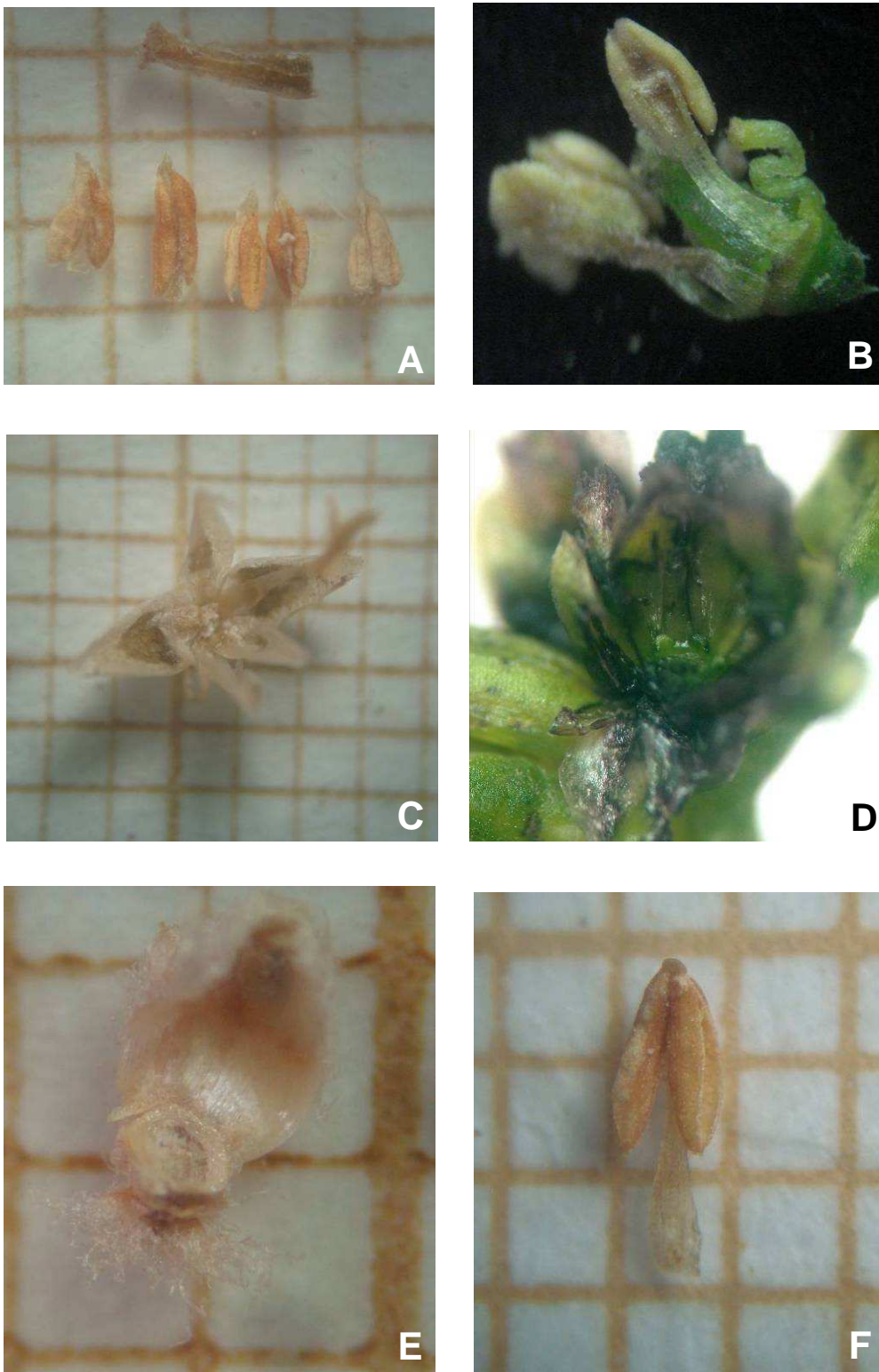
**Fig. 16.** Variabilidad morfológica detectada en los tépalos de las distintas especies de *Salsola* analizadas. **A y B.** *S. tetrandra*. **C.** *S. vermiculata*. **D.** *S. divaricata*.

El indumento en los tépalos suele distribuirse en los bordes en forma de cilios, no siendo raro encontrar individuos dentro de una misma población con piezas glabras, otros con pelos sólo sobre el escudo y otros con pelos en toda su superficie. Además, cuando la flor no se ha desarrollado totalmente, las piezas del perigonio pueden presentar una pelosidad abundante y ser densamente hirsutas; mientras que en las flores basales de mayor desarrollo, incluso en una misma inflorescencia, pueden ser hasta glabras. Por último, cabe señalar que presentan también un pulvínulo de pelos en la base de la cara adaxial, cuya longitud puede ser algo superior a 1 mm en *S. vermiculata*.

### Androceo

Está formado por un solo verticilo de 4 a 5 estambres exertos. Los filamentos son glabros, blancos y acintados. Las anteras son elíptico-esferoidales, dorsifijas y con dehiscencia longitudinal. En el ápice poseen un apéndice pequeño, unido a las tecas, difícil de detectar en ocasiones (Fig. 17A y 17F).

En *S. divaricata* y *S. tetrandra* (Fig. 17E) los estambres se encuentran adheridos basalmente a un disco hipógino, en ocasiones de difícil observación, apareciendo también en la primera de ellas estaminodios (Fig. 17B y 17D). Mientras en *S. vermiculata* los estambres nunca aparecieron soldados basalmente (Fig. 17C).



**Fig. 17.** Detalles de diferentes partes del androceo en el género *Salsola*. **A** y **C**. *S. vermiculata*. **B**, **D** y **F**. *S. divaricata*. **E**. *S. tetrandra*.

## Polen

Desde la década de los sesenta del siglo pasado, los datos palinológicos han sido utilizados ampliamente en taxonomía, sistemática y estudios filogenéticos. Sin embargo, la naturaleza estenopolínica de la morfología del grano de polen en *Chenopodiaceae* (WODEHOUSE, 1935; ERDTMAN, 1969) ha restringido su uso en estudios taxonómicos multidisciplinares dentro de la familia (DEGHANI & AKHANI, 2009). Los granos de polen en *Chenopodiaceae* son exclusivamente pantoporados, generalmente esferoidales en forma, caracterizados por un tectum espinuloso y puntado/perforado, con perforaciones a menudo diminutas (NOWICKE, 1975; SKVARLA & NOWICKE, 1976, DEGHANI & AKHANI, 2009). Sin embargo, los granos suelen presentarse muy variables en cuanto a número de aperturas, así como en el número, forma y frecuencia de las espínulas (DEGHANI & AKHANI, 2009).

Dentro de esta familia, particularmente el género *Salsola* ha sido poco investigado desde el punto de vista polínico (TODERICH *et al.*, 2010). Los escasos trabajos relacionados con el mismo contienen descripciones polínicas de muy pocas especies. En este sentido se pueden citar las contribuciones de ERDTMAN (1969), NOWICKE & SKVARLA (1979), así como los trabajos de TODERICH (2008) y TODERICH *et al.* (2010). En estos dos últimos trabajos se aportan datos palinológicos sobre 27 especies del género en Asia, centrándose en especies de la sección *Caroxylon*. Los resultados mostraron que el polen de *Salsola* es radialmente simétrico, isopolar, pantoporado, esférico o subesferoidal. Caracteres polínicos como tamaño, número de poros, ratio C/D, diámetro de poro, anchura de la exina, densidad de perforaciones sobre la espina, número de espinas, nivel de hundimiento del poro y convexidad de la exina mesospórica, se mostraron como caracteres discriminantes entre grupos de especies, sobre todo el ratio C/D, el cual se mostró como más conservativo que caracteres florales o del fruto. Sobre estos caracteres los autores describen tres tipos de grano de polen, en los cuales reúnen las especies en concordancia a otros caracteres morfológicos. De cualquier modo, se señala la gran homogeneidad que en general presentan las características polínicas y afirman que son necesarios muestreos más extensivos para mejorar la calidad de las conclusiones finales. Por nuestra parte, no hemos encontrado en la bibliografía ningún dato polínico acerca de las especies de *Salsola* tratadas en esta tesis, así como tampoco hemos realizado trabajos dentro de este campo, siendo una cuestión a abordar en un futuro.

## Gineceo

El gineceo se encuentra formado por un ovario glabro, ovoideo, más o menos alargado, un estilo recto y dos estigmas papilosos, con tendencia a recurvarse durante su maduración. El tamaño del estilo, de los estigmas y la relación entre ambos parámetros han sido utilizados para la discriminación de *taxa* dentro del género. Nosotros hemos hallado una gran variación en este carácter, encontrando poblaciones donde coexistían plantas de estilo corto con otras de estilo largo (Fig. 18A).

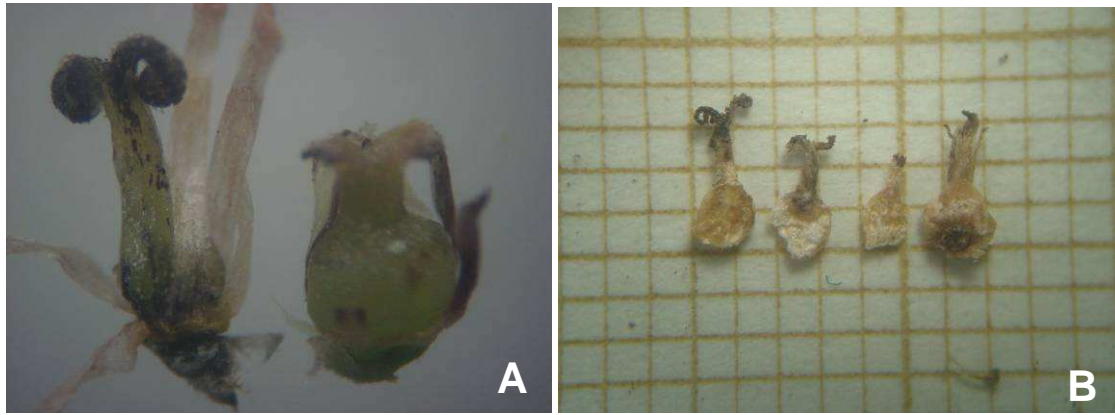


Fig. 18. Variabilidad morfológica del gineceo dentro del género *Salsola*. A. *S. divaricata*. B. *S. vermiculata*.

Debido a la naturaleza carnosa del gineceo, no descartamos que esto sea debido a una variación asociada a la mayor o menor turgencia de los tejidos en distintas condiciones ecológicas, hecho detectado en otras partes de las plantas como pueden ser las hojas. En otras ocasiones se detectó que el grado de desarrollo marcaba una clara diferencia en la longitud de las ramas estigmáticas (Fig. 18B), observándose en la misma planta flores con ramas estigmáticas de 0,5 mm hasta ramas de más de 1 mm.

### Fruto

El fruto, en el sentido de lo expresado por FREITAG (1997), es un complejo de estructuras formadas por:

1. Un utrículo constituido por una envuelta papirácea que encierra a la semilla.
2. Los tépalos alados que envuelven al utrículo, los cuales ayudan a su dispersión principalmente anemócora. Las alas poseen una gran importancia en la taxonomía del grupo, presentando las especies analizadas desde alas reducidas a protuberancias en *S. tetrandra* hasta alas bien desarrolladas en las dos especies restantes (*S. divaricata* y *S. vermiculata*). Estas alas se solapan, distinguiéndose entre ellas tres tipos por su posición y tamaño (Fig. 19):

- Un ala mayor (1).
- 2 alas pequeñas que flanquean el ala mayor (11 y 12).
- 2 alas medianas opuestas al ala mayor (21 y 22).

Los ápices de los tépalos se vuelven conniventes, formando una estructura cónica que oculta a la semilla. La morfología de las alas varía desde flabeliforme a más o menos espatulada dependiendo del tépalo al que nos refiramos, con un sistema de nervadura extremadamente complejo, con ramificaciones dicotómicas. La pubescencia varía según lo comentado para las brácteas, bractéolas y tépalos. No fue extraño encontrar que en ocasiones una o varias de estas alas presentaran anomalías, reducciones de tamaño e incluso abortos de las mismas, sin que ello estuviera relacionado con un desarrollo anormal de la semilla.

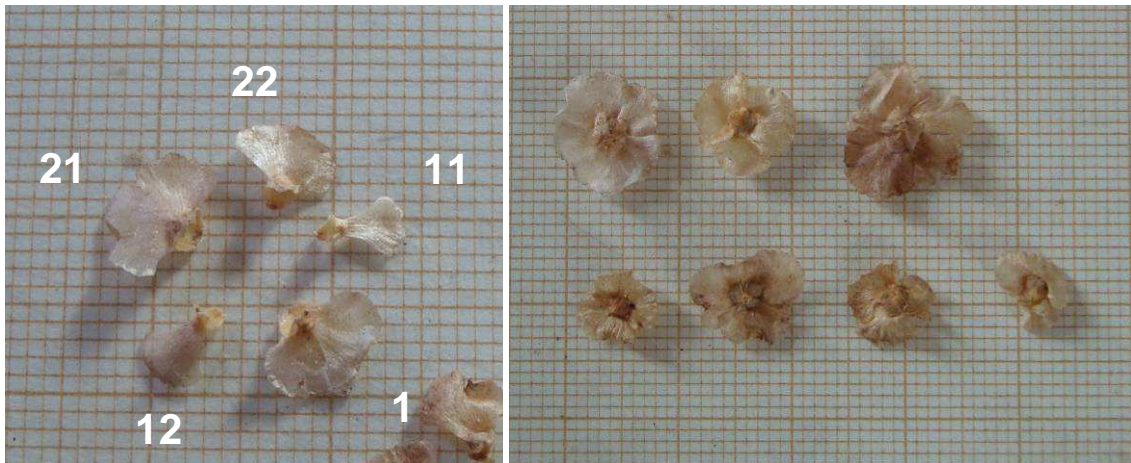


Fig. 19. Variabilidad morfológica encontrada en las alas de la especie *S. vermiculata*.

El color de las mismas varía desde el blanco-translúcido hasta el rojizo, observando en ocasiones colores amarillosos o naranjas (Fig. 20), tornándose pardusco en la desecación. Se desconoce si esta gama de colores se deba a lo ya comentado para los tallos y hojas o bien pueda deberse a una estrategia de polinización. Esta variación en el color de las alas ha sido descrito en especies de otros géneros de la familia como *Anabasis* L. (SUKHORUKOV, 2008).



Fig. 20. Diferente coloración de las alas detectada en varias de las especies de *Salsola* examinadas. A. *S. vermiculata*. B. *S. divaricata*.

### Semillas

Éstas son orbiculares, sin endospermo, horizontales con testa membranosa y embrión espiralado. Éste se desespiraliza con facilidad al entrar en contacto con el agua, ocurriendo este proceso en ocasiones cuando el fruto aún se encuentra sobre la planta madre. El tamaño de las semillas es muy constante dentro de cada una de las especies estudiadas, variando desde 2 mm de diámetro para *S. divaricata* a 1 mm en *S. tetrandra*.

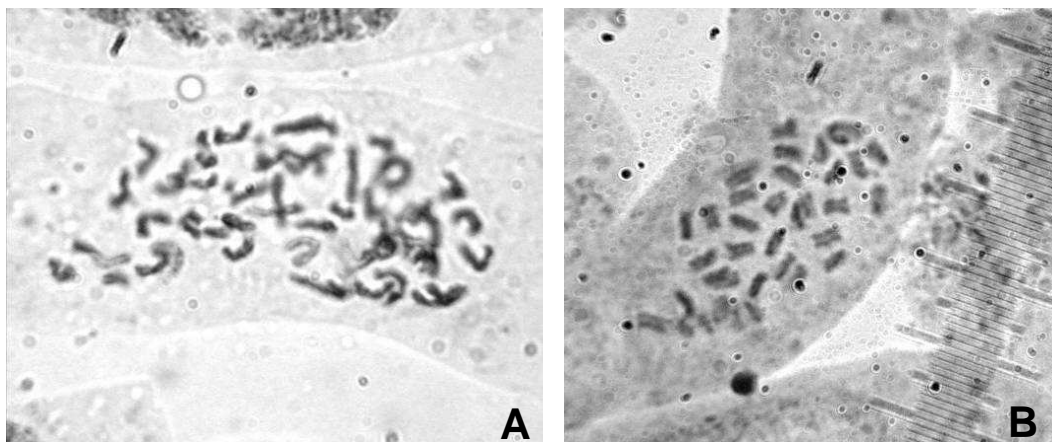
## CARACTERIZACIÓN GENÉTICA

### Números cromosómicos

Los resultados obtenidos en los conteos cromosómicos llevados a cabo son expuestos en la Tabla 13. En dicha tabla las especies aparecen por orden alfabético, junto con su número cromosómico y pliego de herbario de referencia. También se presenta una figura con las fotos de las mejores placas metafásicas a partir de las cuales se llevaron a cabo los conteos en las distintas especies (Fig. 21). Según la revisión bibliográfica realizada al respecto, éstos son los primeros recuentos conocidos para *Salsola tetrandra* y para *Salsola divaricata*, siendo la primera ocasión en que se estudia material canario de *Salsola* desde el punto de vista cariológico. Todas las especies estudiadas mostraron un carácter poliploide, teniendo en cuenta el número cromosómico básico ( $n=9$ ) dado para la familia (KÜHN *et al.*, 1993).

**Tabla 13.** Recuentos cromosómicos realizados en el género *Salsola*.

<b>Especie</b>	<b>2n</b>	<b>Figura</b>	<b>Pliego de referencia</b>
<i>Salsola</i> <i>divaricata</i>	36	21B 21C	Gran Canaria: sobre Agaete, 17.02.2009, ORT 43008. Tenerife: El Bollullo, 31.01.2007, ORT 39364.
<i>Salsola</i> <i>tetrandra</i>	45 54	21A	Fuerteventura: Pájara, al S de Ajui, 17.06.2008, ORT 39292.
<i>Salsola</i> <i>vermiculata</i>	45? 54	21D 21E 21F	Fuerteventura: Pájara, Morro Jable, 07.04.2009, ORT 39289. Lanzarote: cruce Costa Teguisse-Guatiza, 14.11.2007, ORT 40621.



**Fig. 21.** Placas metafásicas obtenidas en el análisis cromosómico para el género *Salsola*. *S. tetrandra* (21A). *S. divaricata* (21B).



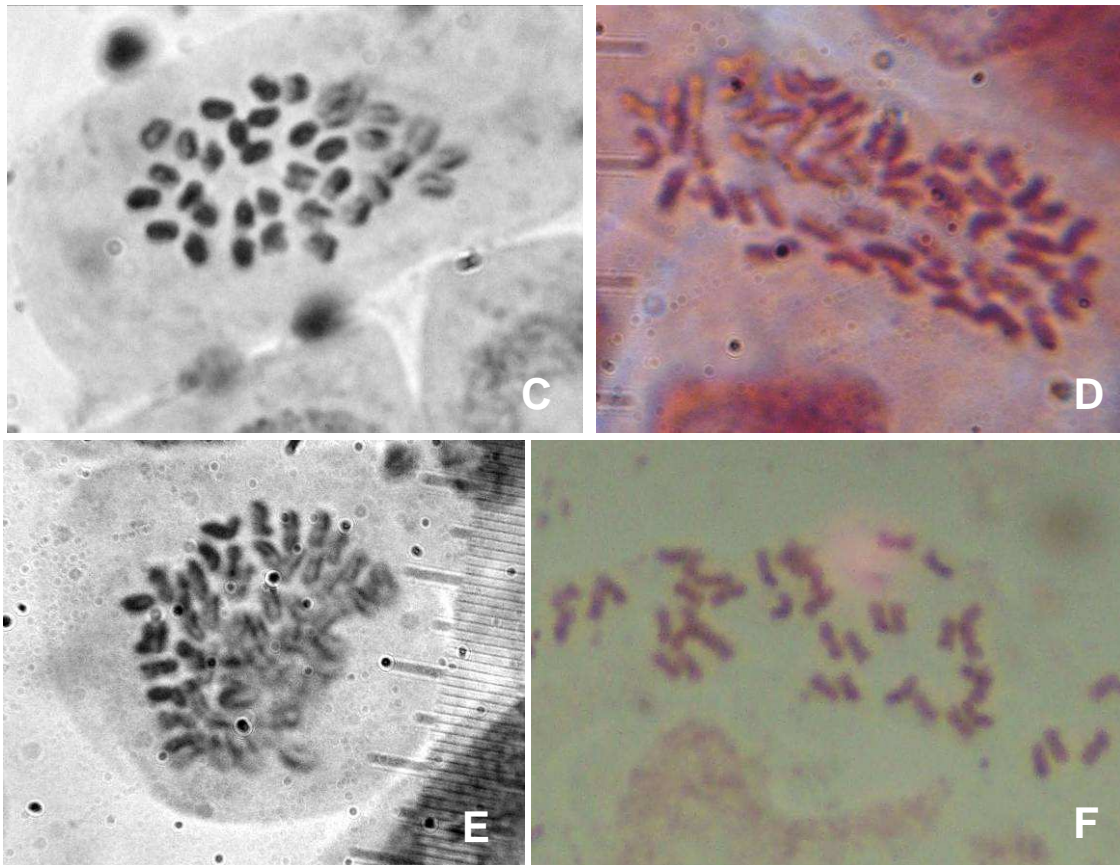


Fig. 21. Placas metafásicas obtenidas en el análisis cromosómico para el género *Salsola* (continuación). *S. divaricata* (21C). *S. vermiculata* (21D, 21E, 21F).

### Marcadores *ISSR*

Se han utilizado un total de 16 cebadores en el conjunto de especies examinadas, con un número de bandas detectadas por cebador que oscila entre 8 y 36. Prácticamente todos los cebadores mostraron un polimorfismo del 100 % (Tabla 14), presentando únicamente el cebador 880 un valor por debajo del 90 %. En la Fig. 22 se ofrece un ejemplo del polimorfismo observado con el cebador 834.

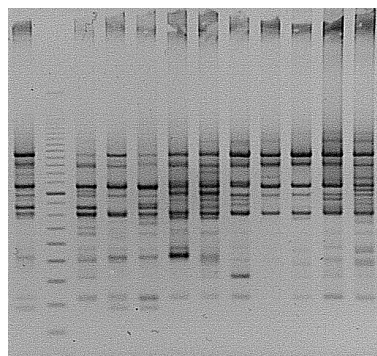


Fig. 22. Marcadores *ISSR* obtenidos con el cebador 834 para la especie *S. divaricata*.

**Tabla 14.** Cebadores utilizados en la amplificación para la obtención de marcadores *ISSR* en el género *Salsola*. **Nc:** número de bandas observadas por cebador. **P:** porcentaje de *loci* polimórficos.

Cebador	Secuencia	Nc	P
807	5'-AGAGAGAGAGAGAGAGT-3'	10	100
810	5'-GAGAGAGAGAGAGAGAT-3'	13-14	96
814	5'-CTCTCTCTCTCTCTA-3'	11-15	100
818	5'-CACACACACACACACAG-3'	26-27	100
825	5'-ACACACACACACACT-3'	15	100
834	5'-AGAGAGAGAGAGAGAGYT-3'	14-26	100
841	5'-GAGAGAGAGAGAGAGATYC-3'	16	94
844	5'-CTCTCTCTCTCTCTARC-3'	10-36	95,3
847	5'-CACACACACACACARC-3'	15	100
857	5'-ACACACACACACACYG-3'	14-20	100
864	5'-ATGATGATGATGATGATG-3'	12	92
868	5'-GAAGAAGAAGAAGAA-3'	9-11	100
872	5'-GATAGATAGATAGATA-3'	8	100
873	5'-GACAGACAGACAGACA-3'	14	100
880	5'-GGAGAGGAGAGGAGA-3'	8	87,5
890	5'-VHVGTGTGTGTGTGT-3'	11-18	91

Los valores del índice de *Shannon* y del porcentaje de *loci* polimórficos en las diferentes especies investigadas del género *Salsola* son mostrados en la Tabla 15. Cabe destacar que la especie con mayor distribución (*S. divaricata*) mostró el valor más bajo para el índice de *Shannon* de todas las especies estudiadas, si bien en todas ellas estos valores resultaron más elevados a los detectados en especies arbustivas de la misma familia (*Haloxylon recurvum* Bunge ex Boiss. -SHENG *et al.*, 2004-; *Salsola passerina* -GAO *et al.*, 2009-; *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.-PÉREZ-COLLAZOS & CATALÁN, 2007-).

**Tabla 15.** Índice de *Shannon* (I) y porcentaje de *loci* polimórficos (P) por especie del género *Salsola*. **N:** número de individuos analizados por *taxon*.

TAXON	N	I	P
<i>S. divaricata</i>	260	0,426	98,06
<i>S. tetrandra</i>	51	0,468	96,30
<i>S. vermiculata</i>	90	0,540	99,19

Los datos de variabilidad genética obtenidos con cada cebador y cada población analizada en cada una de las especies estudiadas (*S. divaricata*, *S. tetrandra* y *S. vermiculata*) son presentados de manera individual en el apartado dedicado a cada una de las especies, así

como los resultados de los análisis de agrupamiento y ordenación llevados a cabo. Cabe señalar que en general no se observaron diferencias notables en los agrupamientos de individuos efectuados a partir del índice de *Dice* con respecto a los realizados a partir del índice de *Jaccard*, así como los bajos coeficientes cofenéticos (nunca por encima de  $r = 0.80$ ) obtenidos para los agrupamientos en general.

## **CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA**

### **Fenología y distribución de sexos**

Es un hecho conocido que las especies de la familia *Chenopodiaceae* son plantas anemófilas. Esto no ha impedido que hayan desarrollado diversas estrategias para prevenir la autogamia, basadas en la separación espacial de los sexos en diferentes flores (diclinia) o bien una separación temporal dentro de una flor hermafrodita (dicogamia) (FERNÁNDEZ-ILLESCAS *et al.*, 2011). Nosotros hemos podido observar que todas las especies estudiadas de *Salsola* presentan un comportamiento dicogámico de tipo protandria, hecho refrendado en la bibliografía para muchas de las especies de la tribu *Salsoleae* (KÜHN *et al.*, 1993). Nuestras propias observaciones de flores fecundadas en plantas que poseían estambres inmaduros refuerzan la apreciación de una estrategia de cruzamiento alógamo para estas especies, la cual es compartido por otras familias de angiospermas (PÉREZ DE PAZ, 2002).

Aunque el factor determinante de la polinización en la familia es el viento (FERNÁNDEZ ILLESCAS *et al.*, 2011), por nuestra parte hemos observado en la naturaleza la presencia de trips y el pentatómido *Croantha ornatula* (Herrich-Schaeffer 1842) en las flores, no pudiendo evaluar el papel polinizador que pudieran tener los mismos.

Con respecto a la fenología, para cada especie es señalado el periodo en que la planta ha sido vista en flor y/o fruto, teniendo en cuenta también para ello los datos de los pliegos de herbario. No es infrecuente observar un segundo pico de floración, ligado presumiblemente a la variación del régimen hídrico anual. Durante este último periodo de floración las inflorescencias (de modo particular en *S. divaricata*) poseen un desarrollo mucho menor y flores que no suelen producir semillas viables, tal y como se ha comentado en el apartado referente a las inflorescencias.

En relación a la sexualidad, es preciso destacar el hecho de que *S. tetrandra* posee la facultad de tener flores hermafroditas, femeninas o masculinas en la misma planta. En las otras dos especies las flores siempre poseen ambos sexos, si bien se ha detectado en ocasiones estambres abortados en algunas flores.

### **Dispersión de semillas.**

Las plantas de este grupo poseen una dispersión eminentemente anemócora, facilitada por las estructuras aladas de los tépalos. En este sentido es interesante destacar el trabajo de HENSEN (1999), en el cual y dentro de un estudio más general sobre las especies que constituyen la asociación *Anabasio-Euzomodendretum bourgaeani* Rivas Godoy & Esteve 1965, en el sudeste de España, aporta datos sobre la biología reproductiva de *Salsola genistoides* Juss. ex Poir. y *S. oppositifolia*, dos especies cuyos frutos poseen características muy afines tanto a *Salsola divaricata* como a *S. vermiculata*. También existen trabajos más enfocados a conocer los mecanismos de dispersión de especies de *Salsola* con un comportamiento invasivo como malas hierbas (además de poseer una dispersión por el viento también por la movilidad de las plantas en su totalidad) en el grupo de *S. kali* (BORGER *et al.*, 2007). El desarrollo de las alas no parece estar relacionado con la fecundación, siendo relativamente frecuente encontrar individuos con flores donde se desarrollaron las alas y sin embargo carecen de semillas. Sin embargo es muy común encontrar tanto debajo de la planta madre o cerca de ella (en irregularidades del terreno) acumulaciones de frutos, las cuales se convierten en semilleros de numerosas plántulas. Sería interesante conocer la viabilidad de estas plántulas en condiciones naturales.

### **Comportamiento germinativo de las especies**

Los resultados obtenidos son presentados de manera detallada en el apartado correspondiente para cada una de las especies. A nivel general, cabe señalar que todas las especies se comportaron como moderadamente tolerantes a la germinación en medios salinos, existiendo un descenso generalizado tanto del porcentaje de germinación como de la velocidad de germinación asociado a un aumento en la concentración de NaCl. La especie que mostró mayor poder germinativo en tratamientos control fue *Salsola vermiculata*, mientras que la mayor capacidad germinativa a concentraciones más elevadas de NaCl se detectó en *Salsola divaricata*. Además, cabe destacar que el factor térmico sólo resultó significativamente importante con respecto al éxito germinativo en la especie *Salsola vermiculata*.

Por último, el porcentaje de recuperación de las semillas se vió significativamente afectado tanto por un aumento de la temperatura como de la salinidad en *S. vermiculata* y en *S. divaricata*, mientras que las semillas de *S. tetrandra* se mostraron indiferentes a ambos factores.

### **Autoecología**

Se ha procedido al estudio de la autoecología de los tres representantes canarios arbustivos del género *Salsola*, mediante el análisis fitosociológico de las comunidades vegetales en las que se asientan. Los resultados muestran a dos de ellas (*S. tetrandra* y *S. vermiculata*) asociadas a comunidades de eminente índole secundario, adquiriendo un papel predominante en las comunidades de degradación de tabaibales y cardonales áridos e hiperáridos, más en

concreto en las islas orientales del archipiélago (Lanzarote y Fuerteventura). Este hecho las caracteriza sintaxonómicamente como elementos de las comunidades de la clase *Pegano-Salsoletea*, definida como conjunto de matorrales bajos de carácter nitrófilo o halo-nitrófilo, incluyendo la vegetación arbustiva alóctona tropical de carácter antropogénico, de distribución Mediterránea y Saharo-Oceánica. En lo referente a los matorrales canarios dominados por estas dos especies de *Salsola*, han sido incluidos en el Orden *Chenoleoidetalia tomentosae*, alianza *Chenoleoidion tomentosae* definida como el conjunto de comunidades infra-termomediterráneas áridas e hiperáridas, asentadas sobre suelos arenosos o arcillosos-pedregosos, de los territorios Canario y Saharo-Oceánico (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 2002).

Según MOTA POVEDA *et al.* (2009), los principales factores físicos de control de este tipo de comunidades (*Pegano-Salsoletea*), y que podemos extrapolar a las canarias, son los siguientes:

- Existencia de sales y compuestos nitrogenados en el suelo.
- Zonas antropizadas, con pastoreo, de nidificación y áreas de abandono del uso agrario.
- Climas cálidos y semiáridos, en general de escasa pluviometría.
- Materiales parentales ricos en sales.
- Suelos que soportan déficit hídrico y drenaje deficiente.
- Uso del suelo agrario y urbanístico.
- Suelos con pH moderadamente básico a alcalino y hasta con rasgos de sodicidad que favorezcan la dispersión de arcillas.

Como excepción a ello cabe mencionar a la especie *Salsola divaricata*, la cual se comporta como un *taxon* bioindicador de la aero-halofilia de parte del territorio, participando en numerosas comunidades de diferente naturaleza en las cuales su presencia denota la influencia de la maresía en los distintos hábitats.

Además de lo expuesto, en el apartado de autoecología dedicado a cada una de las especies se suministran datos acerca de su participación no sólo en las comunidades donde son predominantes, sino también acompañando a un gran número de comunidades en situaciones de ecotonos, mosaicos, etc.

### **Anomalías observadas**

En *Salsola divaricata* hemos observado en ocasiones malformaciones en las hojas (Fig. 23A), necrosis en sus ramas terminales, ataques por cóccidos, etc.

Tanto *Salsola vermiculata* (Fig. 23B) como *S. tetrandra* presentaron en ocasiones agallas en las hojas y malformaciones en ramas laterales, debidas probablemente a puestas de dípteros de la familia Cecidomiidae (SKHUHRAVÁ *et al.*, 1993).



Fig. 23. Diferentes aspectos teratológicos observados en *S. divaricata* (23A) y *S. vermiculata* (23B).

### Etnobotánica

La familia Chenopodiaceae es importante en estudios aerobiológicos debido a que su polen es responsable de alergias (FERNÁNDEZ-ILLESCAS *et al.*, 2010). Es importante reseñar el valor de las plantas de este género en la obtención de diversos principios activos con poder farmacológico, por ejemplo en la lucha contra la hipertensión (LOIZZO *et al.* 2007, *S. tragus*, *S. soda* y *S. oppositifolia*), obtención de anticonceptivos (LOUW & SWART, 1999, *Salsola tuberculatiformis* Botsch.), propiedades antibióticas (QUESLATI *et al.*, 2006 para *S. tetrandra*), tratamiento de la hiperglucemia (TUNDIS *et al.* 2007, *S. tragus*, *S. soda* y *S. oppositifolia*), entre otros. Por último, destacar también los trabajos de PERERA (2005), en donde se recoge el nombre común “salado” aplicado a *S. divaricata* en La Gomera; y de ÁLVAREZ ESCOBAR (2012), el cual señala el uso de *S. divaricata* (de la que recoge el nombre popular “espino negro”) como planta forrajera para las cabras en las cercanías del Faro de Rasca (Tenerife). Además, este autor recoge las citas de KUNKEL (1970-1971) y MORERA (1991) sobre el uso como forrajera de *S. vermiculata* en Fuerteventura, en los cuales se indica su importancia en la alimentación de los dromedarios y ocasionalmente de las cabras.

### 3.1.1. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN

- 1. Hojas alternas, normalmente con un fascículo de hojas en su axila..... *Salsola vermiculata*
  - Hojas opuestas ..... 2
- 2. Hojas en forma de escamas, sésiles. Tépalos en fruto sin un ala dorsal (a veces con una pequeña costilla horizontal) ..... *Salsola tetrandra*
  - Hojas bien desarrolladas, cortamente pecioladas (articuladas en la base). Tépalos en fruto con una conspicua ala dorsal ..... *Salsola divaricata*

### 3.1.2. CATÁLOGO COMENTADO DE ESPECIES ARBUSTIVAS DE SALSOLA EN LAS ISLAS CANARIAS

1. ***Salsola divaricata*** Masson ex Link in Buch, *Phys. Besch. Canar. Ins.*: 141, 160 (1828).  
[= *Seidlitzia orotavensis* Iljin, *Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS* 15: 88 (1954). *Typus*: LE holo-; iso- K(!).  
= *S. lowei* Iljin, *Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS* 15: 90 (1954). *Typus*: LE holo-; iso- K(!).  
= *Salsola marujae* Castrov. & Luceño, *Anales Jard. Bot. Madrid* 50 (2): 259-260 (1992). *Typus*: MA holo-; iso- G (!); iso- ORT (!).  
= *S. longifolia* auct. can., non Forssk. *Fl. Aegypt.-Arab.*: 55 (1775).  
= *S. oppositifolia* auct. can., non Desf. *Fl. Atlant.* 1: 219 (1798).  
= *S. pterosperma* Willd., in schedis. B-W 05406 (!)].

**nom. vern.:** “brusca” (KUNKEL, 1982); “salado” (REYES-BETANCORT, 1998); “espino negro” (ÁLVAREZ ESCOBAR, 2012).

**Descripción:** arbusto de hasta 3 metros, glabro, presentando sólo pelosidad en las axilas de hojas, brácteas y bractéolas, con pelos de tipo uniseriado. Ramas principales de (2,5) 3-5 mm de diámetro, con corteza marronácea y resquebrajada, ramas secundarias de 1,5-3 mm, de corteza blanquecina. Ramas jóvenes y floríferas desde verdes a un rojo intenso, con diámetro de 0,8-1,6 mm. Cotiledones linear-lanceolados, de 1,5-3,7 cm de largo x 1,0-1,5 cm de ancho, con ápice mucronado, cilíndricos, glabros. Hojas opuestas, cilíndricas o semicilíndricas (en ocasiones esferoidales), las jóvenes con morfología más linear, cortamente pecioladas y articuladas en su base, de (5,3) 9-26 (30) mm x (1) 2-3 (5) mm, ápice obtuso o con un pequeño mucrón. Flores bisexuales, solitarias en las axilas de las brácteas, formando una inflorescencia paniculada o espigada en la parte superior de las ramas, de 4-13 cm, en ocasiones muy ramificadas, divaricadas, a veces reducidas a unas pocas flores en ramas laterales cerca de la rama principal. Brácteas de 4,5-8 x 1-3 mm, con similar morfología a las hojas, disminuyendo de tamaño hacia los ápices de crecimiento. Bractéolas 2, de ovadas a anchamente lanceoladas, con un tamaño entre (1,8) 2-3,5 x 1,8-3 mm, con margen hialino que alcanza casi hasta el ápice. Perigonio formado por 5 piezas en un solo verticilo, tépalos oblongos, adaxialmente cóncavos, membranosos, de 2,6-4 mm de largo, volviéndose duros en la madurez, glabros y con un penacho de pelos en su base. Ápices de los tépalos erosos, usualmente conniventes, todos abrazando el utrículo, formando una estructura cónica. Apéndices transversales en la cara abaxial del tépalo, aproximadamente a un tercio de longitud desde la base, extendidos, membranosos y en forma de ala en fruto; desiguales, imbricados, el mayor de 6-11,5 x 3-7 (8) mm, los dos intermedios de 3-10 (11) x 3-7 (8) mm y 4-11,5 x (3) 4-6 (7) mm; y finalmente los dos más pequeños de (2) 2,5-5,5 (6) x (2) 3-5,5 (8) mm y (1) 3-6 x (2) 2,5-5,5 mm. Estambres 5, filamentos acintados, estrechamente lineares, aplanados, anteras oblongas, de 1-2 m de anchura, ápice de las anteras con apéndice corto. Ovario anchamente ovoide o globoso, deprimido, de aproximadamente 1 mm; estilo de 0,5-1,8 mm; estigmas 2, erectos o curvados,



aplanados, adaxialmente papilosos, de 0,4-1,1 mm. Fruto un utrículo, globoso; pericarpo membranoso. Semilla horizontal de (1,8) 2-2,5 mm de diámetro, sin endospermo, con embrión espiral.

**Typus:** no se ha localizado el material original que pudo servir a H.F. Link para su descripción: “Ramis divaricatis glabris, follis teretibus, superioribus abbreviatus, floribus glomeratis”. “Rambla, Garachico, Playa de S. Juan Guía, T” (LINK *in* BUCH, 1828) (n.v.).

Hemos localizado 2 pliegos recolectados por Masson en la isla de Tenerife y depositados en los herbarios BM y UPS-THUNB. (microficha !). En el primero de ellos figura una etiqueta con la palabra lectotipo firmada por H. Freitag en 2001 (Fig. 24). Sin embargo por nuestra parte opinamos que el material en el que se basó Link para su descripción fue el recolectado por C. Smith durante su estancia en Canarias con L. v. Buch (SANTOS-GUERRA, 2007).



Fig. 24. Pliego de *S. divaricata* recolectado por Francis Masson en 1778 en la isla de Tenerife y depositado en BM.

Por lo tanto considerar a cualquiera de estos dos pliegos como *lectotypus* no parece ser correcto. En caso de no hallarse el material estudiado por Link sí se podría elegir el mencionado pliego (BM000059332) como *neotypus*.

En el trabajo de CASTROVIEJO & LUCEÑO (1992), en el cual describen *Salsola marujae* como especie nueva para las islas Canarias, los autores argumentan que existían dudas razonables para creer que el *binomen* de Masson (*S. divaricata*), en el cual se basó Link para realizar la descripción válida de esta especie, debía corresponder con una *Suaeda*. Además, en dicho trabajo se señala que no se obtuvo éxito en la búsqueda de dicho material. Sin embargo, tras la lectura del protólogo y de las posteriores indicaciones de Link (... *der S. fruticosa sehr ähnlich; aber die Zweige sind abstehend, die Blätter breiter, dicker, und kürzer, die Staubfaden ziemlich breit und häutig, der Griffel einfach und oben in zwei Theile getheilt, der Saamen tellerförmig und, so viel sich davon erkennen läßt, mit einem spiralen Embryo. Lk = de S. fruticosa* muy similar, pero las ramas son erectas, las hojas más anchas, más gruesas y más cortas, los filamentos muy anchos y membranosos, el estilo se divide justo en el ápice en dos partes, la semilla en forma de plato y con un embrión espiral fácilmente reconocible. Lk), así como del estudio del material recolectado por Masson en la isla de Tenerife, consideramos que efectivamente *Salsola divaricata* Masson *ex* Link se trata de una especie de *Salsola*, que además es conespecífica con *S. marujae* Castroviejo & Luceño y por tanto con prioridad sobre ésta última.

**Comentario:** la identidad taxonómica de *S. divaricata* ha sido ampliamente cuestionada a lo largo de la historia. Tras su descripción no fue reconocida como especie válida hasta 1976 por V.P. Bostchantzev en su revisión de la sección *Coccosalsola* (véase BOTSCHANTZEV, 1976). Pasó incluso desapercibida para otros autores como LJIN (1954), que sobre la base de material asimilable a *S. divaricata* describe dos especies nuevas del género *Seidlitzia* (*S. orotavensis* y *S. lowei*) (Fig. 25). Respecto a este trabajo hemos observado que los caracteres utilizados para diferenciar ambas especies son muy variables, incluso dentro de una misma población. Por un lado, hemos podido comprobar, tanto en el campo como en condiciones de cultivo, que el carácter de la longitud de las inflorescencias, largas para *Seidlitzia (Salsola) orotavensis* y cortas en *S. lowei* no se corresponde con la realidad, encontrándose tanto en plantas procedentes de Tenerife como de Lanzarote, la presencia de inflorescencias largas (de hasta más de 20 cm de longitud) en la época de floración, mientras que el resto del año podían mostrar inflorescencias mucho mas pequeñas (de 3 a 4 cm). Así mismo, se ha constatado que plantas que crecen en ambientes removidos, y por tanto más nitrofilizados, también poseen un hábito más vigoroso e inflorescencias de mayor longitud, relacionándose de esta manera el tamaño de la inflorescencia con una plasticidad ecológica y no con una cualidad fijada genéticamente.

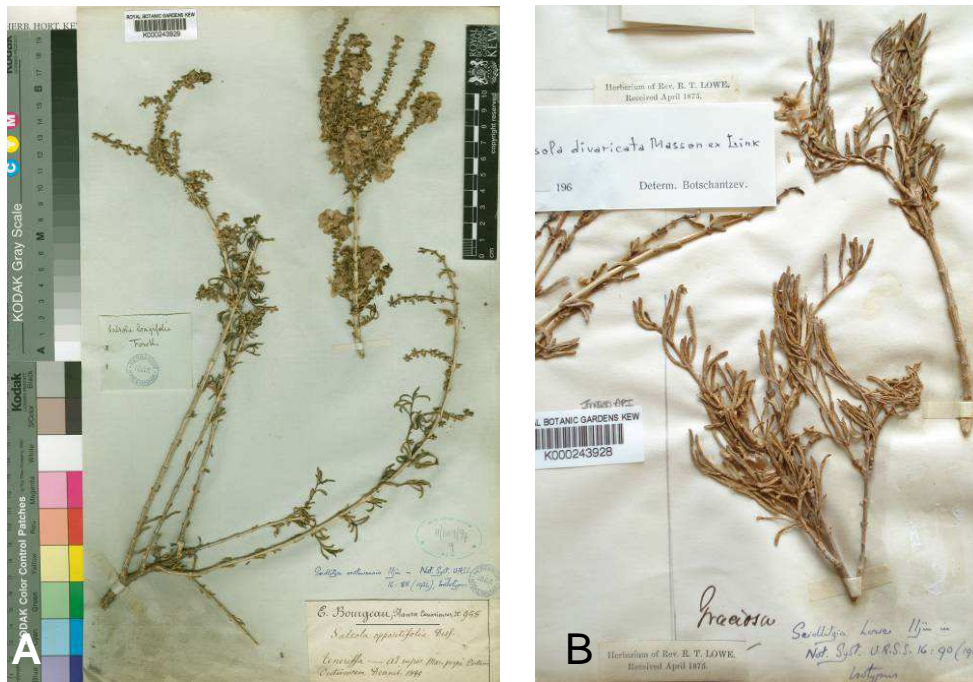


Fig. 25. *Typus* de *Seidlitzia rotavensis* (25A) y *S. lowei* (25B).

Otra variable de posible valor diagnóstico tal y como se desprende de la descripción e iconografía del trabajo de LJIN (1954) sería la presencia de estilos de mayor longitud en la especie *S. rotavensis*. Por nuestra parte hemos observado que la longitud del estilo puede variar dentro de la misma población, con ejemplares de estilos cortos y gruesos a otros con estilos largos y delgados (población La Guancha Charco Verde, Tenerife, ver Fig. 18). Esta misma variación se detectó entre plantas cultivadas procedentes de Órzola (Lanzarote), en donde se observaron unos estilos muy largos (>2 mm); mientras que en pliegos obtenidos en la población original las mediciones estuvieron dentro de la media de la especie.

Otro *binomen* aplicado a lo largo del tiempo a las plantas presentes en Canarias ha sido *Salsola oppositifolia* (HANSEN & SUNDING, 1985; ARCO AGUILAR & WILDPRET, 1990). Sin embargo existen buenos caracteres diagnóstico en esta especie, como son las hojas abrazadoras no articuladas con el tallo, ausencia de estaminodios, bractéolas elíptico-oblongas, etc. (BRULLO, 1982, 1984; BLANCA *et al.*, 2009), que permiten distinguirla de *S. divaricata*.

Según su morfología, *S. divaricata* es una especie muy relacionada con *S. longifolia*, la cual se encuadra dentro de un grupo de especies de *Salsola* pertenecientes a la subsección *Darniella* según BOTSCHANTZEV (1976), si bien este grupo fue descrito inicialmente como género por Maire y Weiller y su estatus genérico ha sido defendido por BRULLO (1984). Las especies con las que posee mayores afinidades morfológicas son *Salsola verticillata* Schousb. y *S. gymnomaschala* Maire, con las cuales comparte entre otros caracteres la presencia de alas del fruto desiguales y pelos no sobresalientes en la base de hojas y brácteas, carácter este último señalado por el propio BRULLO (1984) como discriminante entre un grupo de especies afines a *S.*

*longifolia* (formado entre otras por *S. verticillata*-*S. gymnomaschala*) y otro grupo de especies afines a *S. schweinfurthii* (Solms-Laub.) Brullo, con pelos claramente exertos.

Con respecto a *S. verticillata*, especie citada ya para Canarias (véase PITARD & PROUST, 1908), son pocos los caracteres diferenciadores existentes entre este *taxon* y *S. divaricata*. Siguiendo a BRULLO (1984), la única diferencia entre ambos *taxa* sería la presencia de estambres incluidos en *S. verticillata* y exertos en *S. divaricata*. Sin embargo, en los pliegos consultados de la primera de estas especies (ORT 40531, Marruecos: Messied; ORT 40537, Marruecos: 20 Km al S de Sidi Ifni) las flores presentaban estambres exertos. Por nuestra parte, hemos detectado frecuentemente plantas en el comienzo de la floración con flores de estambres no sobresalientes, mientras que en flores bien fructificadas se observaban los restos de anteras y filamentos claramente exertos. Esto implica que en ocasiones el grado de madurez de la planta impide la correcta observación de este carácter en pliegos de herbario.

*S. gymnomaschala* se diferencia de *S. divaricata* por la morfología urceolada de sus tépalos, así como por la forma de las bractéolas, las cuales poseen un margen hialino prolongado y emarginado en el ápice formando un seno (BRULLO, 1984). El estudio de dos pliegos provenientes de localidades situadas en el área de distribución dada para este *taxon* (ORT 40537, Marruecos: pista Sidi Ifni-Oued Draa; ORT 40538, Marruecos: Naila) mostró la presencia de brácteas donde este carácter no puede ser interpretado de este modo (Fig. 26A). Además, FENNANE *et al.* (1999) señalan como diferencia entre *S. verticillata* y *S. gymnomaschala* la existencia de un apéndice mayor en las anteras de la segunda especie, carácter que no hemos podido corroborar en nuestro estudio.

Dentro del material canario, sólo se ha observado un conjunto de caracteres desviantes en plantas provenientes del istmo de Jandía en la isla de Fuerteventura, las cuales presentan una coloración rojizo-purpúrea intensa en las ramas terminales, mayor altura, patrón de ramificación postrado, con largas ramas acostadas que posteriormente se vuelven erectas, y entrenudos más distanciados; caracteres que se mantuvieron en plantas cultivadas procedentes de dicha localidad. Estos caracteres hacen a estas plantas asimilables a *S. gymnomaschala* a nivel vegetativo. Sin embargo no hemos hallado correlación entre dichas variables con diferencias en caracteres a nivel floral, ya que si bien en observaciones de campo los individuos solían presentar brácteas inferiores de la inflorescencia no superiores a las flores, carácter dado para *S. gymnomaschala* por BRULLO (1984) y FENNANE *et al.* (1999), dicho carácter no se mantuvo en condiciones de cultivo (Fig. 26B).



Fig. 26. Detalle de una bractéola de *Salsola gymnomaschala* Maire (26A). Detalle de brácteas de *S. divaricata* (26B), población del istmo de Jandía (Fuerteventura), en condiciones de cultivo.

Sería interesante en un futuro estudiar la variabilidad de las poblaciones de *S. verticillata* y *S. gymnomaschala* presentes en el litoral occidental de Marruecos, con el fin de evaluar la validez taxonómica de estos dos *taxa* y su separación taxonómica de *S. divaricata*.

**Distribución global:** endémica de las islas Canarias.

**Distribución regional:** Lanzarote e islotes (La Graciosa, Mta. Clara, Alegranza), Fuerteventura y Lobos, Gran Canaria, Tenerife y La Gomera. La cita sin localidad precisa para la isla del Palma (KUNTZE 1891, 2: 550) no ha podido ser confirmada pudiendo considerarse como extinguida en esta isla (SANTOS-GUERRA *et al.*, 2011).

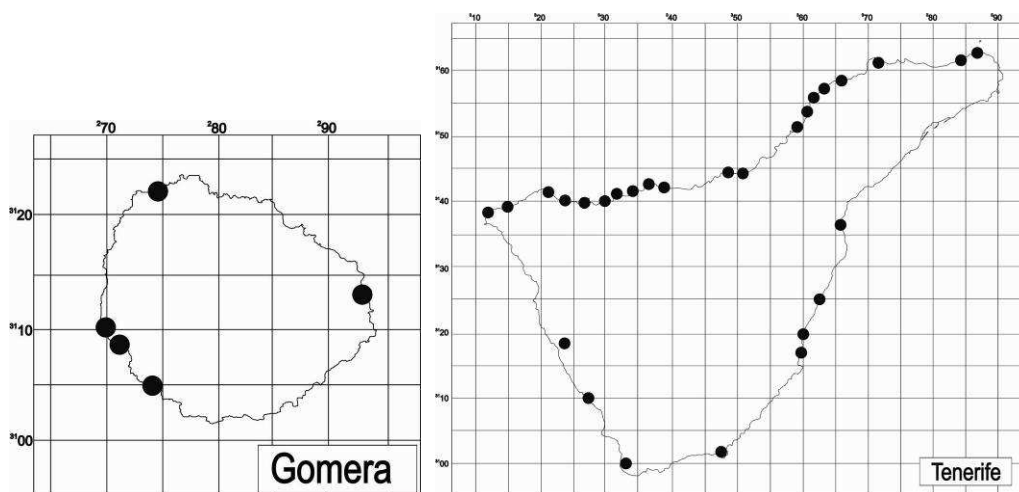


Fig. 27. Mapas de distribución de *S. divaricata* en las islas Canarias.

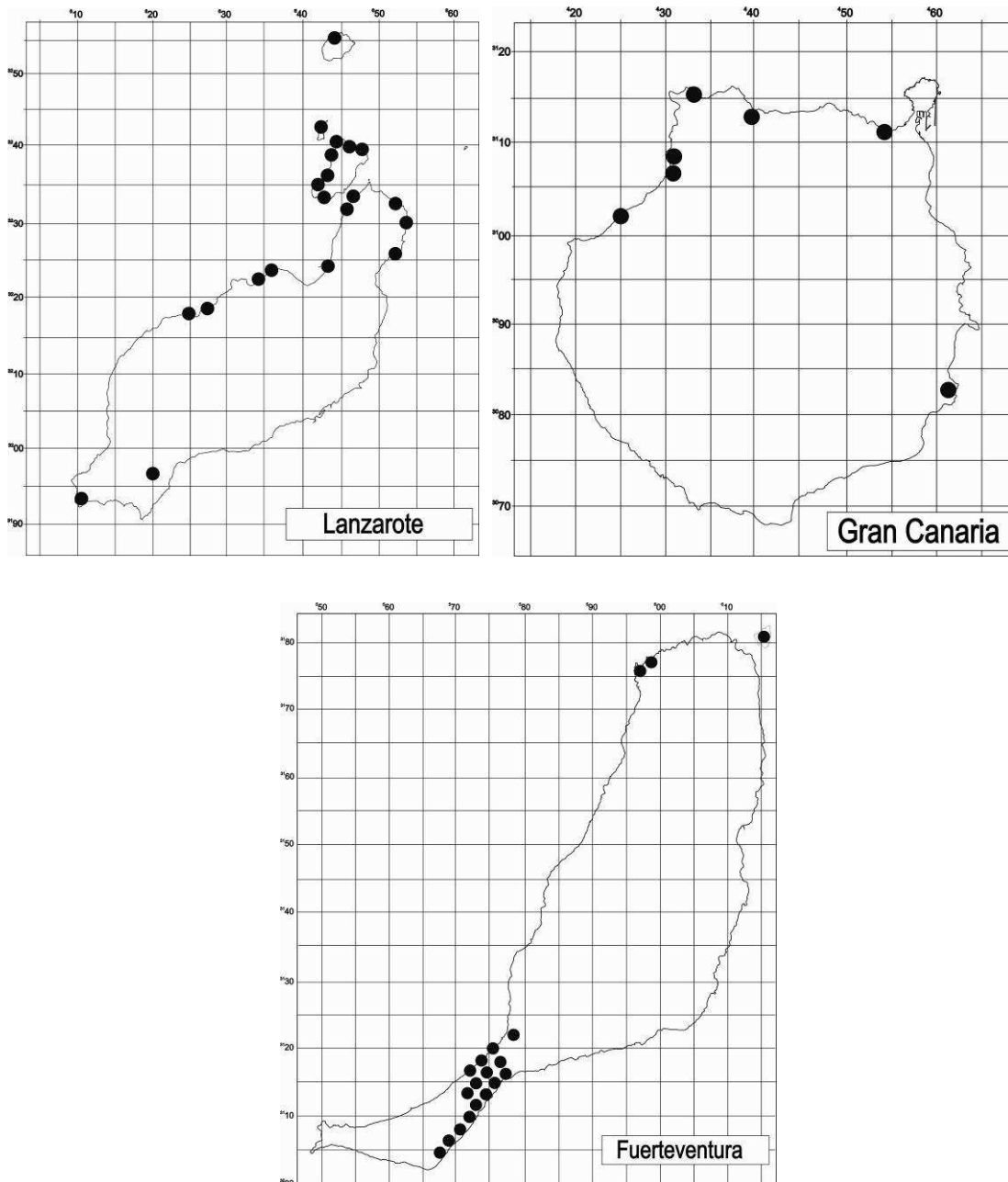


Fig. 27. Mapas de distribución de *S. divaricata* en las islas Canarias (continuación).

**Material examinado:** LANZAROTE: Mta. Clara, caldera, *sat abundanter*, 17.4.1957, Sventenius (ORT 23603); Mta. Clara, La Caldera, sitios rocoso-pedregosos, bastante abundante, 17.4.1957, Sventenius (ORT 1413); Mta. Clara, La Llanura, más o menos abundante, bastante frecuente, 19.4.1957, Sventenius (ORT 1412); Mta. Clara, La Caldera, laderas rocosas no escasa en la vertiente Sur, 20.4.1957, Sventenius (ORT 1414); Playa de las Malvas (UTM 28R 062021-321571), 22.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39342); Los Mariscaderos (UTM 28R 062076-321607), 22.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39344); Alrededores de Playa Mujeres (UTM 28R 065117-322556), 25.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39343); Caleta Caballo (UTM 28R 063288-322151), 24.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39345); Caleta de Famara (UTM 28R 063985-322143), 24.02.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39322); Subida a la atalaya de Femés (UTM 28R 062243-320152), JARB, ASG, IRG y MAPM, 14.11.2007 (ORT 40561); Órzola, Caletón Blanco (UTM 28R 065277-323188), 25.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39333); Haría, bajo de Los Sables (UTM 28R 06528-32320), 3.12.1997, JARB (TFC 41063); Tinajo, caleta del Mariscadero (UTM 28R 06205-32159), 5.12.1994, JARB, M.V. Martín Osorio, M.C. León

Arrecife, al pie montaña Maneje (UTM 28R 0640-3209), 26.8.1992, JARB (TFC 37832); La Graciosa, al E de Montaña Amarilla, 16.12.2007, JARB (ORT 43001).

FUERTEVENTURA: Lobos, parte cerca La Laguneta, Sventenius, 25.3.1956 (ORT 24163); Lobos, parte central hacia noreste, 27.3.1956, Sventenius (ORT 24162); Escasa en los matorrales de la Ensenada de los Toneles, 5 m.s.m., 15.6.1982, ASG y M. Fernández (ORT 28957); Costa Calma (entrada Villa Esmeralda) (28R 057416-311388), 21.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39338); La Pared (UTM 28R 057613-312072), 22.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT s.n.); Cerca del Faro de El Cotillo (UTM 28R 059653-317618), 22.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39339, 39340, 39341); Km 71 carretera a Morro Jable (28R 057215-311261), 21.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39337); Pájara, jable península de Jandía, 10.2002, S. Scholz (TFC 43938, 43939); Pájara, jable de la Barca (entrada a Gorriones, aprox. 200 m), 19.9.2002, P.L. Pérez de Paz y W. Wildpret de la Torre (TFC 43757).

GRAN CANARIA: Agaete, 50 m, más o menos abundante, 25.9.1948, Sventenius (ORT 8557); Las Palmas de Gran Canaria, riscos del Rincón, 50-150 m, 9.7.1980, V. Montelongo y S. Martínez (LPA 9733); Cuesta de Silva, sobre los túneles (UTM 28R 043065-310757), 17.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43011); Entrada a Las Palmas, c. de El Rincón, apróx. 2 Km hacia Agaete (UTM 28R 045326-311159), 17.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43007); Mta. de Arinaga (UTM 28R 046165-308252), 17.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43014); Sobre Agaete (UTM 28R 043065-310757), 17.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43008); Arinaga, bajo la montaña, 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 43015).

TENERIFE: Ladera Martiáñez, 3.12.1949, Sventenius (ORT 9202); Martiáñez, abundante en la ladera hacia el mar, 8.10.1943, Sventenius (ORT 16931); Playa de San Juan-Adeje, sitios secos pedregosos, abundante, 17.5.1955, Sventenius (ORT 16934); Teno, la llanura cerca del mar, abundante, 12.9.1944, Sventenius (ORT 16935); Ladera Martiáñez, 3.12.1949, Sventenius (ORT 16937); Colonia con numerosos ejemplares muy bien desarrollados al norte de Alcalá, 13.6.1976, ASG (ORT 24848); Punta Rasca, 8.2.1976, ASG (ORT 24872); Matorrales de *Kleinio-Euphorbion*, con influencia halófila al sur del túnel de Güimar, 20 m.s.m., ASG, M. Fernández y P. Méndez (ORT 28948); Roque de Garachico, laderas glareosas en la parte noroccidental, más o menos escasa, 26.6.1949, Sventenius (ORT 2721); Tabaibales halófilos de la Pta. de Teno, 150 m.s.m., ASG, M. Fernández y P. Méndez (ORT 28959); San Juan de la Rambla, sea cliffs, 20 m common shrub up to 75 m, D. Bramwell, 13.11.1968 (LPA 10622); Ladera bajo Roque Dos Hermanos, (UTM 28R 039163-316110), MAPM, 22.2.2007 (ORT s.n.); Puertito de Armeñine (UTM 28R 03219-31407), 22.2.2007, MAPM (ORT 43005); El Puertito de El Sauzal (UTM 28R 035799-315074), 16.9.2009, MAPM (ORT 43000); Candelaria, sobre la Basílica de la Virgen (UTM 28R 036577-313665), 22.2.2007, MAPM (ORT 43009); Campo de Golf de Buenavista, 11.2.2007, IRG (ORT 39375); Las Palmas de Anaga, frente a los Roques, 18.3.2007, IRG (ORT 39376); Llanura de Teno, 25.3.2007, IRG (ORT 39374); Pto. de la Cruz, bco. al W de playa del Bollullo (UTM 28R 035085-314424), 31.1.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 39364); Carretera a Pto. de San Juan, cerca cruce Tijoco Bajo-Barrio Ricasa (UTM 28R 032388-311541), 24.1.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 39366, 39367, 39368, 39369); Tabaibal del Porís de Abona (UTM 28R 035960-311716), 24.1.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 39370); Sitio interés científico Acantilados de La Hondura (UTM 28R 036013-312039) 24.1.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 39371); El Médano, Montaña Roja (UTM 28R 034756-310194), 22.2.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 39372, 39373); Puerto de San Juan, ambientes removidos (UTM 28R 03221-311847), 26.12.2005, MAPM (ORT 38746); Guía de Isora, Varadero (UTM 28R 03195-312298), 26.12.2005, MAPM (ORT 38745); Anaga, El Draguillo (UTM 28R 038498-316200), 15.12.2005, MAPM (ORT 38747); Anaga, playa de Almáciga (UTM 28R 038351-316131), 15.12.2005, MAPM (ORT 38748); Punta del Hidalgo, inicio camino a Taganana (UTM 28R 037110-316123), 12.2005, MAPM (ORT 38749); Al lado carretera bajada a Martiáñez (UTM 28R 035006-314435), 12.2005, MAPM (ORT 38750); Playa de El Fraile, Buenavista (UTM 28R 03159-313951), 15.1.2006, MAPM (ORT 38738); Los Silos, costa al lado piscina municipal (UTM 28R 03219-314076), 15.1.2006, MAPM (ORT 38739); Costa de Los Silos-Buenavista, invernaderos cerca Faro (UTM 28R 032038-314197), 9.11.2006, JARB, IRG y MAPM (ORT 39329); Costa de Los Silos: al lado pista a Bufadero (UTM 28R 03217-314109), 9.11.2006, JARB, IRG y MAPM (ORT 39330); Los Silos: al O de Síbora (UTM 28R 03219-314076), 9.11.2006, JARB, IRG y MAPM (ORT 39331); La Guancha, punta del Charco Verde (UTM 28R 033668-314267), 19.10.2006, JARB, IRG y MAPM (ORT 39332); La Guancha: al lado carretera acceso Charco Verde (UTM 28R 033687-314256), 19.10.2006, JARB, IRG y MAPM (ORT 39333); La Guancha: por encima Charco Verde, entre plataneras (UTM 28R 033669-314253), 19.10.2006, JARB, IRG y MAPM (ORT 39334, 39335); Playa cercana a Varadero (UTM 28R 031981-312226), 7.06.2006, JARB,

IRG y MAPM (ORT 39336); Anaga, playa del Draguillo, aprox 15 m.s.m. (UTM 28R 03385-31316), 16.11.1998, JARB (TFC 49089, 49090); Bco. de Guayonje, 306 msm (UTM 28R 036056-315238), 26.11.2008, M.L. Rodríguez Navarro J.R. Acebes Ginovés (TFC 48993); El Puertito, 200 m.s.m. (UTM 28R 0358-3149), 2.3.2002, M.L. Rodríguez Navarro, M. Rodríguez López (TFC 44655); Punta de Buenavista, Los Silos (UTM 28R 0321-3141), 11.3.1990, V. Lucía Sauquillo, C. Acosta (TFC 38251); Fasnía, sitio interés científico La Hondura, 26.10.1996, G. Cruz Trujillo (TFC 40262); Tacoronte, Punta del Roque (UTM 28R 0360-3152), 25.10.1993, F. Ramallo, O. Rodríguez Delgado, W. Wildpret de la Torre (TFC 37243); La Matanza, Casas del Caletón (UTM 28R 0356-3148), 7.11.1993, F. Ramallo, T. Jiménez Felipe (TFC 37244); El Sauzal, Puntillo del Sol, 29.7.1975, E. Beltrán Tejera, M. del Arco Aguilar (TFC 4278); Punta de Agache, 19.11.1981, O. Rodríguez Delgado (TFC 12886, 12887); Escasa cercanías de la Playa de La Tejita, 12.12.1970, J. Pérez de Paz y ASG (TFC 870); El Médano, 14.12.1970, M.O. Pino Tejera (TFC 740); Acantilado Los Gigantes, 1.11.1970, P.L. Pérez de Paz (TFC 717); Zona litoral, entre Alcalá y Playa de San Juan, ruderalizada (borde carretera), 14.2.1976, E. Beltrán Tejera y Á. Bañares (TFC 4927); Costa entre Los Cristianos y Las Américas, 14.6.1976, M. del Arco Aguilar (TFC 6259); La Barranquera, Valle Guerra, 12.12.1981, R. Lecuona (TFC 13075); Cercanías del Bollullo, Puerto de la Cruz, 20.1.1977, W. Wildpret de la Torre, H. Mettesics, J.R. Acebes Ginovés, M. del Arco Aguilar (TFC 6461); El Médano, 13.12.1992, P.L. Pérez de Paz (TFC 35322); Acantilado de Los Gigantes, 2.11.1970, E. Barquín (TFC 32380); Islote de Lobos, hoyas arenoso-temosas, 17.4.1984, E. Beltrán Tejera, M. Ramos (TFC 24915); El Médano, 13.12.1980, W. Wildpret de la Torre, M. del Arco Aguilar (TFC 20410); Guaza, 12.3.1994, M. Medina y M.C. León Arencibia (TFC 37903).

LA GOMERA: Puntallana (UTM 28R 029331-3113036), 28.06.2010, JARB, IRG y MAPM (ORT 40562); Playa del Inglés, 18.1.1976, M. Fernández Galván (ORT 26304); Playa del Inglés (UTM 28R 026941-311036), 28.06.2010, JARB, IRG y MAPM (ORT 42.454); Valle Gran Rey, 12.1975, E. Beltrán Tejera (TFC 27354). Pista hacia playa de Iguala (28R 027301-310582), MAPM (!); Taguluche del Sur (28R 027050-311474), *ejusd.* (!).

**Número cromosómico:**  $2n=36$ . Gran Canaria: sobre Agaete, 17.02.2009, ORT 43008. Tenerife: El Bollullo, 31.01.2007, ORT 39364 (Fig. 28).

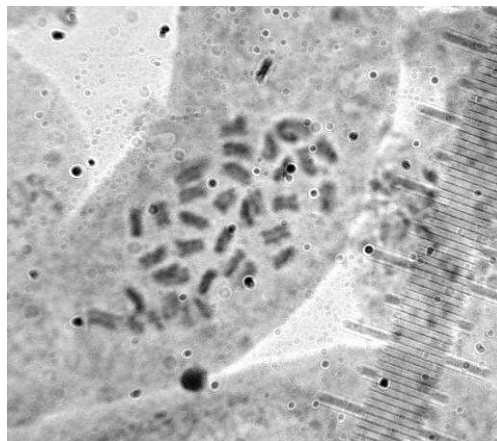


Fig. 28. Aspecto de los cromosomas de *S. divaricata*.

Los números cromosómicos obtenidos en la bibliografía para *taxa* propuestos como emparentados con esta especie no concuerdan con nuestras observaciones. Así, el recuento tetraploide de *S. divaricata* separa claramente a esta especie de *S. longifolia* Forssk., propuesta por BATTACHARYA *et al.* (1971) como diploide ( $2n=18$ ). Para *S. oppositifolia* se poseen varios recuentos de material octoploide en Italia (PERUZZI & CESCO, 2004) y España (CASTROVIEJO & LAGO, 1992). Estos últimos autores hallaron  $2n=18$  en *S. papillosa* Willk. y  $2n=36$  en *S. genistoides* especies que aunque si bien incluidas en la sección *Coccosalsola* según BOTSCHANTZEV (1976) son entidades morfológicas claramente diferenciadas de *S. divaricata*.



Sería interesante ampliar el estudio cromosómico a las especies *S. verticillata*, *S. gymnosmachala* y afines a este interesante grupo.

**Marcadores ISSR:** un resumen de los parámetros analizados para cada uno de los nueve cebadores utilizados para *S. divaricata* es presentado en la Tabla 16. En total se obtuvieron del orden de 155 bandas, las cuales tuvieron un tamaño molecular comprendido entre 350 y 2.450 pb. El número de bandas por cebador varió entre 8 y 27, correspondiendo la media a 17,2 bandas por cebador. El porcentaje de bandas polimórficas fluctuó entre el 87,5% y el 100 %, con una media del 98,7 % (153 bandas polimórficas).

**Tabla 16.** Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en *S. divaricata*.

Cebador	Nº de bandas amplificadas	Nº de bandas polimórficas	% bandas polimórficas
810	13	12	92
818	27	27	100
834	15	15	100
844	36	36	100
847	15	15	100
857	14	1	100
868	9	9	100
880	8	7	87,5
890	18	18	100

El porcentaje de bandas polimórficas para cada población osciló entre el 41,94% (Anaga, ANA-TF) y el 78 % (Istmo Jandía, JAN-F), con una media del 57,39% (Tabla 17). El otro valor calculado como medida de la diversidad genética intrapoblacional (índice de *Shannon*) expresó valores medios de  $I = 0,297$ , fluctuando entre  $I = 0,212$  e  $I = 0,378$  para las poblaciones de Playa del Bollullo y Teno respectivamente, ambas localizadas en la isla de Tenerife.

A la luz de los resultados obtenidos al calcular el índice de *Shannon* por isla, Tenerife y Gran Canaria resultaron las islas más diversas (valores de  $I = 0,406 \pm 0,227$  e  $I = 0,408 \pm 0,229$  respectivamente); seguidas de Fuerteventura ( $I = 0,391 \pm 0,241$ ), Lanzarote ( $I = 0,390 \pm 0,236$ ) y La Gomera ( $I = 0,390 \pm 0,236$ ).

Esta distribución de la variabilidad genética parece indicar para esta especie una posible colonización del archipiélago a partir de las islas centrales, con posterior difusión hacia las islas periféricas. Este hecho pudiera deberse al mayor número de individuos muestreados en la isla de Tenerife, aunque NYBOM (2004) ha demostrado que los valores del índice de *Shannon* y  $\phi_{st}$  no resultan influenciados por el número de individuos por población.

**Tabla 17.** Índice de *Shannon* (I) y porcentaje de *loci* polimórficos (P) de las poblaciones de *S. divaricata* analizadas.

<b>Cód.</b>	<b>Población</b>	<b>Índice de Shannon</b>	<b>% de loci polimórficos</b>
<b>BOL-TF</b>	Playa del Bollullo	0,212	42,58
<b>JC-TF</b>	Juan Centellas	0,259	49,03
<b>SIL-GC</b>	Cuesta de Silva	0,263	49,68
<b>JIN-GC</b>	Jinámar	0,261	50,97
<b>TEN-TF</b>	Teno	0,378	69,68
<b>ARI-GC</b>	Arinaga	0,290	56,77
<b>RIN-GC</b>	El Rincón	0,307	61,94
<b>FEM-L</b>	Subida a Femés	0,342	63,23
<b>ING-G</b>	Playa del Inglés	0,328	61,29
<b>PUN-G</b>	Puntallana	0,243	51,61
<b>MED-TF</b>	El Médano	0,309	63,87
<b>HID-TF</b>	Punta del Hidalgo	0,300	58,71
<b>ANA-TF</b>	Anaga	0,233	41,94
<b>VAR-TF</b>	Varadero	0,309	60,00
<b>PAR-F</b>	La Pared	0,289	52,90
<b>COT-F</b>	El Cotillo	0,337	66,45
<b>AGA-GC</b>	Agate	0,363	69,68
<b>CAN-TF</b>	Candelaria	0,242	47,74
<b>JAN-F</b>	Istmo Jandía	0,369	78,06
<b>MUJ-L</b>	Punta Mujeres	0,312	58,06
<b>GRA-L</b>	La Graciosa	0,332	60,00
<b>MAL-L</b>	Playa Las Malvas	0,267	49,03
<b>MER-L</b>	Caletón del Mero	0,292	56,77
<b>FAM-L</b>	Caleta Famara	0,283	54,19
<b>HON-TF</b>	Acantilados La Hondura	0,303	60,65

Esta colonización insular no sigue el aparente proceso natural de llegada de grupos de especies a las islas en dirección Este-Oeste desde el continente africano (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000), sino el descrito también para otras especies de amplia distribución en el archipiélago como *Festuca agustinii* Linding. (DÍAZ-PÉREZ *et al.*, 2008) o *Anagyris latifolia* Brouss. ex Willd. (GONZÁLEZ-PÉREZ *et al.*, 2009a), si bien en estos trabajos se han utilizado técnicas y marcadores moleculares diferentes.

El análisis de la estructura genética de las poblaciones arrojó una proporción de la variación revelada dentro de las poblaciones del orden del 77 %. Esta tendencia no varió cuando

se realizó el mismo análisis agrupando a las poblaciones por islas (ver Tabla 18), hallándose una baja diversidad entre ellas (3,61 %).

**Tabla 18.** Análisis de la varianza molecular en *S. divaricata*.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación	P
Entre islas	4	368,920	0,716	3,61	<0,001
Entre poblaciones	19	1053,388	3,941	19,87	<0,001
Dentro de las poblaciones	225	3415,660	15,181	76,52	<0,001
<b>Total</b>	<b>248</b>	<b>4837,968</b>	<b>19,838</b>		

**Coefficiente de diferenciación  $\phi_{st}$**  = 0,235. El valor de **P** fue obtenido a partir de 1000 permutaciones.

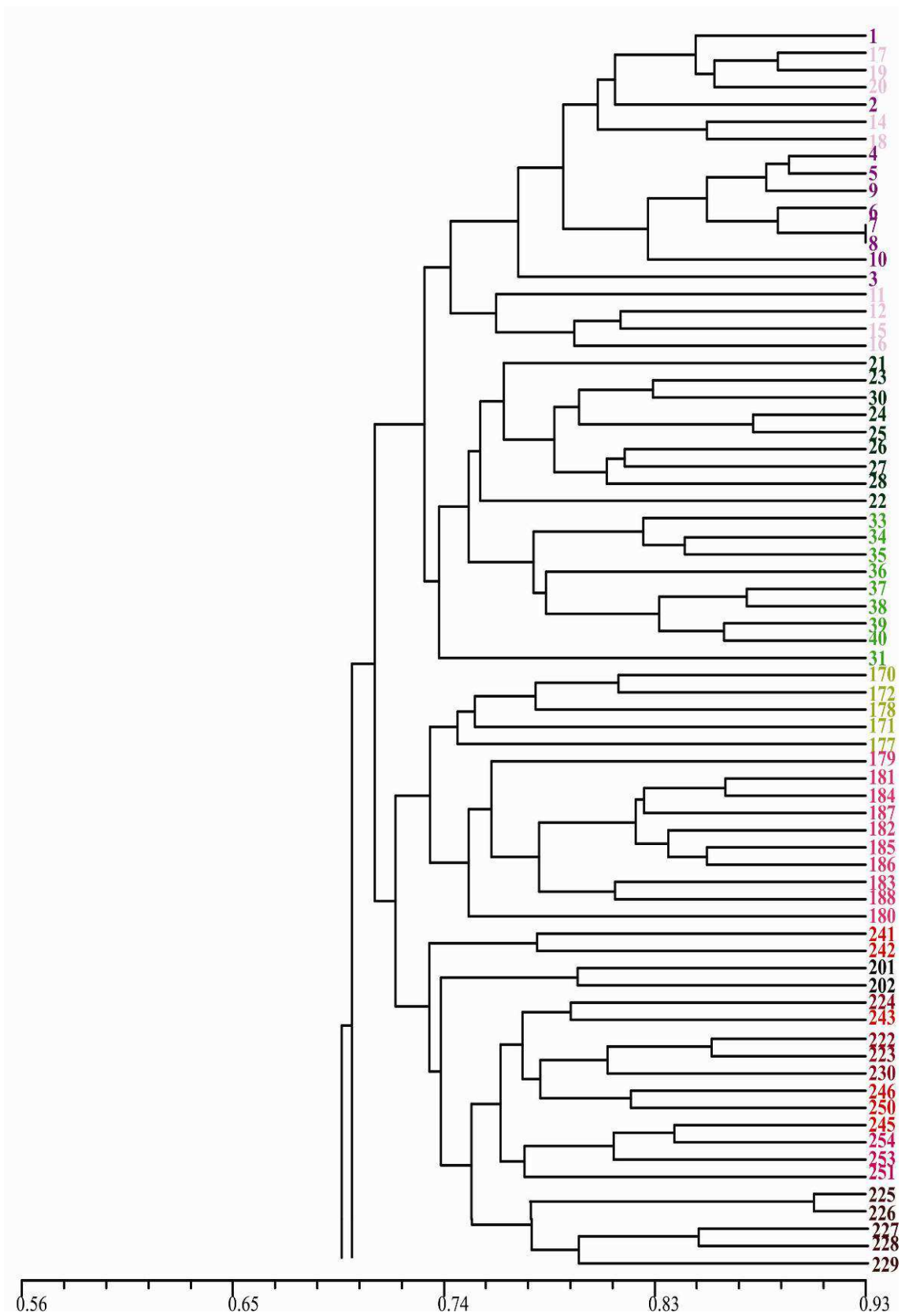
El fenograma obtenido a partir del índice de similitud de *Dice* ( $r = 0,637$ ) (Fig. 29), reveló la disposición de los individuos de una misma población en grupos casi siempre homogéneos. Además se detectó una asociación de las poblaciones en varios grupos. Un primer y numeroso grupo estuvo constituido por las poblaciones de Playa de las Malvas (MAL-L), Candelaria (CAN-TF), Jinámar (JIN-GC), Cuesta de Silva (SIL-GC), Punta de Juan Centellas (JC-TF), Playa del Bollullo (BOL-TF) y Acantilados de La Hondura (HON-TF). Un segundo grupo estuvo formado básicamente por tres poblaciones lanzaroteñas [Punta Mujeres (MUJ-L), La Graciosa (GRA-L) y Caletón del Mero (MER-L)]; mientras que el resto de poblaciones no formaron grupos diferenciados. Cabe señalar que las dos poblaciones de La Gomera estudiadas no quedaron reunidas en un único grupo.

El fenograma obtenido a partir del índice de similitud de *Jaccard* (véase en CD adjunto) mostró una clasificación con algunas diferencias con respecto al anterior. En este caso se agruparon las poblaciones de Playa de las Malvas (MAL-L), Candelaria (CAN-TF), Jinámar (JIN-GC), Cuesta de Silva (SIL-GC), Punta de Juan Centellas (JC-GC), Playa del Bollullo (BOL-TF), Caleta de Famara (FAM-L) y Caletón del Mero (MER-L) por un lado mientras el resto de poblaciones se unieron sin conformar grupos diferenciados. La constitución de ambos fenogramas resulta consecuente con la gran diversidad intrapoblacional y la casi nula variación entre islas detectada con el análisis *AMOVA*.

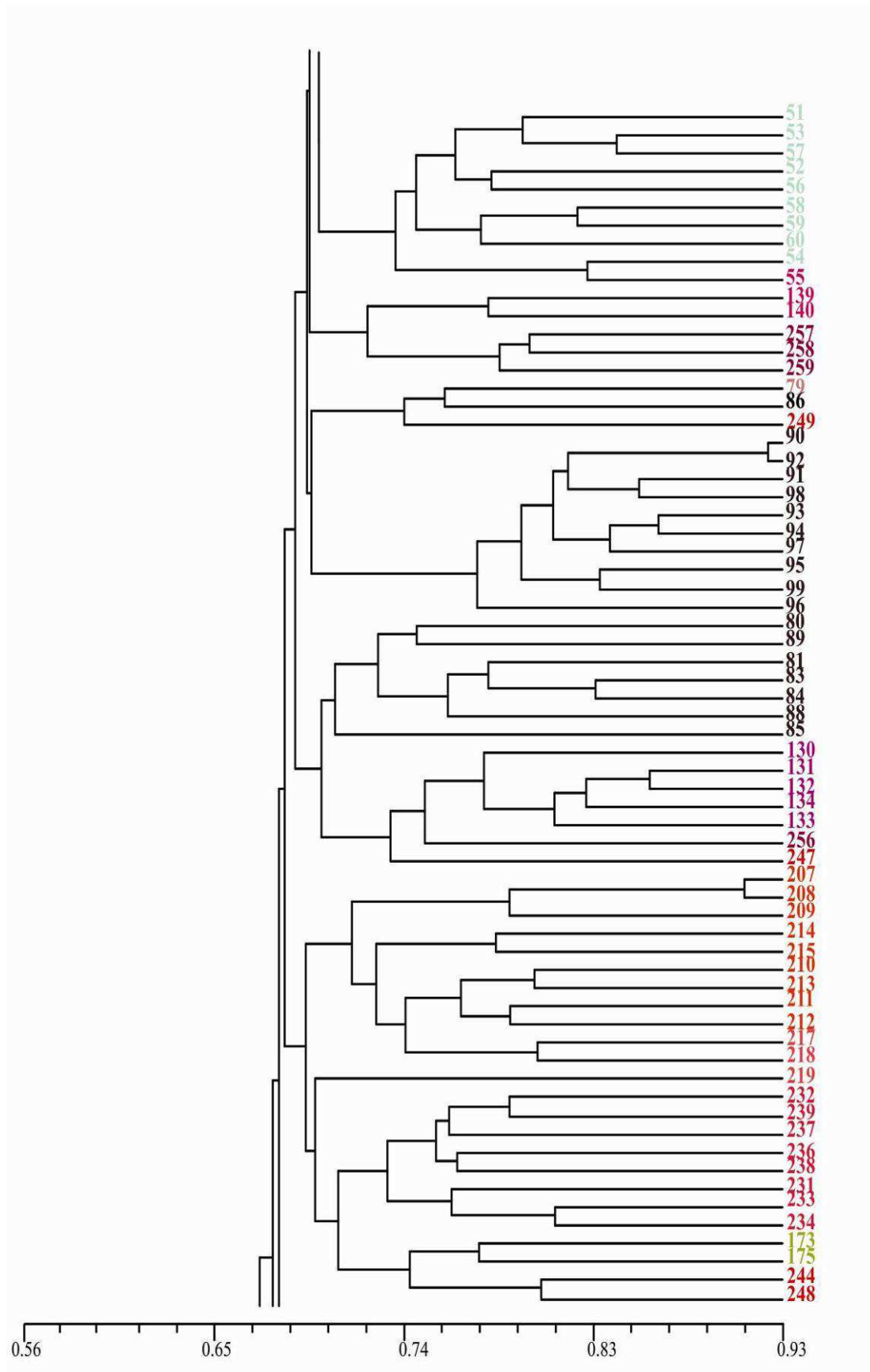
En la Tabla 19 se muestran los valores  $\phi_{st}$  obtenidos para las diferentes poblaciones analizadas de *S. divaricata*. Los valores de diferenciación más bajos fueron del orden de  $\phi_{st} = 0,09$ , entre poblaciones bastante alejadas geográficamente [El Cotillo (COT-F) y Caleta Famara (FAM-L)]. Menos del 20 % de las comparaciones analizadas mostraron un  $\phi_{st}$  por encima de 0,25.

**Tabla 19.** Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de *S. divaricata* analizadas. El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones. Todos los valores resultaron estadísticamente significativos. En verde y rojo valores mínimo y máximo respectivamente.

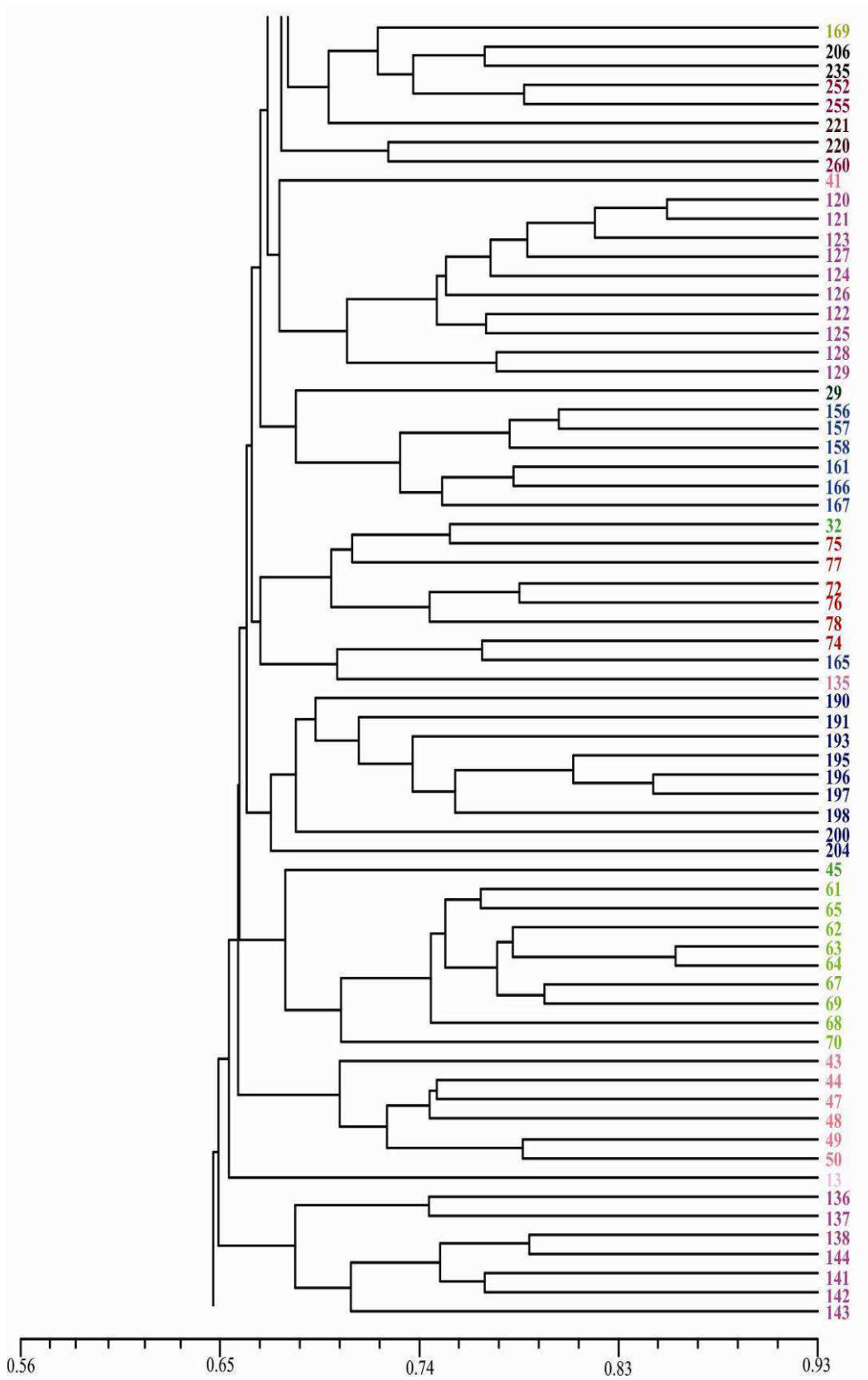
	BOL-T	JC-T	SIL-C	JIN-C	TEN-T	ARI-C	GUA-C	FEM-L	ING-G	PUN-G	MED-T	HID-T	ANA-T	VAR-T	PAR-F	COT-F	AGA-C	CAN-T	JAN-F	MUJ-L	GRAn-L	MAL-L	MER-L	FAM-L	HON-T	
BOL-T	0.000																									
JC-T	0.185	0.000																								
SIL-C	0.226	0.160	0.000																							
JIN-C	0.346	0.266	0.192	0.000																						
TEN-T	0.250	0.189	0.193	0.299	0.000																					
ARI-C	0.340	0.252	0.166	0.261	0.244	0.000																				
GUA-C	0.300	0.250	0.176	0.223	0.225	0.150	0.000																			
FEM-L	0.298	0.284	0.201	0.323	0.330	0.303	0.258	0.000																		
ING-G	0.262	0.188	0.209	0.325	0.298	0.351	0.290	0.267	0.000																	
PUN-G	0.289	0.231	0.196	0.327	0.254	0.341	0.263	0.319	0.155	0.000																
MED-T	0.234	0.204	0.135	0.201	0.267	0.236	0.192	0.260	0.225	0.233	0.000															
HID-T	0.255	0.247	0.162	0.306	0.238	0.273	0.278	0.303	0.286	0.259	0.189	0.000														
ANA-T	0.228	0.208	0.147	0.245	0.215	0.192	0.189	0.125	0.239	0.209	0.184	0.207	0.000													
VAR-T	0.227	0.176	0.105	0.241	0.207	0.196	0.145	0.228	0.190	0.156	0.133	0.214	0.163	0.000												
PAR-F	0.310	0.260	0.191	0.292	0.289	0.251	0.193	0.258	0.279	0.275	0.231	0.274	0.179	0.200	0.000											
COT-F	0.242	0.211	0.106	0.237	0.229	0.231	0.170	0.213	0.183	0.210	0.167	0.187	0.097	0.136	0.036	0.000										
AGA-C	0.272	0.286	0.178	0.297	0.288	0.247	0.217	0.212	0.253	0.251	0.206	0.264	0.119	0.220	0.196	0.118	0.000									
CAN-T	0.310	0.291	0.166	0.288	0.263	0.252	0.191	0.227	0.287	0.242	0.236	0.247	0.157	0.191	0.160	0.058	0.148	0.000								
JAN-F	0.264	0.260	0.159	0.265	0.263	0.212	0.169	0.237	0.260	0.234	0.171	0.229	0.129	0.183	0.132	0.065	0.087	0.138	0.000							
MUJ-L	0.204	0.214	0.128	0.236	0.202	0.173	0.152	0.200	0.263	0.258	0.172	0.221	0.147	0.125	0.218	0.139	0.183	0.205	0.181	0.000						
GRAn-L	0.366	0.320	0.270	0.301	0.347	0.351	0.300	0.362	0.321	0.325	0.285	0.363	0.267	0.237	0.333	0.286	0.339	0.354	0.300	0.240	0.000					
MAL-L	0.341	0.278	0.170	0.275	0.244	0.271	0.178	0.295	0.340	0.306	0.266	0.319	0.169	0.196	0.292	0.243	0.231	0.250	0.234	0.193	0.340	0.000				
MER-L	0.283	0.243	0.140	0.233	0.224	0.245	0.141	0.256	0.261	0.244	0.202	0.257	0.160	0.149	0.158	0.091	0.172	0.150	0.149	0.158	0.289	0.113	0.000			
FAM-L	0.280	0.193	0.152	0.237	0.205	0.194	0.174	0.219	0.226	0.168	0.199	0.263	0.125	0.153	0.149	0.096	0.168	0.148	0.133	0.208	0.272	0.145	0.120	0.000		
HON-T	0.224	0.236	0.157	0.264	0.247	0.192	0.161	0.212	0.274	0.259	0.152	0.243	0.110	0.164	0.198	0.133	0.151	0.143	0.110	0.137	0.271	0.209	0.141	0.154	0.000	



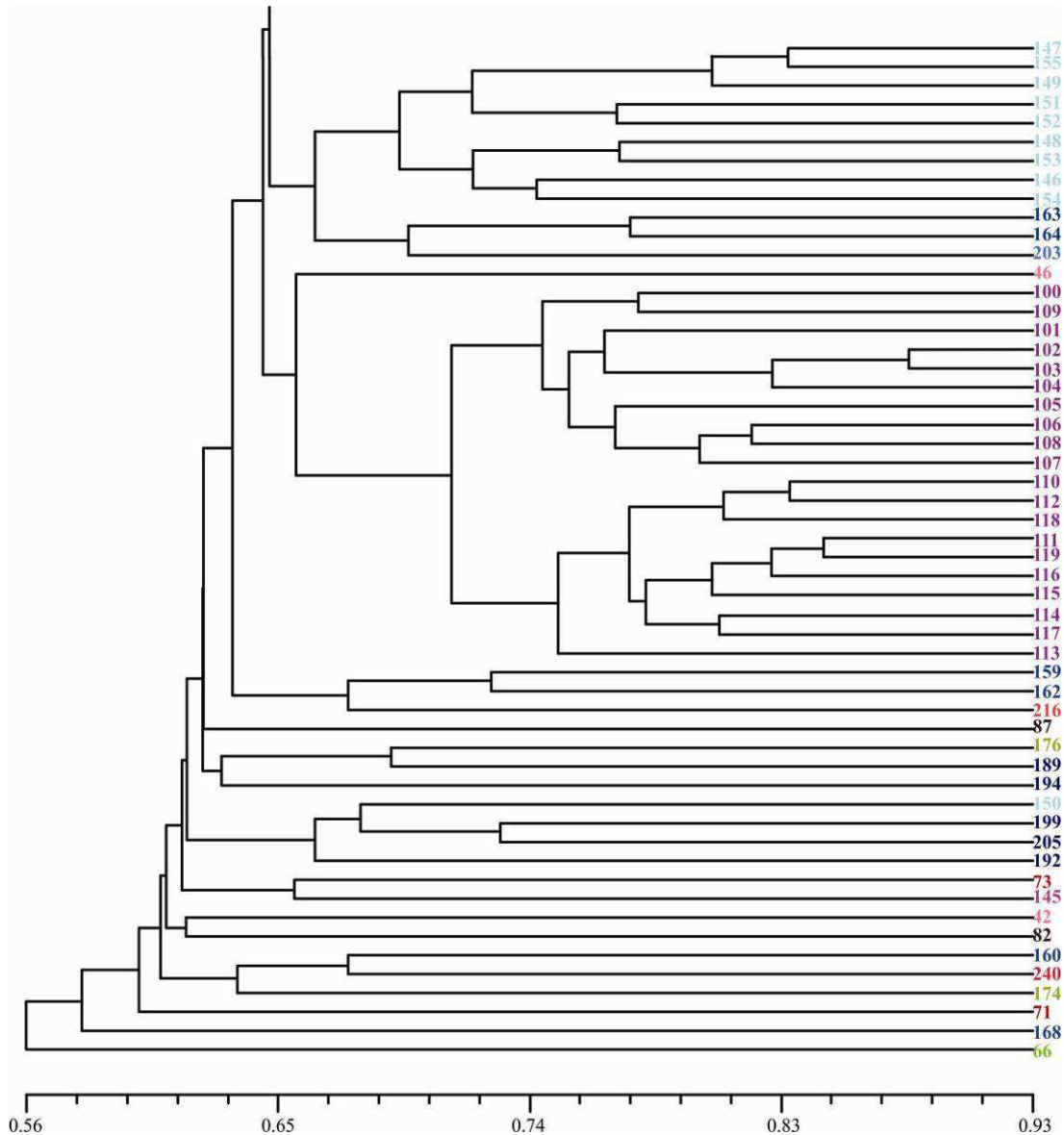
**Fig. 29.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. divaricata* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice*. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, verdes-Gran Canaria, morados-Tenerife, negro-La Gomera. Eje X: índice de *Dice*.



**Fig. 29.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. divaricata* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice* (continuación).



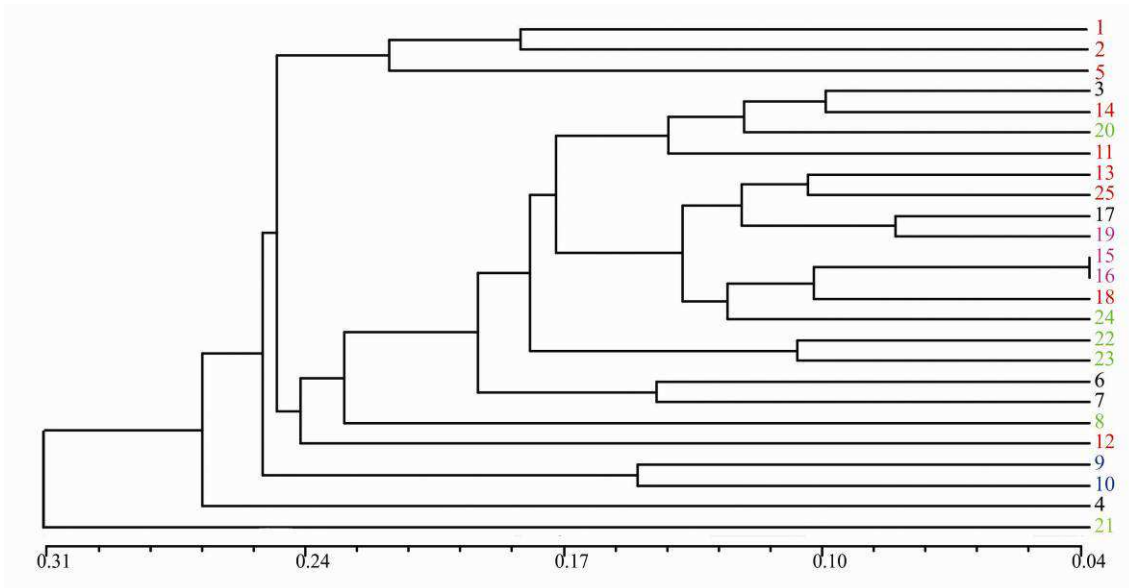
**Fig. 29.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. divaricata* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice* (continuación).



**Fig. 29.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. divaricata* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice* (continuación).

El fenograma elaborado con las distancias  $\phi_{st}$  como medida de distancia entre las poblaciones estudiadas ( $r= 0.796$ ) (Fig. 30), reveló una escasa separación de las mismas en grupos bien definidos, observándose un primer grupo formado por tres poblaciones del norte de Tenerife [Playa del Bollullo (BOL-TF), Punta Juan Centellas (JC-TF), Llano de Teno (TEN-TF)], un segundo grupo formado por las poblaciones de La Gomera, y otro grupo en el que se incluyen el resto de poblaciones analizadas, a excepción de las poblaciones de La Graciosa (GRA-L) y Jinámar (JIN-GC), que resultaron ser las más divergentes. Este grupo central contiene poblaciones de diferente procedencia geográfica, con un coeficiente de diferenciación entre ellas inferior al 0,15.





**Fig. 30.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de *S. divaricata* estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ). Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojo-Lanzarote, azul-Fuerteventura, verde-Gran Canaria, morado-Tenerife, negro-La Gomera. Eje X: coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ).

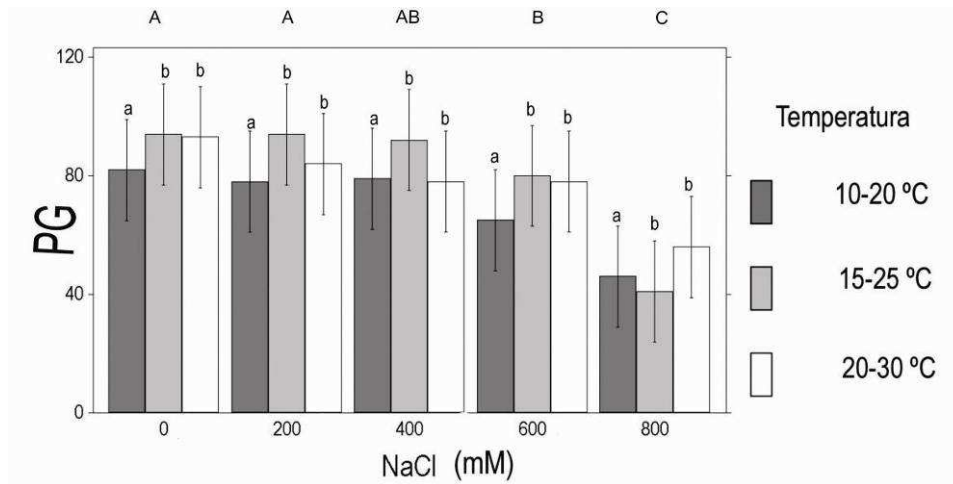
**Fenología:** en flor desde (Junio) Julio a Noviembre (Febrero). En fruto desde (Julio) Octubre a Enero (Marzo).

**Comportamiento germinativo:** para las tres variables analizadas se empleó el test ANOVA de dos vías. El porcentaje de germinación de las semillas de *S. divaricata* resultó afectado significativamente por la temperatura y la salinidad, no detectándose interacción significativa entre ambos factores (Tabla 20).

**Tabla 20.** Valores del ANOVA para los parámetros germinativos analizados en *S. divaricata*. \*\* $p < 0,01$ . n.s.: no significativo.

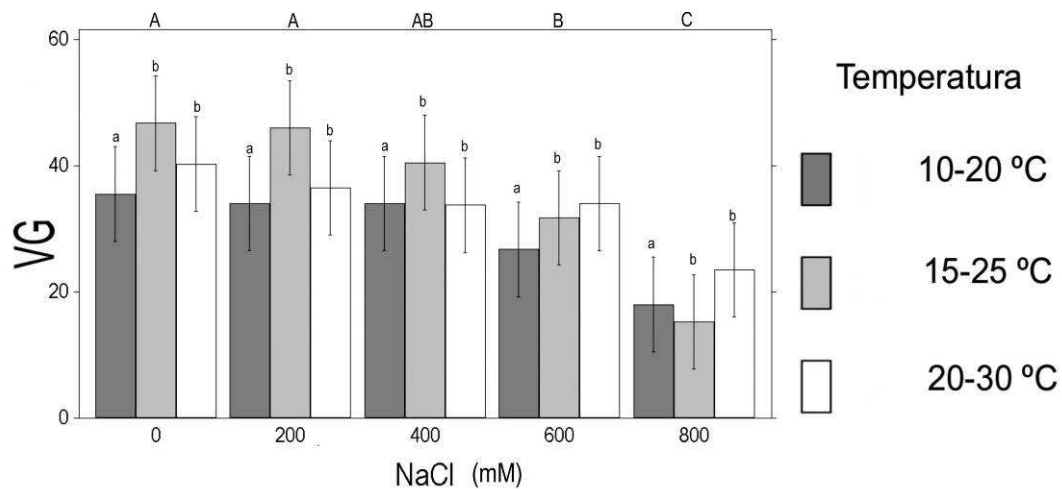
Variable	Temperatura (T)	Salinidad (S)	S x T
PG	6,70**	24,49**	1,43 n.s.
VG	9,38**	41,96**	2,97 n.s.
PR	20,91**	12,69**	3,76**

El porcentaje final de germinación superó el 75% para las semillas incubadas a temperaturas de 15/25 °C y 20/30 °C y expuestas a 200, 400 y 600 mM de NaCl, disminuyendo significativamente en condiciones de 800 mM de NaCl en el medio en todos los regímenes térmicos (Fig. 31). El análisis por temperaturas arrojó diferencias significativas entre el régimen térmico de 10-20 °C y los otros dos regímenes, siendo el primero el que mostró un porcentaje de germinación más bajo (Fig. 31).



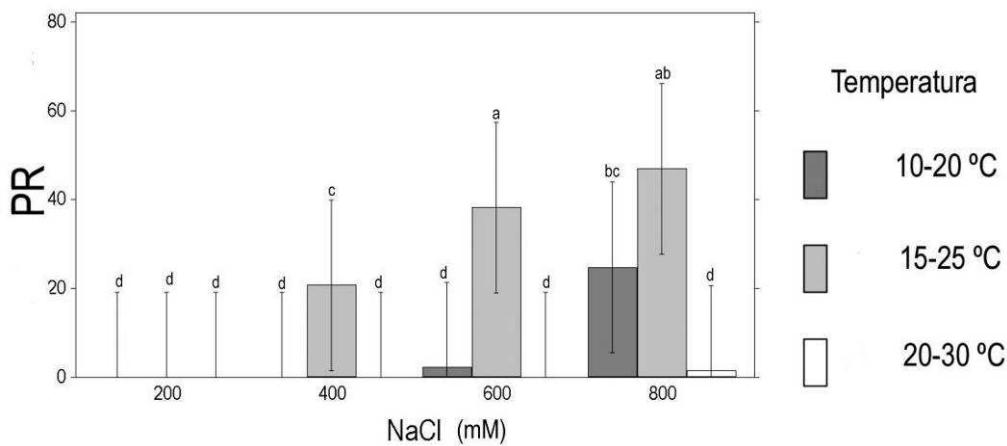
**Fig. 31.** Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de *S. divaricata* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes (test de Tukey,  $p < 0,05$ ).

La velocidad de germinación estuvo significativamente afectada por la temperatura y la salinidad (Tabla 20), observándose como en la variable anterior una disminución de la velocidad con un incremento de la concentración salina del medio (Fig. 32). Con respecto al factor temperatura, hubo un descenso de la velocidad germinativa en el régimen térmico 10-20 °C (Fig. 32).



**Fig. 32.** Velocidad de germinación (VG) de las semillas de *S. divaricata* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes (test de Tukey,  $p < 0,05$ ).

El porcentaje de recuperación de las semillas de *S. divaricata* se vió significativamente afectado tanto por la temperatura como por la salinidad y la interacción entre ambos (Tabla 20). En la Fig. 33 se puede apreciar como los mayores porcentajes de recuperación se obtuvieron con el régimen térmico 15-25 °C, mientras que para los otros dos intervalos se detectaron valores bajos en casi todos los casos. Con respecto a la salinidad la recuperación más efectiva se halló en aquellas semillas expuestas a medios más salinos (Fig. 33).



**Fig. 33.** Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de *S. divaricata* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes (test de Tukey,  $p < 0,05$ ).

En resumen, los resultados indican que *S. divaricata* es altamente tolerante a la salinidad en el estadio germinativo, teniendo sus valores máximos de germinación entre 15-25 °C y 20-30 °C y en concentraciones salinas no superiores a 600 mM, comportamiento semejante al mostrado por varias especies de *Salsola*: *S. villosa* Del. ex Roeh. et Schult. (ASSAEED, 2001), *S. iberica* Sennen & Pau (KHAN *et al.*, 2002), *S. imbricata* Forssk. (MEHRUN-NISA *et al.*, 2007). La velocidad de germinación disminuyó con un aumento de la salinidad, mientras que el porcentaje de recuperación sólo mostró resultados superiores al 25% en el régimen térmico 15-25 °C, con un aumento de la recuperación asociado a una mayor concentración salina del medio.

**Autoecología:** desde el punto de vista bioclimático la especie tiene su óptimo en el Inframediterráneo desértico árido y xérico semiárido (T= 19-20 °C; P = 70-300 mm). Crece en suelos arenosos o franco-arenosos cerca de la costa bajo el influjo del hálito marino (rara en el interior), desde no salinos a moderadamente salinos (C.E. entre 0,46-9,68 dS/m). Las comunidades vegetales en la que se encuentra fundamentalmente representada son:

SARCOCORNIETEA FRUTICOSAE Br.-Bl. & Tüxen ex A. & O. Bolòs 1950

Sarcocornietalia fruticosae Br.-Bl. 1933

*Arthrocnemion macrostachyi* Rivas-Martínez & Costa 1984

*Arthrocnemion macrostachyi* (Rivas-Martínez & Costa 1984) Rivas-Martínez & Costa 2011

**-*Zygophyllo fontanesii*-*Arthrocnemum macrostachyi*** F. Galván & Santos 1984 (L, F).

De forma ocasional *Salsola divaricata* forma parte del cortejo florístico de los saladares canarios (Anexo I, inv. 10), especialmente de aquellos que se encuentran fuera de la influencia directa de la circulación del agua de mar.

POLYCARPAEO NIVEAE-TRAGANETEA MOQUINII Santos ex Rivas-Martínez & Wildpret 2002  
Zygophyllo fontanesii-Polycarpaetalia niveae Santos ex Géhu, Biondi, Géhu-Franck, Hendoux & Mossa 1996

*Traganion moquini* Sunding 1972

**- *Traganetum moquini* Sunding 1972 (L, F, T, G).**

Los cordones dunares canarios están caracterizados por la presencia del arbusto *Traganum moquini* Webb ex Moq. in DC. En ocasiones por degradación de éstos bajo condiciones aerohalinas se introduce en estos complejos dunares *Salsola divaricata* (Anexo I, inv. 24).

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

*Chenoleoidetalia tomentosae* Sunding 1972

*Chenoleoidion tomentosae* Sunding 1972

**-*Chenoleoideo tomentosae-Suaedetum mollis* Sunding 1972 corr. Reyes, Wildpret & León 2001**

+ variante aerohalófila [incl. *atractyletosum preauxianae* Sunding 1972] (L, F, C).

Esta especie parece estar dirigida por la influencia del hálito marino, acompañando a los matorrales de sustitución costeros. Así pues no es difícil de localizarla en los matorrales nitrohalófilos de porte achaparrado y de escasa cobertura que se desarrolla sobre suelos pobres, arcilloso-pedregosos recubiertos a veces de arenas organógenas de origen eólico, con elevados índices de salinidad. La estructura de la comunidad se manifiesta por su escasa biomasa debida al estrés hídrico que esta soporta y a la violencia del viento, que con su barrido contribuye de forma activa a la erosión superficial de estos suelos (Anexo I, inv. 5).

**-*Chenoleoideo tomentosae-Salsoletum vermiculatae* Reyes, Wildpret & León 2001**

+ variante aerohalófila (L, F).

En este tipo de matorrales *S. divaricata* hace acto de presencia en las situaciones más expuestas a la maresía evidenciando de nuevo el carácter aerohalófilo de esta especie y que ayuda a definir a este tipo de variante (Anexo I, inv. 3).

**-*Comunidad de Salsola divaricata* sobre sustratos arcillosos (T, C).**

La degradación de tabaibales y cardonales aerohalófilos trae consigo la expansión de las especies más nitrófilas de su cortejo florístico característico. En estas circunstancias *Salsola divaricata* llega a desarrollar poblaciones oligoespecíficas densas en sustratos arcillosos removidos (Anexo I, inv. 2) quizás debido en parte a su capacidad de acodo en estos ambientes. Estas comunidades suelen estar asociadas próximas al mar en derrubios y taludes de vías de

comunicación, bordes de cultivos, etc. En este caso consideramos que la misma podría tratarse como una variante ecológica (aerohalófila) de los matorrales de degradación *Artemisio thusculae-Rumicetum lunariae* Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993, especialmente en Tenerife, y *Launaeo arborescentis-Schizogynnetum sericeae* Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 en Gran Canaria.

**-Comunidad de *Salsola divaricata* sobre sustratos arenosos** [incl. Comunidad de *Salsola longifolia* Wildpret & del Arco 1989; Comunidad de *Salsola divaricata-Salsola vermiculata* Fritsch & Brandes 1999; *Ononido hesperiae-Salsoletum divaricatae* Scholz 2012] (F, T, G).

En ocasiones esta especie forma densos matorrales casi monoespecíficos asociados a sustratos arenosos, sea cual sea su origen, sometidos al intenso viento marino (Anexo I, inv. 1); en esta comunidad hemos incluido los ejemplos situados entre El Médano y La Tejita (Tenerife), los del istmo de Jandía (Fuerteventura) o los de Playa del Inglés (La Gomera). En nuestra opinión barajamos que esta facies podrían estar condicionada en parte por la historia antrópica del lugar en el que se asienta más que por factores edafoclimáticos característicos de la propia especie. Por ejemplo, en el caso de Fuerteventura, isla sometida a un intenso pastoreo, podemos argumentar que la baja calidad forrajera, por alta retención de nitratos, de esta especie si la comparamos con otras acompañantes de este matorral como por ejemplo *Salsola vermiculata* u *Ononis hesperia* (Maire) H. Förther & D. Podlech ha podido condicionar la actual fisionomía del mismo. Algo parecido puede haber ocurrido con el matorral de El Médano o en el caso de Playa del Inglés en La Gomera, si bien en este último caso el número de especies es menor. Respecto a su ubicación sintaxónica pueden ser incluidos como una variante aerohalófila de la asociación *Polycarpeo niveae-Lotetum lancerottensis* Sunding 1972 s.l. (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 1993: Tabla 42B inv. 6-9; RODRÍGUEZ *et al.*, 2001: Tabla 4 inv. 6, 13, 14) o en sus matorrales de degradación como son las asociaciones *Launaeo-Schizogynnetum sericeae* (T) y *Chenoleoideo-Salsoletum vermiculatae* (F) (FRITZSCH & BRANDES, 1999: Tabla 4). La ubicación del matorral de *S. divaricata* de La Gomera se torna más compleja dado el escaso número de especies acompañantes típicas de las comunidades asentadas en arenas negras de origen volcánico (ARCO AGUILAR & WILDPRET, 1990).

NERIO OLEANDRI-TAMARICETEA Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

Tamaricetalia Br.-Bl. & O. Bolòs 1958 *em.* Izco, Fernández-González & A. Molina 1984

*Tamaricion africanae* Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

**-*Atriplici ifniensis-Tamaricetum canariensis*** Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 (T, G).

En las islas de Tenerife y La Gomera, *S. divaricata* se asocia por el carácter aerohalófilo a los tarajales de la trasplaya formando en ocasiones un denso matorral que cubre el sotobosque y la orla de los mismos (Anexo I, inv. 23).

KLEINIO NERIIFOLIAE-EUPHORBIETEA CANARIENSIS (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

Kleinio neriifoliae-Euphorbietalia canariensis (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

*Kleinio neriifoliae-Euphorbion canariensis* (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

*Helianthemo-Euphorbion balsamiferae* (Sunding 1972) Santos & Rivas-Martínez 2011

**-*Neochamaeleo pulverulenta*-*Euphorbietum balsamiferae*** Del Arco, O. Rodríguez, Acebes, García Gallo, Pérez de Paz, J.M. González, R. González & V. Garzón 2009

- var. aerohalófila (**G**).

Como ocurre en los matorrales de sustitución anteriormente mencionados la presencia de esta especie en los tabaibales dulces del árido de la isla de La Gomera nos indica el carácter aerohalófilo del hábitat. Esta variante se encuentra perfectamente representada en la localidad de Puntallana (Anexo I, inv. 13).

**-*Ceropegio fuscae-Euphorbietum balsamiferae***

- subas. ***salsoletosum divaricatae*** Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 (**T**).

Esta subasociación caracterizada entre otras especies por *S. divaricata* salpica todos los promontorios afectados por la maresía del sur y oeste insular (Anexo I, inv. 19).

**-*Euphorbietum balsamiferae*** Sunding 1972

- var. aerohalófila (**C**).

La presencia de esta especie en los tabaibales dulces del árido de la isla de Gran Canaria nos indica el carácter aerohalófilo del hábitat. Esta variante se encuentra perfectamente establecida en la mitad norte de la isla formando mosaicos en ocasiones con el *Astydamio-Euphorbietum aphyllae* Sunding 1972 (Anexo I, inv. 14; SUNDING 1972: tabla 10 inv. 12, 13, 15, tabla 11 inv. 1, 10, 19-20).

**-*Lycio intricati-Euphorbietum balsamiferae*** O. Rodríguez, García Gallo & Reyes 2001

+ variante aerohalófila (**F**).

La vicariante aerohalófila mayorera de los tabaibales dulces áridos están peor representados dada la mayor alteración de las costas, sin embargo su inventario florístico apenas deja duda de su gran similitud a los de la isla de Lanzarote (RODRÍGUEZ *et al.*, 2001: Tabla 6 inv. 2).

**-*Asterisco intermedii-Euphorbietum balsamiferae*** O.Socorro & Esteve Chueca 1977  
+ subas. ***typica*** variante aerohalófila (L).

*Salsola divaricata* caracteriza también la vicariante aerohalófila lanzaroteña de los tabaibales dulces áridos, definida por la presencia además de *Suaeda ifniensis* y *Frankenia capitata* Webb & Berthel. Se desarrolla sobre suelos próximos a una costa expuesta al oleaje y a los efectos de la maresía (Anexo I, inv. 17).

*Aeonio-Euphorbion canariensis* (Sunding 1972) Santos & Rivas-Martínez 2011

**-*Periploco laevigatae-Euphorbietum canariensis***

-subas. ***salsoletosum divaricatae*** Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 (T).

Lo mismo podemos alegar a la presencia de esta especie en los cardonales más próximos al litoral (Anexo I, inv. 16).

**-*Periploco laevigatae-Euphorbietum canariensis***

-subas. ***euphorbietosum balsamiferae*** Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 (T).

En las situaciones más expuestas de los tabaibales dulces semiáridos del norte de la isla de Tenerife se presenta *S. divaricata* como especie bioindicadora de la gran incidencia de los vientos marinos (Anexo I, inv. 15).

**Estado de conservación:** esta especie parece estar fuera de peligro en todas las islas donde se distribuye, si bien hay que señalar el bajo número de poblaciones detectadas en La Gomera. De cualquier modo, las poblaciones en mejor estado de conservación dentro de esta isla (Puntallana y Valle Gran Rey) se encuentran dentro de la Red de Espacios Naturales Protegidos de Canarias, más concretamente en la Reserva Especial de Puntallana y en el Parque Rural de Valle Gran Rey respectivamente.

**2. *Salsola tetrandra*** Forssk., *Fl. Aegypt.-Arab.*: 58 (1775).

[≡ *Halogeton tetrandrus* (Forssk.) Moq., *Chenop. Monogr. Enum.*: 160 (1840)

= *Salsola vermiculata* L. var. *graciosa* Kuntze, *Rev. Gen. Pl.* 2: 550 (1891). *Sintypus*: K (!)

= *Muratina zolotarevskyana* Maire, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 29(6): 446 (1938) *Typus*: MPU 3830, 3831 (!)

= *S. tetrandra* subsp. *occidentalis* Botsch., *Novosti Sist. Vyss. Rast.* 9: 154 (1972)].

**nom. vern.**: "mato" (REYES-BETANCORT, 1998).

**Descripción:** pequeño arbusto de tamaño entre 20-80 cm de alto, con ramificación intrincada. Ramas principales de (2) 2,75-4 mm de anchura, con corteza pardusca, ramas secundarias (1,2) 1,5-2 (2,5) mm y ramas terminales 0,7-1,2 (1,5) mm ambas de color verde grisáceo. Tallos recubiertos de un indumento de pelos de tipo uniseriado. Cotiledones planos, lanceolados, de 1,2-3,3 x 0,6-0,9 cm, con ápices de agudos a obtusos, glabros. Hojas opuestas, sésiles, en forma de escama, con margen hialino casi hasta la base, tomentosas siendo más abundante la pelosidad en la base (pelos hasta de 2 mm), tamaño variable de 1-1,9 X (0,8) 1-1,2 (1,7) mm, ápice obtuso o más o menos agudo. Las hojas de las ramitas de renuevo poseen igual tamaño y morfología pero son muchísimo más pelosas. Plantas androginodioicas, con flores femeninas, masculinas y hermafroditas, pentámeras o tetrámeras. Todas se disponen solitarias en las axilas de las brácteas, constituyendo una inflorescencia paniculada o espigada en la parte superior de las ramas. Brácteas de (1) 1,2-1,8 x (0,8) 1-1,8 mm, similares a las hojas. Bractéolas 2, de ovadas a triangular-lanceoladas, de aproximadamente (1) 1,2-1,8 x (1) 1,2-1,8 mm. Perigonio 4-5 partido, con tépalos enfrentados 3 a 2 ó 2 a 2, de distinta forma: los externos ovados-lanceolados u oblongos, de (1) 1,3-2 x 0,7-1,5 mm, adaxialmente cóncavos, membranosos, volviéndose duros más tarde, pelosos, con un apéndice transversal a modo de ala rudimentaria, de hasta 0,5 mm, a veces mal formada y con apariencia de cresta o tubérculo, situada cerca de la mitad abaxial, con porción distal del segmento incurvado, ápices normalmente enteros, por lo general conniventes; los internos (2) de (0,8) 1,3-2 x 0,5-1 mm, normalmente sin resto de escudo ni inserción de apéndices. Estambres 4 ó 5, filamentos acintados, estrechamente lineares, aplanados, de 2-3 mm de largo, libres o unidos en la base formando un disco hipógino. Anteras oblongas, con tamaño de 1-1,3 mm en la madurez, ápice de las anteras con apéndice corto en el ápice. Ovario anchamente ovoide o globoso, de aprox. 1 mm en flor, estilo 0,8-1,0 (1,3) mm; estigmas 2, erectos o curvados, cilíndricos o filiformes, adaxialmente papilosos, de 0,3-0,8 mm. Fruto un utrículo, globoso; pericarpo membranoso. Semilla horizontal de 1 mm de diámetro.

**Typus (Lecto-):** (Egypt) Al. (Alexandria) 81, Ras el Tin. Forssk. N° 176 (C) (C10002976, microficha !) designado por FREITAG (1989).

**Comentario:** para este *taxon* los individuos estudiados presentaron flores con 4 o 5 tépalos, lo cual nos hace estar de acuerdo con MOLERO & MONTSERRAT (2006), los cuales argumentan la sinonimia de las especies *S. tetrandra* Forssk. y *S. pentandra* Botsch., esta última descrita por BOTSCHANTZEV (1972) en base exclusivamente al número de piezas florales. De igual modo, este



autor describió una subespecie para *S. tetrandra* (*S. tetrandra* subsp. *occidentalis* Botsch.), apoyándose exclusivamente en la ausencia de un disco hipógino y señalando la presencia de esta subespecie para Canarias. En este sentido, dentro del material analizado por nosotros hemos hallado tanto flores con disco como sin él, por lo que hemos optado, al igual que MOLERO & MONTSERRAT (2006) en no considerar con validez a este *taxon* infraespecífico.

**Distribución global:** N de África, Egipto, Palestina, Arabia (MAIRE, 1962).

**Distribución regional:** Lanzarote (Punta Pechiguera, Montaña Halcones, El Jable de Famara, Playa Bajo el Risco) e islotes (Mta. Clara, La Graciosa, Alegranza). Fuerteventura: ampliamente distribuida por la isla (Nuevo Horizonte, Caleta Fuste, Jandía, Macizo de Betancuria, Costa de Antigua, Majanicho, etc.) y en el islote de Lobos.

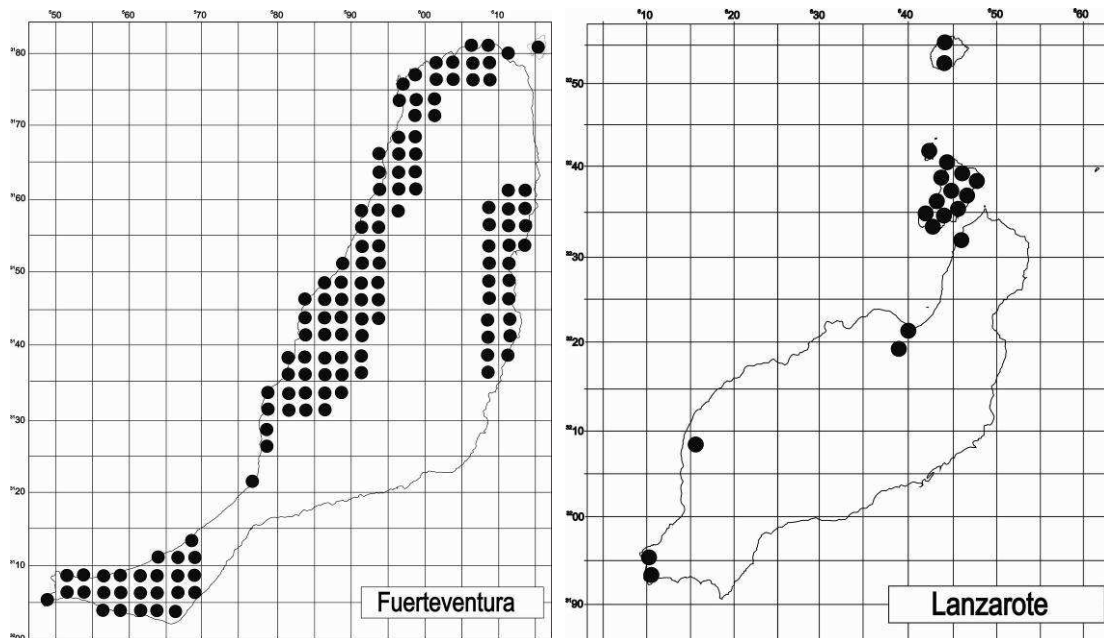


Fig. 34. Mapas de distribución de *S. tetrandra* en las islas Canarias.

**Material examinado:** LANZAROTE: La Graciosa, jables al NW de la Caleta del Sebo, A. Marrero, 10.9.1985 (LPA 10468); La Graciosa, ladera de Las Agujas, 14.6.1987, A. Marrero (LPA 10444); La Graciosa, Morros de Pedro Barba, A. Marrero, 14.6.1987 (LPA 10445); La Graciosa, Jable Salado, A. Marrero, 24.7.1986 (LPA 10477, 10478); Mta. Clara, Llano del Aljibe, O. Trujillo, 24.8.1987 (LPA 16979, 16978); Pta. Pechiguera, A. Marrero, 20.7.1986 (LPA 10482, 10483, 10475, 10476); La Graciosa, sobre playa Franceses (UTM 28R 064337-323350), 16.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40560); Playa Blanca, próximo a Punta Pechiguera, en solares próximos a su construcción (UTM 28R 061045-319338), 20.07.2007, JARB & MAPM (ORT 39290, 39291); La Graciosa, c. Peña Laja (UTM 28R 06447-32346), JARB, 7.8.1997 (TFC 41057); Punta Pechiguera (UTM 28R 06102-32925), JARB, 22.12.1993 (TFC 38519, 41011); La Graciosa, Caleta del Sebo (UTM 28R 06450-32343), JARB, Wolfredo Wildpret de la Torre, Pedro L. Pérez de Paz, Marcelino del Arco Aguilar, Octavio, Antonio García Gallo y V.M. Martín Osorio, 20.2.1995 (TFC 40192); Mta. Clara, Wolfredo Wildpret de la Torre, M.C. León Arencibia y Esperanza Beltrán Tejera, 31.3.1983 (TFC 32837).

FUERTEVENTURA: Lobos, parte S, en arena móvil y en sitios pedregosos y secos cerca del mar, bastante escasa, 6.4.1955, Sventenius (ORT 1339); Lobos, sitios inundados de La Laguneta, abundante, 11.12.1948, Sventenius

(ORT 1350); Lobos, sin fecha, Sventenius (ORT 24164); Lobos, lugares inundados en la laguneta, abundante, 11.5.1948, Sventenius (ORT 24161); Lobos, sitios salobres, junto al mar y en la hondonada, bastante frecuente y más o menos abundante, 6.4.1955, Sventenius (ORT 24160); Lobos, llanuras bajo costa noroeste, más o menos abundante, 25.3.1956, Sventenius (ORT 24159); Jandía, Playa Matorral, 1.3.1983, ASG y M. Fernández (ORT 31482); Playa Jandía, 1.3.1983, ASG y M. Fernández (ORT 31481); Saladar de Jandía, B. Navarro y V. Montelongo, 26.2.1986 (LPA 14018); Lomo al lado Bco. Los Canarios, Bco. Mal Nombre (UTM 28R 05699-31088), 21.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39292); Ladera entre Malnombre y Esquinzo (28R 056966-310670), 18.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 40559); Pájara: cerca de Mta. Hendida (UTM 28R 058346-313516), 17.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 43022); Al lado Majanicho (UTM 28R 060325-317986), 22.2.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 40558); Bco. de la Torre (UTM 28R 06609-31313), 13.4.2005, G. Cruz Trujillo, P.L. Pérez de Paz y R. González González (TFC 48565); Punta de Guadalupe, 1.12.1978, C. Rodríguez Piñero (TFC 33996).

**Números cromosómicos:**  $2n=45$ , 54 (Fig. 35). Fuerteventura: Pájara, al S de Ajuí, 17.06.2008, ORT 39292.

Se trata del primer dato referente a esta especie según la bibliografía consultada, así como del primer recuento cromosómico realizado en un *taxon* de la sección *Vermiculatae* subsección *Tetragonae* según el concepto de BOTSCHANTZEV (1972).



Fig. 35. Aspecto de los cromosomas de *S.tetrandra*.

**Marcadores ISSR:** un total de siete cebadores fueron utilizados en la caracterización molecular de los 51 individuos analizados en *S. tetrandra*. El número de bandas amplificadas por cebador se situó entre los 9 y 26 (la media fue de 18,71), con unos tamaños moleculares oscilando entre las 200 y las 2.200 pb. El número total de bandas obtenidas ascendió a 135, con un 97,7 % de las mismas de carácter polimórfico, resultando los cebadores 818 y 834 los más polimórficos.

**Tabla 21.** Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en *S. tetrandra*.

Cebador	Nº de bandas amplificadas	Nº de bandas polimórficas	% bandas polimórficas
814	15	15	100
818	26	26	100
834	26	26	100
844	25	24	96
857	20	20	100
864	12	11	92
890	11	9	82

La diversidad genética de las poblaciones expresada mediante el porcentaje de *loci* polimórficos y el índice de *Shannon* queda resumida en la Tabla 22. Los valores mínimos de ambos parámetros se hallaron en la población de Nuevo Horizonte (NH-F) ( $I= 0,285$  y  $P= 44,44\%$ ), aunque hay que matizar estos datos por el hecho del bajo número de individuos muestreados en esta población (sólo tres individuos). Por otra parte la población de Pechiguera (PEC-L) mostró los valores máximos para ambos parámetros ( $I= 0,396$  y  $P= 75,56 \%$ ).

**Tabla 22.** Índice de *Shannon* ( $I$ ) y porcentaje de *loci* polimórficos ( $P$ ) las poblaciones de *S. tetrandra* analizadas.

Cód.	Población	Índice de <i>Shannon</i>	% de <i>loci</i> polimórficos
ESQ-F	Esquinzo	0,360	73,33
GRAs-L	La Graciosa Sur	0,358	63,70
PEC-L	Pechiguera	0,396	75,56
HEN-F	Montaña Hendida	0,350	66,67
NH-F	Nuevo Horizonte	0,286	44,44
MAJ-F	Majanicho	0,338	52,59
GRAn-L	La Graciosa Norte	0,326	55,56

Los valores del índice de *Shannon* por isla revelaron a Lanzarote como la isla que alberga más diversidad genética ( $I= 0,453 \pm 0,206$ ), seguida por Fuerteventura ( $I= 0,442 \pm 0,202$ ). Al separar en el análisis las dos poblaciones muestreadas en La Graciosa, se detectó más variabilidad en éstas ( $I= 0,413 \pm 0,231$ ) que en la única población lanzaroteña estudiada ( $I= 0,358 \pm 0,267$ ).

El análisis de la variación molecular poblacional (AMOVA) mostró una proporción de diversidad genética intrapoblacional equivalente al 91,73% del total detectado, tendencia que no varió al realizar el mismo análisis con agrupamiento de las poblaciones por islas (ver Tabla 23).

Tabla 23. Análisis de la varianza molecular en *S. tetrandra*.

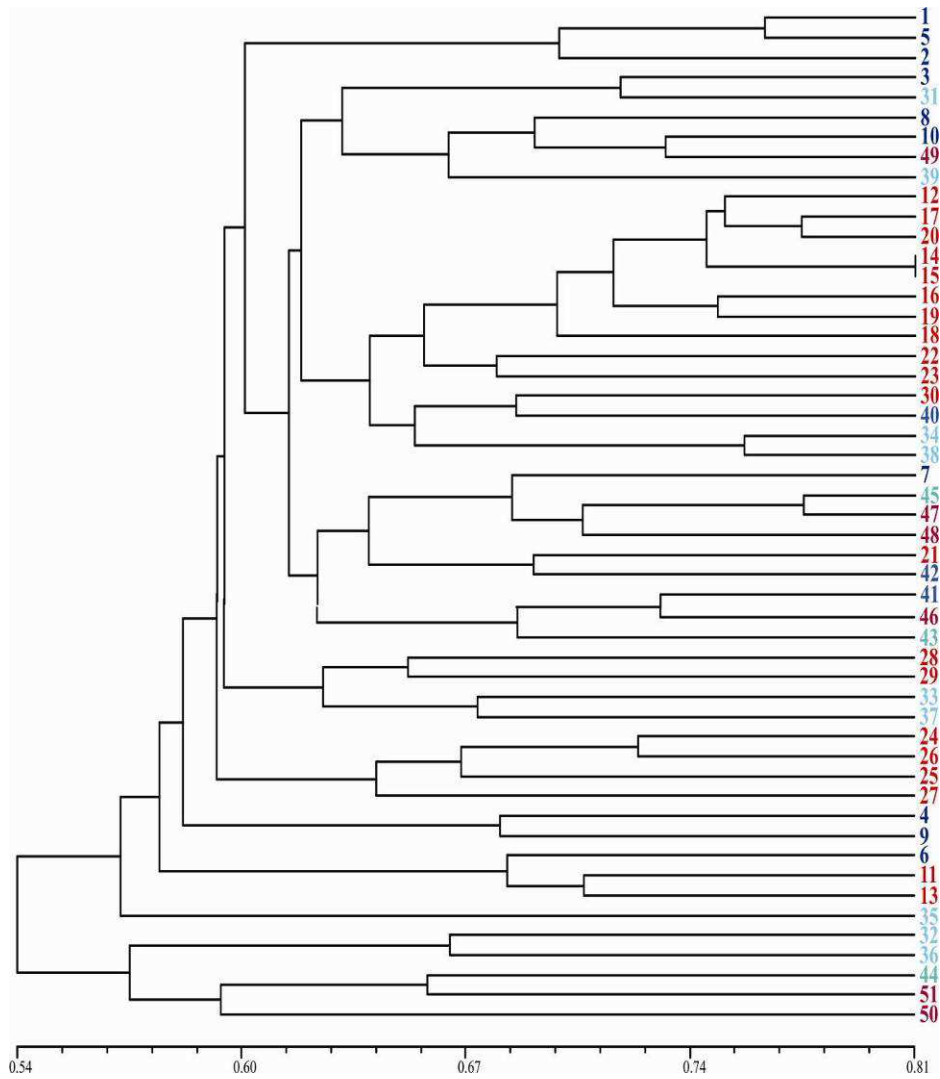
Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación	P
Entre islas	1	13,109	-0,321	-2,67	0,951
Entre poblaciones	5	96,589	1,198	9,96	<0,001
Dentro de las poblaciones	44	490,694	11,152	92,71	<0,001
Total	50	600,392	12,029		

**Coefficiente de diferenciación  $\phi_{st}$**  = 0,073. El valor de **P** fue obtenido a partir de 1000 permutaciones.

En el análisis de agrupamiento a partir del índice de *Dice* ( $r= 0,639$ ) los individuos en general no formaron grupos definidos. Sólo se detectó la formación de un grupo definido (índice de *Dice*= 0,63), que incluye tanto individuos de Lanzarote, como de Fuerteventura y La Graciosa, procedentes de diferentes poblaciones. La única población en la que casi todos sus componentes resultaron asociados en un único grupo correspondió a La Graciosa Sur (GRAs-L) (ver Fig. 36). El fenograma obtenido a partir del índice de similitud de *Jaccard* mostró una disposición de los individuos coincidente con la observada a partir del índice de *Dice*.

Los valores  $\phi_{st}$  obtenidos para las diferentes poblaciones analizadas en *S. tetrandra* se muestran en la Tabla 24. Los valores detectados en general fueron muy bajos, con un 71 % de los mismos por debajo de  $\phi_{st} = 0,1$ . A destacar que el valor mínimo se halló entre la única población de Lanzarote estudiada y una población de Fuerteventura muy alejada geográficamente (Mta. Hendida, HEN-F).

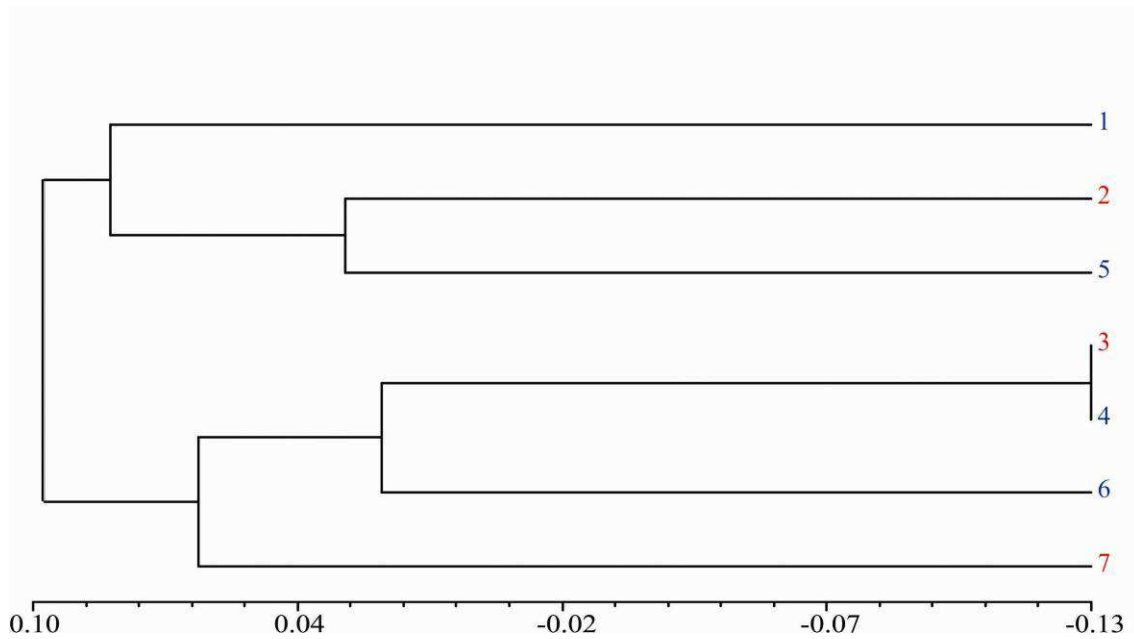
El análisis de agrupamiento de las poblaciones basadas en las distancias calculadas con el índice  $\phi_{st}$  generado por el *AMOVA* mostró asimismo un agrupamiento de las mismas en dos grupos con diferentes procedencias geográficas: Esquinzo (ESQ-F), La Graciosa Sur (GRAs-L), Nuevo Horizonte (NH-F) por un lado y Pechiguera (PEC-L), Mta. Hendida (HEN-F), Majanicho (MAJ-F) y La Graciosa Norte (GRAn-L) por el otro ( $r= 0,737$ ) (ver Fig. 37). Cabe señalar la inesperada ubicación en grupos diferentes de las poblaciones procedentes de La Graciosa.



**Fig. 36.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. tetrandra* analizados utilizando el índice de similitud de Dice. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura. Eje X: índice de Dice.

**Tabla 24.** Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de *S. tetrandra* analizadas. El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones. Todos los valores fueron estadísticamente significativos excepto los señalados por un \*. En verde y rojo valores mínimo y máximo respectivamente.

	ESQ-F	GRAs-L	PEC-L	HEN-F	NH-F	MAJ-F	GRAn-L
ESQ-F	0,000						
GRAs-L	0,086	0,000					
PEC-L	0,063	0,020*	0,000				
HEN-F	0,148	0,166	-0,132*	0,000			
NH-F	0,082	0,032*	0,006*	0,093	0,000		
MAJ-F	0,078	0,034	-0,008	0,056*	0,072*	0,000	
GRAn-L	0,162	0,179	0,047*	0,037*	0,161	0,109	0,000



**Fig. 37.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de *S. tetrandra* estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ). Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura. Eje X: coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ).

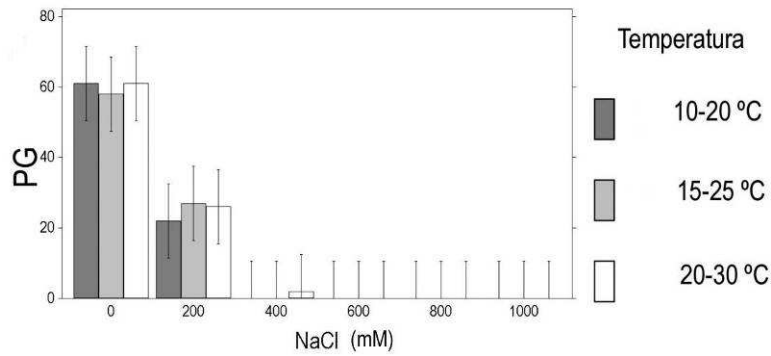
**Fenología:** en flor entre Noviembre (masculino) Febrero y Junio (Julio). En fruto entre Mayo y Agosto. No se comprobó que existiera relación entre el número de piezas del perigonio y la sexualidad de la flor.

**Comportamiento germinativo:** el análisis no paramétrico de *Kruskal-Wallis* sólo demostró la existencia de diferencias significativas en el porcentaje de germinación en *S. tetrandra* con respecto a la variable salinidad (Tabla 25).

**Tabla 25.** Valores del análisis de *Kruskal-Wallis* para los parámetros germinativos analizados en *S. tetrandra*. \*\* $p < 0,01$ . n.s.: no significativo.

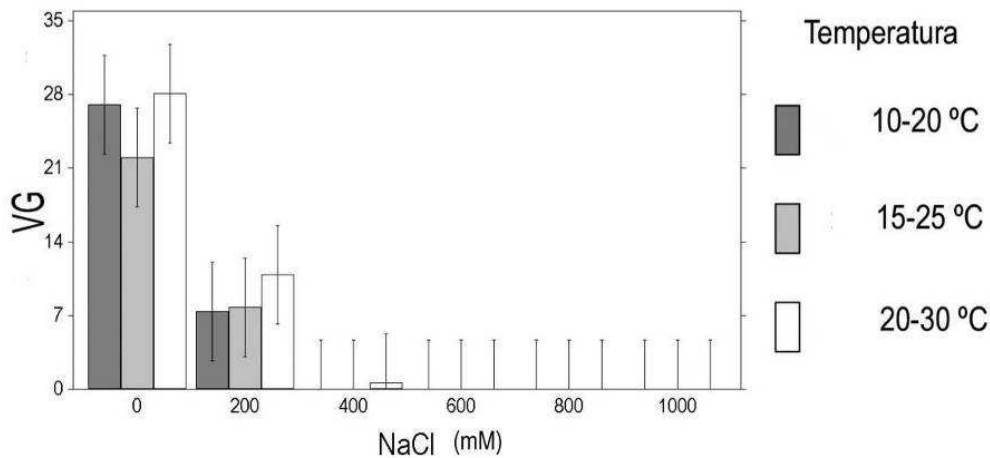
Variable	Temperatura	Salinidad	SxT
PG	0,212 n.s.	67,181**	-----.
VG	0,369 n.s.	67,156**	-----
PR	2,72 n.s.	0,65 n.s.	1,57 n.s.

Únicamente se obtuvo éxito germinativo en las semillas sometidas al tratamiento control y a un medio salino de 200 mM, existiendo ausencia casi total de germinación en tratamientos con concentraciones salinas superiores (Figura 38). Se encontraron diferencias significativas al aplicar el test de *Mann-Whitney* entre los tratamientos 0 y 200 mM ( $U = 0,00$ ;  $p < 0,01$ ). El tratamiento con un régimen térmico de 10-20 °C y medio no-salino presentó el porcentaje de germinación más elevado, con un valor cercano al 60 %.



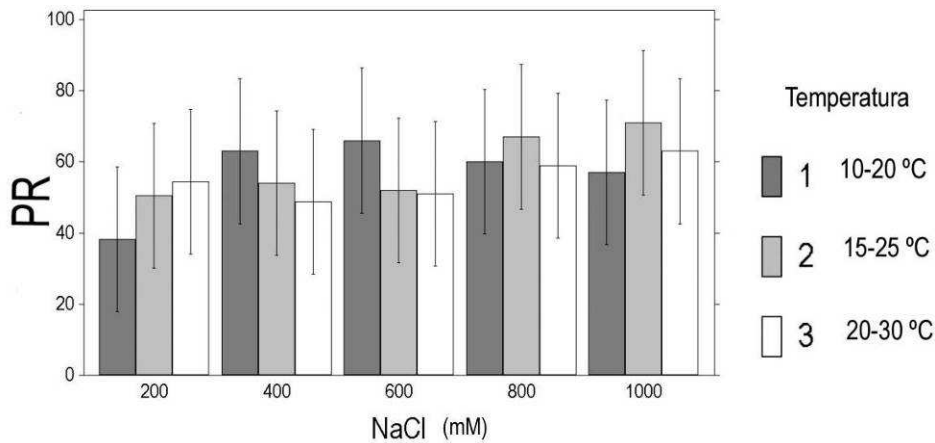
**Fig. 38.** Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de *S. tetrandra* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

La velocidad de germinación mostró un comportamiento parecido a la tasa de germinación (Tabla 25), detectándose la mayor velocidad de germinación en condiciones de 20-30 °C en condiciones no salinas (Fig. 39), y descendiendo drásticamente a partir de 200 mM. Al aplicar comparaciones dos a dos mediante el test de *Mann-Whitney* se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos 0-200 mM, 0-400 mM y 200-400 mM ( $U= 0,00$ ;  $p<0,01$  en todos los casos).



**Fig. 39.** Velocidad de germinación (VG) de las semillas de *S. tetrandra* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

Para el análisis del porcentaje de recuperación se realizó un análisis ANOVA de dos vías, el cual no mostró diferencias significativas para ninguna de las dos variables estudiadas ni tampoco para la interacción entre ambas (Tabla 25). Los valores detectados oscilaron entre un 30 % para los tratamientos a 10-20 °C y 200 mM NaCl y un 70 % con un régimen térmico de 15-25 °C y medio salino con concentración 1000 mM (Fig. 40).



**Fig. 40.** Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de *S. tetrandra* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

En resumen, se puede concluir que las semillas de *S. tetrandra* muestran su mejor comportamiento germinativo en condiciones sin NaCl, manifestándose indiferentes con respecto a la variable temperatura. Los porcentajes de germinación, velocidad de germinación y porcentaje de recuperación se mostraron bastante homogéneos en los diferentes tratamientos salinos testados, destacando los valores relativamente elevados de recuperación obtenidos en situaciones de una elevada salinidad (1000 mM NaCl).

**Autoecología:** especie frecuente en planicies y laderas secas, áreas alteradas, campos de cultivo alterados, arenas costeros y de interior, etc. Desde el punto de vista bioclimático esta especie se desarrolla en el piso Inframediterráneo desértico hiperárido-árido (T= 19,6-22 °C; P= 55-130 mm). Se desarrolla en suelos franco-arenosos a franco-arcillosos de salinidad media (C.E. entre 4,96–5,98 dS/m). Se encuentra principalmente representada en las siguientes comunidades vegetales:

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

Chenoleoidetalia tomentosae Sunding 1972

*Chenoleoidion tomentosae* Sunding 1972

**-Chenoleoideo tomentosae-Suaedetum mollis** Sunding 1972 *corr.* Reyes, Wildpret & León 2001 (L, F).

*S. tetrandra* se desarrolla de manera ambigua en los dos principales matorrales de sustitución del piso inframediterráneo desértico árido-hiperárido de las islas e islotes orientales, acompañando a las especies más características. Tiende a dominar en los ambientes más degradados y adversos o bien por la calidad del sustrato (p.e. suelos muy pedregosos con escaso suelo y alta compactación) o bien por las duras condiciones climáticas del territorio en cuestión.



**-Chenoleoideo tomentosae-Salsoletum vermiculatae** Reyes, Wildpret & León 2001 (L, F).

También comparte protagonismo en otros ambientes, a priori no tan adversos, con otras especies de *Salsola* (*S. vermiculata*) y *Suaeda* (*S. ifniensis*) (Anexo I, inv. 4, 5), si bien parece que en el ombrotipo árido inferior o hiperárido se puede presentar a modo de facies. Constituye un nexo de unión de estos matorrales canarios con los matorrales de la costa occidental de Marruecos (Sahara oceánico), donde junto a esta especie suelen encontrarse *Traganum moquinii*, *Bassia tomentosa*, *Tetraena fontanesii* (Webb & Berthel.) Beier & Thulin, *Lycium intricatum* Boiss., *Salsola vermiculata*, entre otras (QUÉZEL, 1965). *Salsola tetrandra* muestra una aparente indiferencia con respecto a la textura del suelo, desarrollándose tanto sobre suelos arenosos profundos, territorio potencial de *Traganum moquinii*, como sobre suelos pedregosos arcillosos territorio potencial de *Kleinio-Euphorbion canariensis* (REYES-BETANCORT *et al.*, 2001).

Su amplia distribución por el piso bioclimático inframediterráneo árido e hiperárido, con amplias poblaciones de esta especie en las islas de La Graciosa, Montaña Clara y Alegranza, así como en la isla de Fuerteventura, le permite en ocasiones su participación como compañera en otro gran número de comunidades de distinta índole como el cinturón halófilo costero de roca (*Frankenio ericifoliae-Zygophylletum fontanesii*), los tabaibales dulces (*Lycio-Euphorbietum balsamiferae* y *Asterisco-Euphorbietum balsamiferae*), etc.

**Estado de conservación:** en Lanzarote las poblaciones se encuentran en peligro debido a su fragmentación y a la fuerte presión urbanística a la que está expuesta la mayor de ellas (Pechiguera, PEC-L). Sin embargo en Fuerteventura, Lobos, e islotes al norte de Lanzarote la especie se encuentra fuera de peligro. Catalogada como especie de preocupación menor (LC) en la Lista Roja de la Flora Vasculare Española (MORENO, 2008).

**3. *Salsola vermiculata* L., Sp. Pl.: 223 (1753).**

[= *Salsola seriphioides* Steven ex Moq., *Prod.*, 13 (2): 190 (1849). *Typus*: B-W 05405 holo- (!).

= *S. vermiculata* L. subsp. *frankenoides* Caball., *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* 36: 141 (1936). *Typus*: MA 143266 lecto- (!).

= *S. portilloi* Caball., *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* 36: 143 (1936). *Typus*: MA 29855 holo- (!).

= *S. frankenoides* (Caball.) Botsch., *Novosti Syst. Vyss. Rast.* 12: 181 (1975).

≡ *Caroxylon vermiculatum* (L.) Akhani & E.H. Roalson, *Int. J. Plant. Sci.* 168(6): 948 (2007)].

**nom. vern.:** “carambilla, rama” (KUNKEL, 1982); “salado” (MORERA, 1991); “mato”, “mato pardo”, “sogal” (REYES-BETANCORT, 1998).

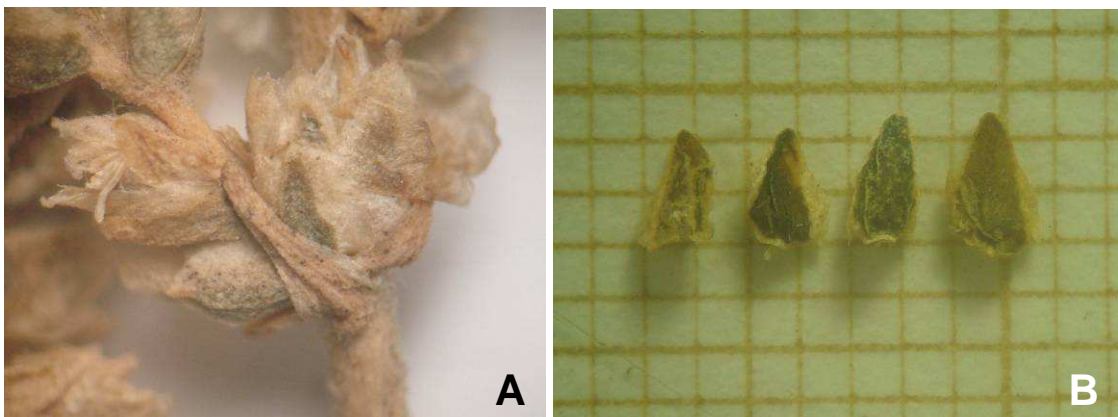
**Descripción:** arbusto de hasta 2-3 m de alto, con ramificación intrincada, más o menos peloso, con indumento provisto de espinas laterales distribuidas de manera totalmente arbitraria, en tallo, hojas y piezas florales. Ramas principales de 3-6,5 mm de anchura, las secundarias de (1,5) 2-3 mm, ambas de corteza pardusca; ramas terminales de 1-1,5 mm, con corteza blanquecina. Cotiledones planos, linear-lanceolados, de 1.1-2.8 x 1,8-3,0 cm, con ápice obtuso, glabros. Hojas alternas, sésiles, cilíndricas o semicilíndricas, raramente lineares, base usualmente ensanchada, a veces decurrente, de ápice obtuso o agudo; tamaño variable de 1-1,8 x (0,8) 1-1,2 (1,5) mm. Flores hermafroditas, solitarias en las axilas de las brácteas, en inflorescencias paniculadas o en espiga en la parte superior de las ramas. Brácteas de 1,8-2,2 (2,7) x (1,6) 2 (2,8) mm, con similar morfología a las hojas decreciendo en tamaño hacia el ápice de las ramas. Bractéolas 2, ovadas a anchamente lanceoladas, de 1,8-2,2 (2,6) x 1,8-2,5 mm. Perigonio con 5 piezas, de ovado-lanceoladas a oblongo-elípticas, de 2-3 x 1-2 mm, adaxialmente cóncavas, membranosas, volviéndose duras más tarde, más o menos pelosas. Presencia de apéndices transversales en la cara abaxial del tépalo, aproximadamente a un tercio de longitud desde la base, extendidos, membranosos y en forma de ala en fruto; desiguales, imbricados, el mayor de (2,7) 3,5-5 (6) x 2-3 mm, los dos intermedios con medidas de (3) 4-8 x (3,5) 4-6 (8,2) mm y 3,5-8 x 3-7 mm; y finalmente los dos más pequeños de (2,5) 3-5 (6) x (1) 2-4 (5,5) mm y 2,5-5 x 2,5-5 (6) mm. Estambres 5, filamentos acintados o estrechamente lineares, aplanados, de 2-4 mm de largo, anteras oblongas, 1-1,8 mm bien formadas, ápice de las anteras con apéndice corto. Ovario anchamente ovoide o globoso, de aprox. 1,0-2,0 mm en flor, estilo 1,0-1,2 (2,0) mm; estigmas 2, erectos o curvados, cilíndricos o filiformes, adaxialmente papilosos, de 1,0-1,3 mm. Fruto un utrículo, globoso; pericarpio membranoso. Semilla horizontal de 2-2,5 mm de diámetro.

**Typus (Lecto-):** Hispania, Herb. Linn. N° 315.19 (LINN) designado por JAFRI & RATEEB, 1978: 85 (JARVIS, 2007). <http://www.linnean-online.org/3475/> (!).

**Comentario:** la gran variabilidad morfológica, puesta de manifiesto en varios trabajos florísticos sobre determinadas zonas de su área de distribución (MAIRE, 1962; ZOHARY, 1966; FREITAG, 1989, 1997), ha provocado su división en diferentes microespecies dependiendo de las variaciones detectadas en un número limitado de caracteres (BOTSCHANTZEV, 1975). Varias de estas microespecies han sido recogidas para las islas Canarias (MOQUIN *in* WEBB & BERTHELOT,

1846; PITARD & PROUST, 1908; REYES-BETANCORT, 1998). El análisis comparativo del material estudiado de *S. vermiculata* nos ha permitido evaluar la variabilidad de algunos de estos caracteres usados por BOTSCHANTZEV (1975), como son la longitud de la bráctea y bractéola con respecto a la flor, densidad y distribución del indumento en los tépalos, relación entre el tamaño del estilo y los estigmas, los cuales son comentados a continuación.

La morfología de las brácteas resultó variable con respecto al margen hialino y el ápice de las mismas. Por lo general, las brácteas se caracterizaron por poseer forma ovada y estar rodeadas de un márgen hialino más o menos ancho que se reduce hacia el ápice (Fig. 41), en contraposición a las brácteas con ápices semicilíndricos iguales a la parte envainante típicos de *S. vermiculata* s. str. según BOTSCHANTZEV (1975), carácter que hemos detectado en pliegos procedentes de localidades de la península Ibérica (Fig. 41A). La observación de este carácter puede conllevar dificultades al estudiar material seco, ya que en ocasiones hemos observado al desecarse como el margen hialino de esta pieza se retrae dejando a la vista una morfología diferente de los ápices de las brácteas. Un ejemplo de ello lo hallamos en plantas provenientes de la localidad de La Santa Sport (Lanzarote) (Fig. 41B).

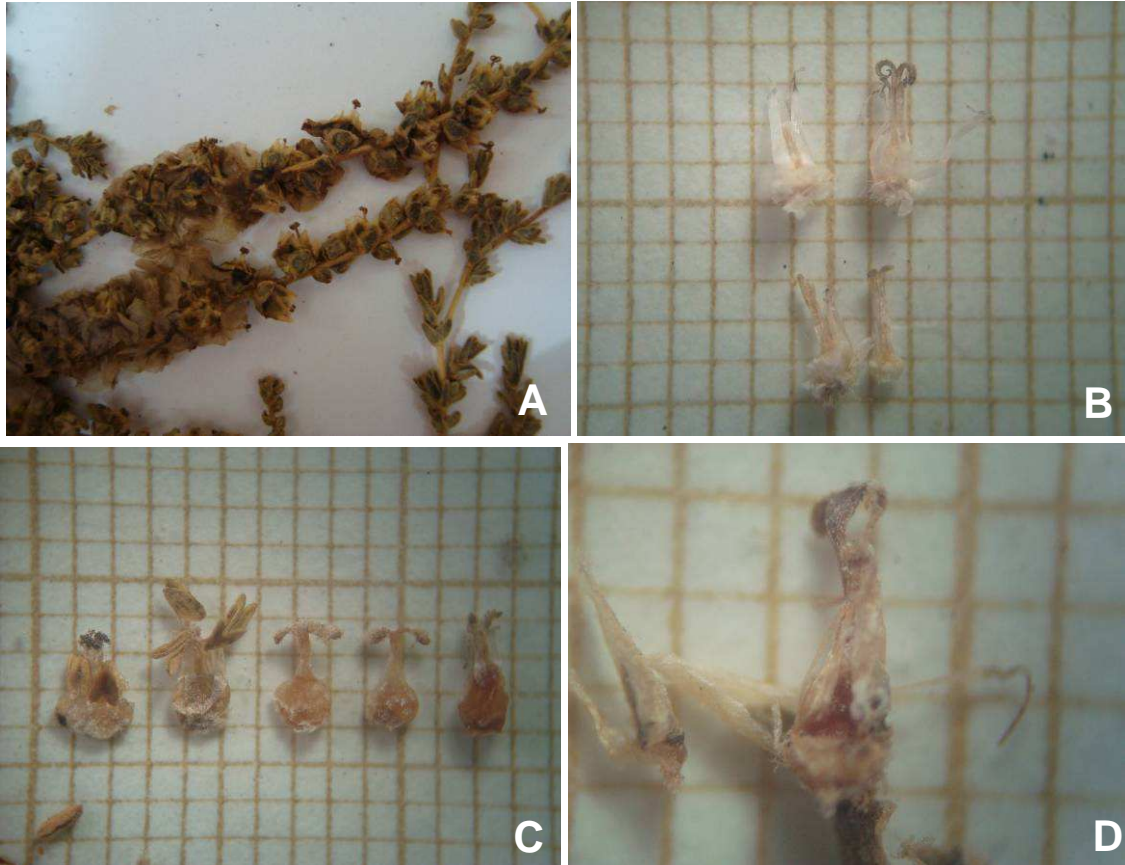


**Fig. 41.** Morfología de las brácteas en *S. vermiculata*. **41A:** *Salsola vermiculata* (Zaragoza MA 580037). **41B:** *Salsola vermiculata* (Lanzarote, La Santa Sport ORT 40615).

Las brácteas mostraron en general la misma longitud que bractéolas y flores, manteniéndose este carácter más o menos constante dentro de la especie. Se detectaron sin embargo diferencias dentro de un mismo individuo dependiendo del grado de desarrollo de las flores, ya que en inflorescencias maduras las flores inferiores podían superar en ocasiones a las bractéolas, mientras que en inflorescencias más cortas o menos desarrolladas eran iguales o inferiores a la bractéola. Este hecho provocó en ocasiones la identificación en una misma población de individuos pertenecientes a dos o más especies diferentes siguiendo el criterio de BOTSCHANTZEV (1975).

La misma afirmación puede efectuarse respecto a la relación de tamaño estilo-estigma, detectándose, al igual que se comentó en *S. divaricata*, poblaciones en donde crecían aquí y allá plantas de estilo corto con otras de estilo largo, como por ejemplo la población de Salinas de El

Río (Lanzarote) (Fig. 42B). En este sentido, la cita de *S. brevifolia* Desf. para Canarias (véase REYES-BETANCORT, 1998) está basada en un pliego recolectado en una población de Cruce Teguisse-Guatiza (Fig. 42A), de plantas desarrolladas en una zona con un aporte suplementario de agua, por lo que no descartamos que la presencia de estilos más largos que los estigmas [carácter que diferencia a *S. brevifolia* según BOTSCHANTZEV (1975)], esté ligado en realidad a las condiciones ecológicas donde se desarrolla la planta.



**Fig. 42.** Variabilidad de estilos observada en *S. vermiculata*. **42A:** *S. vermiculata* (Lanzarote, Cruce Teguisse-Guatiza TFC 41081). **42B:** *S. vermiculata* (Lanzarote, Salinas de El Río ORT 40609). **42C:** *S. vermiculata* (Lanzarote, Cruce Costa Teguisse-Guatiza TFC 40621) **42D:** *S. vermiculata* (Fuerteventura Llanos de Antigua ORT 43063).

La presencia o no de indumento, así como su densidad en determinadas partes de las plantas, es otro de los caracteres usados por BOTSCHANTZEV (1975) en la distinción de microespecies, entre otras *S. villosa* y *S. flavescens*, citadas también para Canarias por MOQUIN *in* WEBB & BERTHELOT (1846) como variedades de *S. vermiculata*. Nuestro estudio comparativo mostró que este carácter está determinado también por el grado de desarrollo, con pelos de las inflorescencias de una naturaleza en ocasiones caduca, ya que en una misma planta se pudieron observar flores con pelos en los tépalos mientras en otras flores ya fructificadas, con alas desarrolladas, eran completamente glabras. Así mismo, las observaciones en el campo revelaron la presencia de individuos con distintas densidades de indumento creciendo en una misma población, pudiendo ser algún tipo más común que otro. Esta misma apreciación ha sido hecha en especies del grupo *Salsola* sección *Salsola* s.l. (RILKE, 1999).

Por último, cabe realizar un comentario sobre los dos *taxa* descritos por CABALLERO (1936) y citados para Canarias (BOTSCHANTZEV, 1975; REYES-BETANCORT, 1998), *Salsola vermiculata* subsp. *frankenioides* Caball. y *S. portilloi* Caball. CABALLERO (1936) hace mención a unas papilas blancas o casi hialinas en las hojas, señalándolas como un carácter discriminante para ambos *taxa*, consideración que es recogida posteriormente por MAIRE (1962). Tras el estudio de los tipos de ambas especies, estas estructuras irregulares parecen tratarse más bien de algún tipo de acumulación o incrustación salina en el interior de las hojas, carácter que hemos observado asimismo en material de Canarias.

De igual modo, el estudio del *typus* de *S. frankenioides* (Fig. 43A), reveló una morfología de las brácteas idéntica a la existente en las plantas canarias, hecho que también hemos podido comprobar en pliegos procedentes de la península Ibérica (Fig. 41A). Ello nos llevar a pensar que *S. frankenioides*, en el caso de ser aceptado como un buen *taxon*, poseería una distribución mayor a la indicada por, entre otros UOTILA (2011), el cual sólo señala su presencia en Canarias (Fuerteventura y Lanzarote) y Marruecos. Con respecto a *S. portilloi*, tras el estudio del *typus* (Fig. 43B), difiere de *S. frankenioides* en el porte, mayor densidad del indumento y longitud de la bráctea igual o mayor con respecto a la bractéola, caracteres todos ellos muy variables según se ha comentado anteriormente. La mayor densidad del indumento puede deberse a la naturaleza bianual, y por tanto de planta más joven, dado a esta especie en su descripción (CABALLERO, 1936).



Fig. 43. *Typus* de *S. frankenioides* (43A) y *S. portilloi* (43B).

**Distribución global:** S Europa, N África, Mediterráneo y oeste centro de Persia, hacia el norte hasta Nakhichevan, hacia el sur hasta Arabia Saudí (FREITAG, 1997).

**Distribución regional:** Lanzarote y sus islotes (Mta. Clara, La Graciosa y Alegranza), Fuerteventura e islote de Lobos, Tenerife (Acantilados de Los Gigantes). Existe una cita para Tenerife de WEBB & BERTHELOT (1846), recopilada posteriormente por PITARD & PROUST (1909) y CEBALLOS & ORTUÑO (1951), para la zona del Llano de Teno, lugar donde nosotros no hemos detectado esta especie. La cita para la isla de Gran Canaria (zona de Gando y otros puntos de la costa oriental) se debe a KUNKEL (1970), no siendo posible localizar dicho material. Además hemos recogido otra cita de *S. vermiculata* para esta isla, en la flora online de Gran Canaria ubicada en la página web del Jardín Canario “Viera y Clavijo” ([http://www.jardincanario.org/portal/localizaciones\\_especie.jc?id=1125](http://www.jardincanario.org/portal/localizaciones_especie.jc?id=1125), consultada el 6.03.2012), en donde la especie se señala para la localidad “La Palmita. Agaete”. En ambos casos no hemos podido confirmar la presencia de esta especie en dichas localidades.

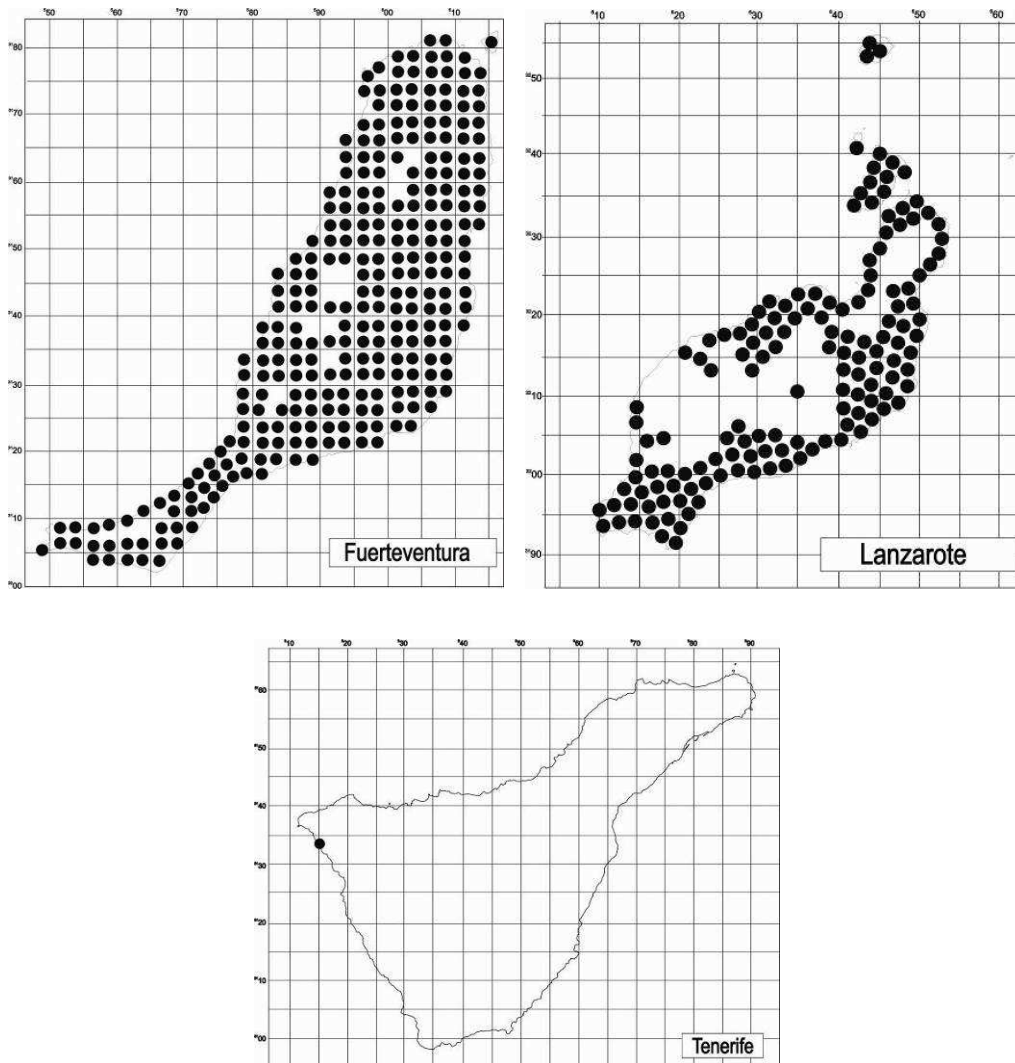


Fig. 44. Mapas de distribución de *S. vermiculata* en las islas Canarias.

**Material examinado:** LANZAROTE: Muy abundante en los matorrales de la playa de Famara, 18.11.1976, ASG y M. Fernández (ORT 24962); Alegranza, caldera, abundante, 14.4.1954, Sventenius (ORT 23513); Mta. Clara, La Llanura, más o menos abundante en sitios arenosos-pedregosos, 19.4.1957, Sventenius (ORT 23604); Playa al pie del Risco de Famara, sitios pedregosos-arenosos, más o menos abundante, 21.7.1964, Sventenius (ORT 23084); Playa de Órzola, entre roques de lava, más o menos escasa, 25.5.1966, Sventenius (ORT 22844); Playa Famara, más o menos abundante, 17.5.1948, Sventenius (ORT 22713); Mta. Clara, la llanura occidental, más o menos abundante en sitios arenoso-pedregosos, 19.4.1957, Sventenius (ORT 1416); Punta Pechiguera, 20.7.1986, A. Marrero (LPA 17081); Carretera Maciot-Playa Blanca (UTM 28R 061760-3196667), 14.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40605); Costa Teguisse, sobre "La Mareta" (UTM 28R 064489-320744), 14.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40622); Cruce Costa Teguisse-Guatiza (UTM 28R 064405-321244), 14.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40621, 43054, 43055, 43056, 43057); Costa de Tinajo, entre Mta. Tenézara y punta del Sol (UTM 28R 062715-321774), 16.11.2007, JARB & IRG (ORT 43062); Isleta de la Santa, 7.4.2009, JARB (ORT 40615); Caleta de Famara (UTM 28R 063985-322143), 16.11.2007, JARB y IRG (ORT 40604); Salinas de El Río (UTM 28R 064632-323280), 16.11.2007, ASG y MAPM (ORT 40608, 40609, 43061); La Graciosa, jable encima de Franceses (UTM 28R 064337-323350), 17.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40620); Playa Honda (UTM 28R 063655-320310), 17.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39279); Costa Teguisse, hacia Ancones (UTM 28R 064790-320997), 17.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39281, 39282); Los Ancones (UTM 28R 064900-321085), 17.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39283, 39284); Costa al S de los Cocoteros (UTM 28R 064934-321385), 18.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39285, 39286); La Graciosa, Pedro Barba (UTM 28R 064748-323789), 19.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39287); Llanos del Rubicón, c. potabilizadora Yáiza (UTM 28R 061355-3199295), 20.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39288, 39289); La Graciosa, 7.04.2009, JARB (ORT 40.617, 40.618, 40.619); Casas del Islote, Aljibe Blanco, 06.7.2005, JARB (ORT 43065, 43066); Teguisse, crta. Tahiche-Guatiza, JARB, 4.12.1997 (TFC 41081); Teguisse, crta. Tahiche-Guatiza, 4.12.1997, JARB (TFC 41079); Teguisse, crta. Tahiche-Guatiza (UTM 28R 0644-3212), 4.12.1997, JARB (TFC 41080); Teguisse, crta. Tahiche-Guatiza, 4.12.1997, JARB (TFC 41078); La Graciosa, c. Peña Laja (UTM 28 R 06447-32346), 7.8.1997, JARB (TFC 41058); Argana Alta (UTM 28R 0639 3207), 12.8.1992, JARB (TFC 37831); Arrecife, Mta. Maneje (UTM 28R 0640 3209), 5.8.1992, JARB (TFC 37830); San Bartolomé, Guasimeta (UTM 28R 0636 3203), 12.8.1992, JARB (TFC 37833); Playa de la Cantería, 1.6.1994, Agustín Díaz, JARB (TFC 36777); Base de los riscos de Famara, 9.5.1981, B. Cabezudo, A. García Gallo, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, E. Rodríguez Enríquez y J.L. Rosua (TFC 32491); Playa de Famara, 1968, W. Wildpret de la Torre (TFC 862).

FUERTEVENTURA: Chilegua, ladera glareosa y seca, más o menos escasa, 22.5.1966, Sventenius (ORT 25550); Matas Blancas, más allá hacia el occidente cerca de la playa, copiosísima en dunas, 7.5.1969, Sventenius (ORT 25551); Matas Blancas, Jandía, sitios árido-dunosos, más o menos abundantes, 7.5.1969, Sventenius (ORT 25549); *S.loc.*, Sventenius (ORT 25548, 25547, 25546); Lugares muy nitrofilizados en las cercanías de la playa de las Valdivias, 20.11.1976, ASG y M. Fernández (ORT 24963); Jable al NW del Aeropuerto, B. Navarro y V. Montelongo, 24.2.1986 (LPA 15161); Jable de Lajares, 18.02.1984, V. Montelongo (LPA 15160); Betancuria, Vega del Río Palmas, 14.05.2003, B. Navarro, J. Naranjo, R. Jaén y B. Vilches (LPA 20355, 20362); Cercanías cruce hacia Pozo Negro (UTM 28R 060309-313543), 12.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40611); Faro de La Entallada (UTM 28R 060230-312379), 12.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40610); Al W de Montaña Cardones (UTM 28R 058107-312708), 12.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40612); Barranco de Garcey (UTM 28R 058384-313607), 12.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40609); Valles de Ortega (UTM 28R 059670-3140150), 12.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40606); Cerca de La Oliva, desde la Caldereta (UTM 28R 0605714-316425), 13.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43065); Jable de Lajares (UTM 28R 060251-317259), 13.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40623); Al S del Faro de El Cotillo (UTM 28R 059656-317521), 13.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43058); Llanos de Tefia (UTM 28R 059847-315796), 13.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43059); Aguas Verdes (UTM 28R 059004-3151472), 13.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43060); Llanos de Antigua, cerca cruce Betancuria-Sta. Inés (UTM 28R 059578-3146099), 13.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43063); Valle de los Mosquitos (UTM 28R 055669-310566), 16.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 40607); Bco. de Mal Nombre (UTM 28R 05699-3108861), 21.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39280); Entre Betancuria y Vega del Río Palma, 9.7.2009, JARB (ORT 41982); Pájara, cruce carretera

La Pared-Pájara hacia Cardón, 6.2002, JARB y P.L. Pérez de Paz (TFC 49410); Pájara, cruce Ajuy-La Pared, 6.2002, JARB y P.L. Pérez de Paz (TFC 49409); Costa malpais Jacomar (UTM 28R 0607-3128), 12.4.2005, G. Cruz Trujillo, P.L. Pérez de Paz y R. González González (TFC 48543); Gran Tarajal, lecho de rambla, 13.4.1976, W. Wildpret de la Torre y E. Barquín (TFC 22995); Valle de los Mosquitos Jandía, 6.3.2000, P.L. Pérez de Paz (TFC 42616); Gran Tarajal, cauce seco, 5.12.1994, E. Beltrán Tejera y J.L. Rodríguez Armas (TFC 36819); Bco. Los Molinos, 25 msm, 5.12.1994, E. Beltrán Tejera y J.L. Rodríguez Armas (TFC 36810); Puerto de la Torre, 30.4.1980, W. Wildpret de la Torre, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, M. del Arco Aguilar y A. García Gallo, CRP (TFC 16555); Puerto de la Torre, 30.4.1980, W. Wildpret de la Torre, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, M. del Arco Aguilar, A. García Gallo y C. Rodríguez (TFC 16538); Dunas al lado del mar, próximas a Montaña Negra, las primeras que se encuentran viniendo de Sto. Rosario, 17.4.1984, E. Beltrán Tejera (TFC 24154); Llanos de las Higueras, laderas secas barranco con tarajales, 5.12.1994, E. Beltrán Tejera y J.L. Rodríguez Armas (TFC 36809); Gran Tarajal, 5.12.94, E. Beltrán Tejera y J.L. Rodríguez Armas (TFC 36807); Bco. La Torre, 30.11.78, C. Rodríguez Piñero (TFC 33983); Zona cerca Aeropuerto, 30.11.1978, C. Rodríguez Piñero (TFC 33986); Las Hermosas, 1.12.1978, C. Rodríguez Piñero (TFC 33991); Punta de Guadalupe, 1.12.1978, C. Rodríguez Piñero (TFC 33992); El Roque, 19.10.1982, R.M. Lecuona y M. Villena (TFC 25453).

TENERIFE: Acantilado de Los Gigantes, al N del Morro de La Galera, 6.4.2004, A. Acevedo & J. Martín-Carvajal (ORT 38030). *Íbid.*, 21.9.2011, ASG, MAPM y JARB (ORT s.n.).

BARCELONA: Cardona, P. Marcet, 1906 (ORT 20350); Cardona, P. Marcet, 1909 (ORT 19833). MALLORCA: Sa Jonguet (Palma), sitios áridos, más o menos salobres próximos al mar, Palau Ferrer, 23.9.1949 (ORT 9794). VALENCIA: Sagunto, Semmen, 7.8.1909 (ORT 20351). LA RIOJA: Arrabal, Los Cerrillos, yesos y arcillas en laderas de cerros y depresiones endorreicas 370 m, J.A. Alexandre, 5.10.1997 (MA 616689). ZARAGOZA: Calatayud, Campiel, 529 m silíceo, A. Segura Zubizarreta, 15.9.1991 (MA 580037). TOLEDO: Ontigola 590 m, margen carretera, suelos asociados a yesos, A. Quintana, 1.8.2003 (MA 708967). CIUDAD REAL: Daimiel, Tablas de Daimiel, isla de Algeciras, S. Cirujano, 21.7.1992 (MA 552321). VALLADOLID: Rábano (Castillo) 830 m, terraplén calizo, T. Romero, 10.9.1984 (MA 567835). LÉRIDA: Al NW de Tárrega, 370 m, M. Nydegger, 11.9.1998 (MA 693215, 693216). MADRID: Aranjuez, J. Tarrico (como var. *flavescens*) (MA 572981).

**Número cromosómico:**  $2n= 54$  (Fig. 44). Fuerteventura: Pájara, Morro Jable, 07.04.2009, ORT 39289.

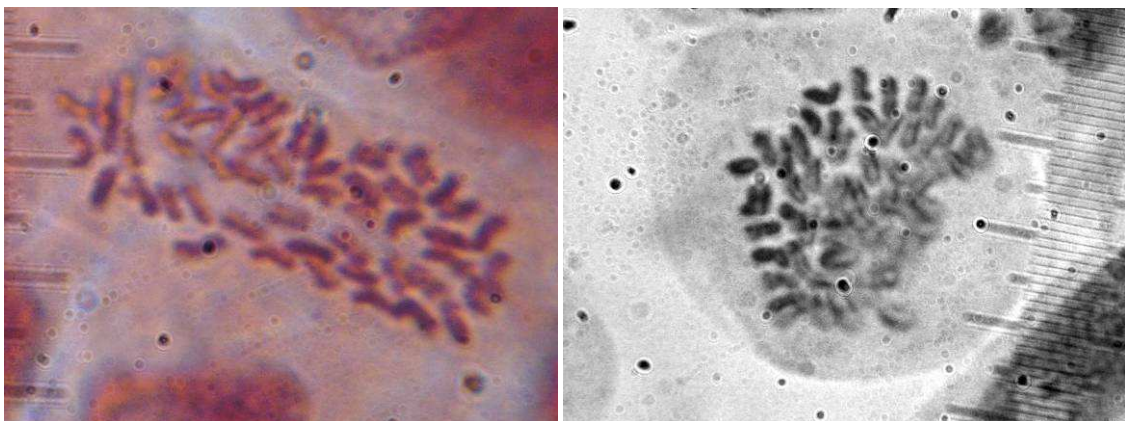


Fig. 45. Aspecto de los cromosomas de *S.vermiculata*.

En el caso de *Salsola vermiculata*, según la bibliografía consultada ésta es la primera cita de material hexaploide. Los recuentos anteriores destacaban un carácter diploide ( $2n= 18$ ) de material diverso: para *S. vermiculata* L. s.l. (REESE, 1957), para *S. vermiculata* var. *villosa*



(Del.) Moq. (SANKARY, 1986) y para *Salsola vermiculata* var. *glabrescens* Moq. (SANTA BÁRBARA *et al.*, 1994).

**Marcadores ISSR:** un total de diez cebadores han generado 121 bandas identificables entre las 90 plantas muestreadas de *S. vermiculata*, cuyos tamaños moleculares oscilaron entre 165 y 2.300 pb. Cada cebador generó de 8 a 15 bandas, con una media de 12,1 bandas por cebador. Del total de bandas estudiadas 119 (98,3%) fueron polimórficas. Los cebadores que detectaron menor variabilidad fueron el 841 y el 844 (ver Tabla 26).

**Tabla 26.** Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en *S. vermiculata*.

Cebador	Nº de bandas amplificadas	Nº de bandas polimórficas	% bandas polimórficas
807	10	10	100
810	14	14	100
814	11	11	100
825	15	15	100
834	14	14	100
841	16	15	94
844	10	9	90
868	11	11	100
872	8	8	100
873	14	14	100

El porcentaje de *loci* polimórficos dentro de las poblaciones osciló entre el 63 % y el 81 % (porcentaje medio  $73,4 \pm 9,15$  %). El mayor valor para el índice de *Shannon* se registró en la población Cruce Teguisse-Guatiza (TEG-L), en concordancia con los valores del porcentaje de *loci* polimórficos, mientras que los valores más bajos de diversidad se hallaron en la población de Playa de La Cantería (CAN-L) (Tabla 27).

El análisis de la diversidad genética detectada en cada isla manifestó una similar variabilidad en Lanzarote y Fuerteventura (valores  $I = 0,518 \pm 0,185$  e  $I = 0,523 \pm 0,191$ , respectivamente).

**Tabla 27.** Índice de *Shannon* (I) y porcentaje de loci polimórficos (P) las poblaciones de *S. vermiculata* analizadas

<b>Cod.</b>	<b>Población</b>	<b>Índice de Shannon</b>	<b>% de loci polimórficos</b>
<b>GRA-L</b>	La Graciosa	0,412	73,98
<b>RUB-L</b>	Llanos de Rubicón	0,372	69,11
<b>TEF-F</b>	Llanos de Tefia	0,410	74,80
<b>CAN-L</b>	Playa de la Cantería	0,333	63,41
<b>FAM-L</b>	Caleta Famara	0,421	78,05
<b>TEG-L</b>	Cruce Teguisse-Guatiza	0,455	81,30
<b>COT-F</b>	El Cotillo	0,401	71,54
<b>ENT-F</b>	Faro La Entallada	0,419	73,98
<b>AV-F</b>	Aguas Verdes	0,421	77,24

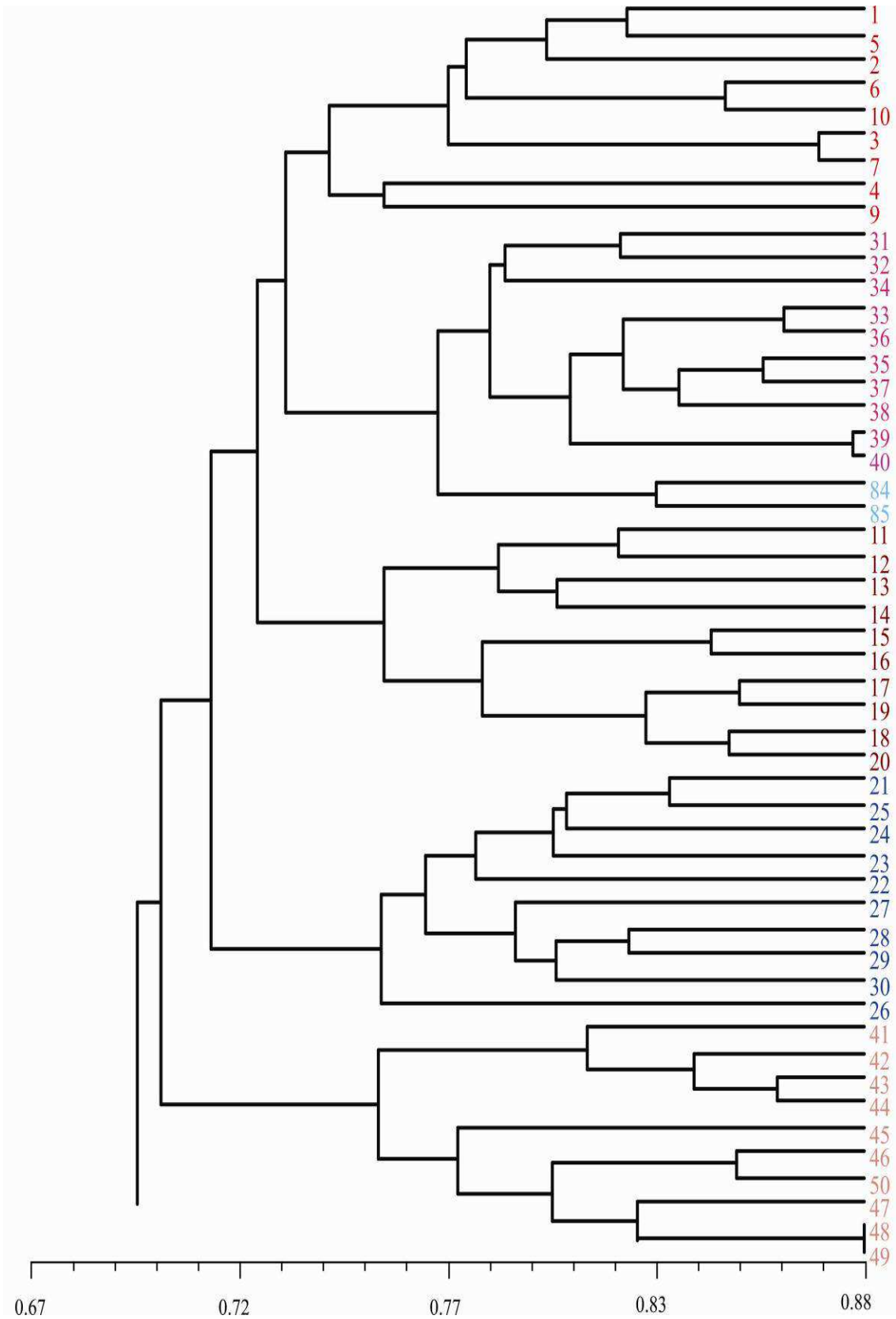
El análisis de la estructura genética de las poblaciones reveló una variación interinsular no significativa (1,04%). La proporción de variación atribuible a diferencias entre las poblaciones se situó en el 20,69% mientras que la mayor parte de la diferenciación genética detectada se distribuyó dentro de las poblaciones (78,27%).

**Tabla 28.** Análisis de la varianza molecular en *S. vermiculata*.

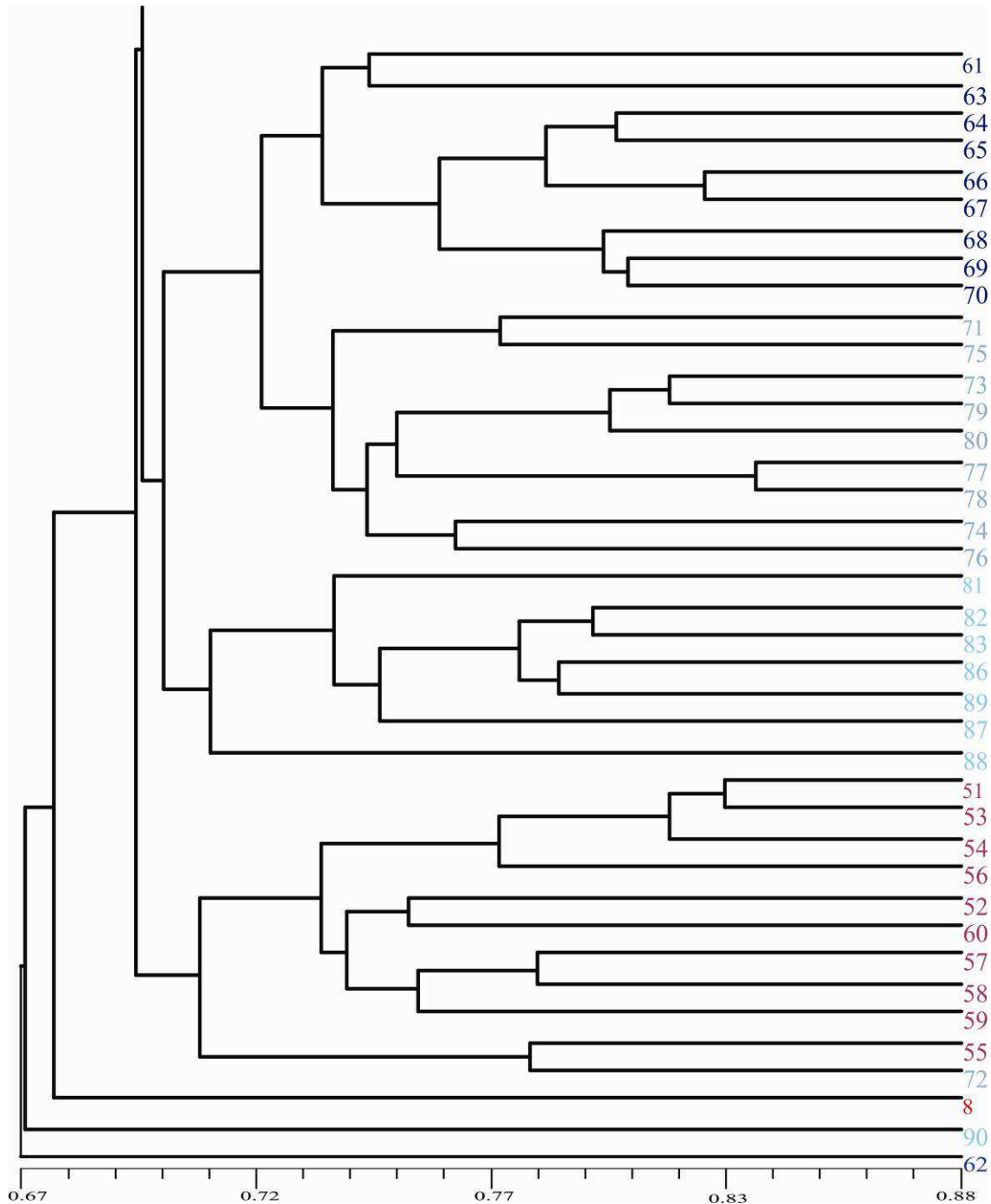
<b>Fuente de variación</b>	<b>g.l.</b>	<b>Suma de cuadrados</b>	<b>Componentes de la varianza</b>	<b>Porcentaje de la variación</b>	<b>P</b>
<b>Entre islas</b>	1	75,459	0,236	1,04	0,270
<b>Entre poblaciones</b>	7	454,630	4,713	20,69	<0,001
<b>Dentro de las Poblaciones</b>	81	1443,600	17,822	78,27	<0,001
<b>Total</b>	89	1973,689	22,771		

**Coefficiente de diferenciación  $\phi_{ST}$**  = 0,217. El valor de **P** fue obtenido a partir de 1000 permutaciones.

El análisis de agrupamiento a partir del índice de similitud de *Dice* de los individuos estudiados ( $r = 0,594$ ), permitió observar la conglomeración de los individuos de una misma población en grupos casi siempre homogéneos. Se halló distinción entre las poblaciones de las islas de Lanzarote y Fuerteventura, a excepción de las poblaciones Llanos de Tefia (TEF-F) y Cruce Teguisse-Guatiza (TEG-L), cada una de las cuales quedó encuadrada en el grupo correspondiente a la isla contraria (ver Fig. 46). El nivel de semejanza de estos dos grupos fue del orden de 0,70, con la población de Cruce Teguisse-Guatiza (TEG-L) comportándose como la más divergente de todas. El fenograma calculado a partir del índice de similitud de *Jaccard* mostró un agrupamiento muy parecido al obtenido con el índice de *Dice*.



**Fig. 46.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S.vermiculata* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice*. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura. Eje X: índice de *Dice*.



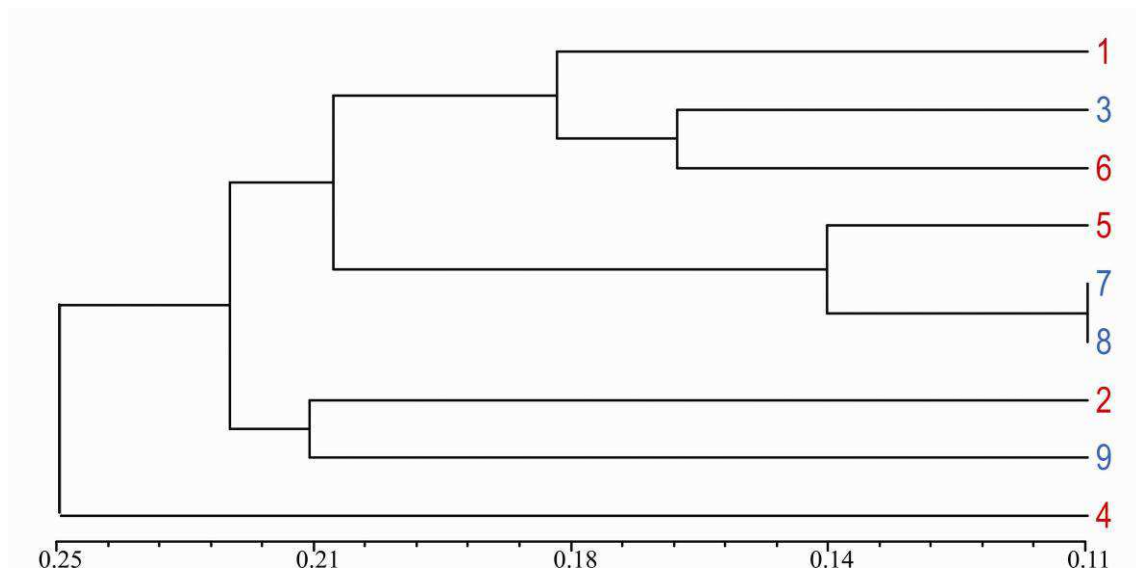
**Fig. 46.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S.vermiculata* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice* (continuación).

Una relación de los valores  $\phi_{st}$  entre las poblaciones analizadas en *S. vermiculata* se recoge en la Tabla 29. Los valores se situaron entre 0,1 y 0,26, los cuales son considerados como indicativos de una considerable diferenciación entre las poblaciones según HARTL & CLARK (1997). La mayor diferenciación se registró entre las poblaciones de Llanos de Tefia (TEF-F) y Playa de la Cantería (CAN-L) ( $\phi_{st}= 0,303$ ), mientras que las poblaciones más similares resultaron ser las de El Cotillo (COT-F) y Faro de la Entallada (ENT-F) ( $\phi_{st}= 0,108$ ).

**Tabla 29.** Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de *S. vermiculata* analizadas. El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones. Todos los valores fueron estadísticamente significativos excepto los señalados por un \*. En verde y rojo valores mínimo y máximo respectivamente.

	GRA-L	RUB-L	TEF-F	CAN-L	FAM-L	TEG-L	COT-F	ENT-F	AV-F
GRA-L	0,000								
RUB-L	0,188	0,000							
TEF-F	0,181	0,225	0,000						
CAN-L	0,219	0,244	0,303	0,000					
FAM-L	0,192	0,215	0,218	0,239	0,000				
TEG-L	0,178	0,243	0,163	0,220	0,188	0,000			
COT-F	0,200	0,206	0,234	0,238	0,154	0,138	0,000		
ENT-F	0,238	0,219	0,299	0,211	0,132	0,181	0,108	0,000	
AV-F	0,233	0,213	0,241	0,297	0,196	0,247	0,215	0,256	0,000

El fenograma elaborado a partir de los coeficientes  $\phi_{st}$  entre las poblaciones estudiadas ( $r= 0,610$ ) (Fig. 47), mostró tres grupos integrados por poblaciones de diferente origen geográfico, con un coeficiente  $\phi_{st}$  entre ellas no muy elevado (0,20). La población Playa de La Cantería (CAN-L) (Lanzarote) fue la más divergente con respecto a las demás.



**Fig. 47.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de *S. vermiculata* estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ). Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura. Eje X: coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ).

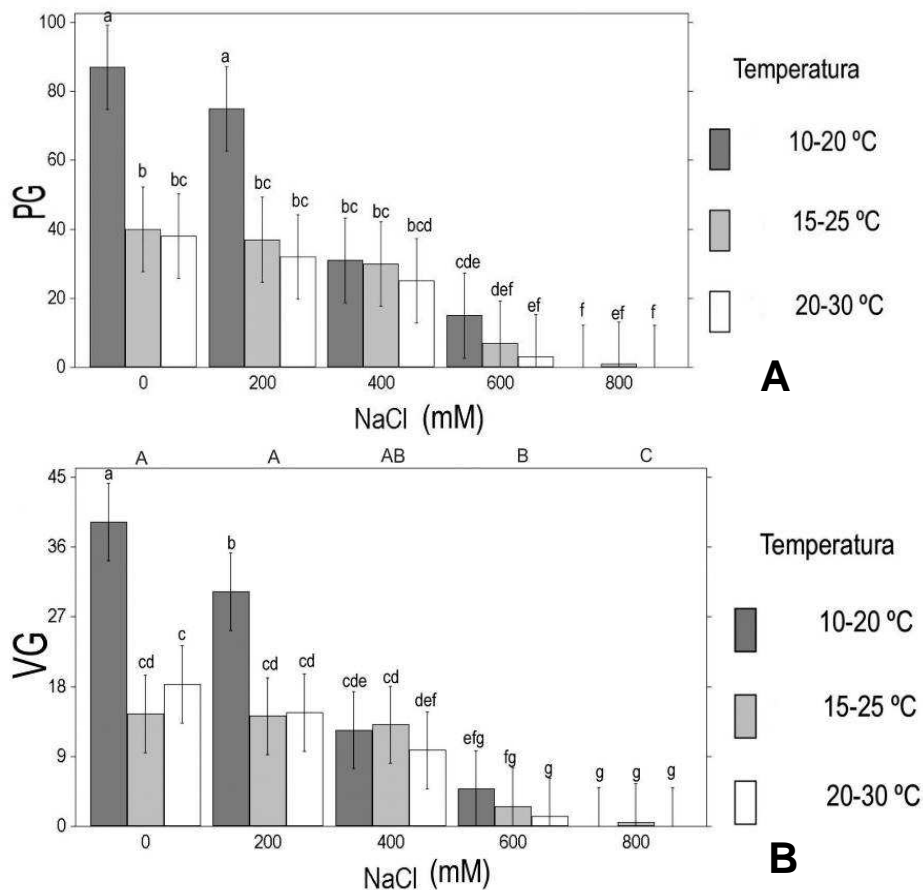
**Fenología:** florece entre Junio y Septiembre. En fruto de Agosto a Octubre.

**Comportamiento germinativo:** el test ANOVA de dos vías indicó que tanto la germinación de las semillas de *S. vermiculata* como su velocidad de germinación estuvieron afectadas significativamente por la temperatura, salinidad y la interacción de los dos factores (Tabla 30).

**Tabla 30.** Valores del ANOVA para los parámetros germinativos analizados en *S. vermiculata*. \*\* $p < 0,01$ .

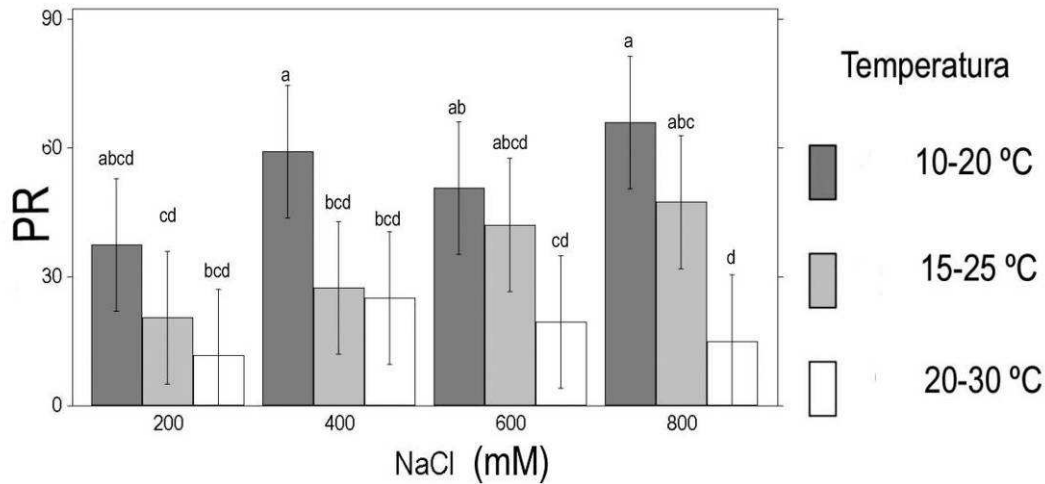
Variable	Temperatura	Salinidad	SxT
PG	23,61**	91,88**	5,29**
VG	46,66**	125,30**	14,52**
PR	30,42**	3,60**	2,93**

El porcentaje de germinación disminuyó con un incremento de la temperatura y la salinidad. Las semillas incubadas a 10-20 °C en control no-salino y 200 mM NaCl tuvieron porcentajes de germinación final significativamente más elevados, 87% y 75% respectivamente, comparados con el porcentaje menor de 50% obtenido en tratamientos con alta temperatura y elevada concentración salina (Fig. 48A). Hubo una reducción sustancial de la germinación en el control no-salino a 15-25 °C y 20-30 °C, así como en semillas expuestas a 400 mM y 600 mM bajo todos los regímenes térmicos. Sólo el 1% de las semillas germinaron en condiciones de 800 mM NaCl y 15-25 °C. La mayor velocidad de germinación fue detectada a 10-20 °C en control no-salino (Fig. 48B), disminuyendo lentamente con un incremento en temperatura y salinidad.



**Fig. 48.** Porcentaje (PG, 48A) y velocidad (VG, 48B) de germinación de las semillas de *S.vermiculata* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes (test de Tukey,  $p < 0,05$ ).

El porcentaje de recuperación de *S. vermiculata* se vió significativamente afectado por la temperatura salinidad y la interacción de ambos parámetros (Tabla 30). Este porcentaje disminuyó con un incremento de la temperatura. La germinación fue mayor en las semillas expuestas a 400, 600 y 800 mM NaCl a 10-20 °C comparadas a aquellas incubadas a 20-30 °C. El mayor porcentaje de recuperación se observó a temperaturas de 10-20 °C y 15-25 °C para semillas tratadas con soluciones salinas de 200 mM NaCl, no encontrándose diferencias significativas entre las diferentes temperaturas (Fig. 49).



**Fig. 49.** Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de *S. vermiculata* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl. Promedios con la misma letra no son significativamente diferentes (test de Tukey,  $p < 0,05$ ).

En resumen, *S. vermiculata* es moderadamente tolerante a la salinidad en la germinación y dicha tolerancia es afectada por la interacción entre los factores temperatura y concentración de NaCl (GUMA *et al.*, 2009). El porcentaje germinativo y la velocidad de germinación decrecieron con un incremento de la temperatura y salinidad del medio, resultados ya obtenidos por ASSAEED (2001) para *S. villosa* Del. *ex* Roeh. *et* Schult. (= *S. vermiculata* s.l.), si bien en su caso sin tener en cuenta la interacción de ambos. El porcentaje de recuperación disminuyó con un incremento de la temperatura de incubación, sugiriendo que las altas temperaturas y exposición a la sal podría inducir una pérdida de viabilidad de las semillas, tal y como ha sido puesto de manifiesto para otros halófitos (KHAN & UNGAR, 1997xx; EL-KEBLAWY *et al.*, 2007).

**Autoecología:** esta especie ocupa llanuras, laderas y ramblas de barrancos poco removidos, bordes de carreteras, campos de cultivo abandonados, arenales costeros y de interior, etc. Desde el punto de vista bioclimático se trata de una especie característica del piso Inframediterráneo desértico hiperárido-árido ( $T = 19,3-21$  °C;  $P = 55-170$  mm). Especie de apetencias edáficas indiferentes, con texturas franca, franco-arenosa o arenosa y C.E. entre 1-5,66 dS/m. Las comunidades vegetales en la que está principalmente representada son:

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

*Chenoleoidetalia tomentosae* Sunding 1972

*Chenoleoidion tomentosae* Sunding 1972

**-*Chenoleoideo tomentosae-Salsoletum vermiculatae*** Reyes, Wildpret & León 2001 (L, F).

Especie característica sin lugar a dudas de los matorrales de sustitución de mayor extensión del piso inframediterráneo desértico árido de las islas orientales, a los cuales presta su nombre (Anexo I, inv. 4). Su ambigüedad edáfica los hace extensibles a territorios arenosos dominio de las comunidades de POLYCARPAEO NIVEAE-TRAGANETEA MOQUINI Santos ex Rivas-Martínez & Wildpret 2002.

**-*Chenoleoideo tomentosae-Suaedetum mollis*** Sunding 1972 *corr.* Reyes, Wildpret & León 2001 (L, F).

*Salsola vermiculata* también participa en las situaciones de contacto con los territorios más áridos y salinos dominados por los matorrales de *Suaeda mollis*, formando también en ocasiones mosaicos con éstos, inducidos por variaciones a pequeña escala de las características edáficas (RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ *et al.*, 2005).

NERIO OLEANDRI-TAMARICETEA Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

*Tamaricetalia* Br.-Bl. & O. Bolòs 1958 *em.* Izco, Fernández-González & A. Molina 1984

*Tamaricion boveano-canariensis* Izco, Fernández-González & A. Molina 1984

**- *Suaedo verae-Tamaricetum canariensis*** O. Rodríguez, García Gallo & Reyes 2001 (F).

El carácter nitrófilo intrínseco de los tarajales majoreros permite la incorporación como acompañante de esta especie en sus inventarios florísticos (Anexo I, inv. 22).

KLEINIO NERIIFOLIAE-EUPHORBIETEA CANARIENSIS (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

*Kleinio neriifoliae-Euphorbietalia canariensis* (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

*Kleinio neriifoliae-Euphorbion canariensis* (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

*Helianthemo canariense-Euphorbion balsamiferae* (Sunding 1972) Santos & Rivas-Martínez 2011

**- *Asterisco intermedii-Euphorbietum balsamiferae*** Esteve & Socorro 1977 (L).

Asociado a bordes y pequeños gaps esta especie encuentra un hueco en los tabaibales dulces áridos de la isla de Lanzarote, participando como un elemento fundamental en su sustitución al verse éstos alterados.



- ***Lycio intricatii-Euphorbietum balsamiferae*** Rodríguez Delgado, García Gallo & Reyes 2001 (F).

Lo comentado para los tabaibales dulces áridos de la isla de Lanzarote es extrapolable a su asociación vicariante majorera (RODRÍGUEZ *et al.*, 2001: Tabla 6 inv. 9-12, 15).

Como ocurre con *Salsola tetrandra*, su amplia distribución por el piso bioclimático inframediterráneo árido e hiperárido le permite en ocasiones su participación como compañera en otro gran número de comunidades de distinta índole como el cinturón costero de roca (*Frankenio ericifoliae-Zygophylletum fontanesii* Rivas-Martínez *et al.* 1993 Santos *corr. in* Rivas-Martínez *et al.* 2002), los palmerales canarios (*Periploco-Phoenicetum canariensis* Rivas-Martínez *et al.* 1993), la comunidad del Cardón de Jandía (*Euphorbietum handiense* O. Rodríguez *et al.* 2001), orlas de mato moro (*Frankenio capitatae-Suaedetum verae* Reyes, Rivas-Martínez & Wildpret *in* Rivas-Martínez *et al.* 2002), etc.

**Estado de conservación:** en Tenerife la especie se encuentra actualmente relegada a los escarpes del Acantilado de los Gigantes, hallándose en peligro debido a la escasez de individuos observados así como a la inestabilidad intrínseca del terreno donde se asienta. La población se encuentra dentro del Espacio Natural Protegido Parque Rural de Teno. Debido a la ya comentada escasez de efectivos, así como a lo restringida y excepcional de su área de distribución en esta isla, a lo que hay que añadir su aparente ausencia en la isla de Gran Canaria, no descartamos que la especie pueda haber sido introducida en Tenerife con algún cultivo de secano (cereales, lentejas, etc.) desde las islas más orientales, en un tiempo suministradoras de granos para todas las islas del Archipiélago (SANTANA PÉREZ, 1996). En Gran Canaria se necesita confirmar su presencia, mientras que en el resto de islas (Lanzarote, Fuerteventura e islotes) debido a su abundancia, se halla fuera de peligro, estando presente en la mayor parte de su Red de Espacios Naturales Protegidos.

### 3.2. GÉNERO *SUAEDA* FORSSK. EX J.F. GMELIN

***Suaeda*** Forssk. ex J. F. Gmel., *Onom. Bot.* 8: 797 (1776).

[≡ *Suaeda* Forssk. ex Scop., *Intr. Hist. Nat.*: 333 (1777).

= *Schanginia* C.A. Mey. in Ledeb., *Fl. Altaica* 1: 394 (1829).

= *Schoberia* C.A. Mey. in Ledeb., *Icon. Pl. Fl. Ross.* 1: 11 (1829).

= *Brezia* Moq. in DC., *Prodr.* 13(2): 167 (1849).

= *Chenopodina* Moq. in DC., *Prodr.* 13(2): 159 (1849)].

Terófitos, caméfitos o raramente nanofanerófitos. Plantas de color verde o glauco, a veces púrpura, glabras, papilosas o con pelos fugaces. Tallos postrados o erectos, simples o ramificados, los jóvenes verde pálidos, completamente púrpuras o con líneas longitudinales verdes, densamente foliosos.

Hojas alternas, enteras, sésiles o cortamente pecioladas, de lineares a casi circulares, base normalmente estrecha, con o sin ápice mucronado, más o menos suculentas, cilíndricas, semicilíndricas o aplanadas por ambos lados, con anatomía C<sub>3</sub> o C<sub>4</sub>. Inflorescencia terminal, espiciforme, compuesta por numerosas cimas laterales, usualmente ramificadas. Brácteas como las hojas, pero sucesivamente más cortas. Bractéolas membranosas persistentes, de margen entero o laciniado, a veces ciliado, ápice desde redondeado a agudo o acuminado (FERREN & SCHENK, 2003).

Flores sésiles o subsésiles, dispuestas en glomérulos cimosos axilares en número de 3-muchas (a veces solitarias), o los glomérulos localizados en un pedúnculo a cierta distancia de la axila de la hoja, más raramente en ramas cortas axilares y ebracteadas y sustentadas por 1-7 bractéolas (FERREN & SCHENK, 2003); usualmente las centrales bisexuales y protóginas, raramente estaminadas con rudimento pistilar, las laterales pistiladas con rudimentos estaminales. Perigonio subgloboso, hemisférico o urceolado (ZHU *et al.*, 2003). Tépalos sepaloideos 5, fusionados desde 1/5 hasta 3/5 de su longitud, verdes a púrpuras, los lóbulos libres incurvados, a menudo suculentos, con márgenes membranosos y ápice cuculado, persistentes, acrescentes, a veces con excrecencias en el dorso a modo de ala, cuerno o simple protuberancia. Estambres 5, raramente menos por aborto, epitépalos; filamentos acintados, insertos en un anillo basal o individualmente en la parte inferior del tépalo, sobrepasándolos finalmente; anteras ovadas, sin apéndice, con 2 tecas con dehiscencia longitudinal. Ovario súpero, muy raramente semiífero, cónico, ovoide, obpiriforme o cilíndrico, con ápices truncados o agudos; estilo ausente, estigmas 2-3 (5), libres o bien soldados en una estructura en forma de copa; de cilíndricos a subulados, papilosos, extendidos o flexuosos, en ocasiones en las flores pistiladas por lo común más largos, o bien cortos, planos y sin papilas (FREITAG, 2001, mod.).

Fruto con pericarpo ceroso y papiráceo, volviéndose membranoso y separable de la semilla en la madurez (FERREN & SCHENK, 2003). Semillas horizontales, verticales u oblicuas, de ligera- a fuertemente aplanadas, desde en forma de disco a casi globular, a menudo con

aparición de gota, con pico; testa usualmente crustácea, negra o de color castaño, de apariencia o bien lisa y lustrosa, o bien apagada; en este último caso más o menos ornamentada por células epidérmicas con morfología que varía desde ovada a papilosa. Embrión en espiral, endospermo escaso o ausente. En ocasiones existen dos tipos de semillas, siendo una de ellas más ancha y más fuertemente aplanadas, con una testa muy delgada y de color marrón claro, y el embrión en espiral claramente visible desde el exterior (FREITAG, 2001, mod.).

### **Typus (Lecto-)**

*S. vera* Forssk. ex J.F. Gmel., *Onom. Bot.* 8: 797 (1776). Forsskal, Egypt, Alexandria, Herb. Forssk. N° 161 (C), designado por Green (1929), *Internacional Bot. Congreso. Cambridge (England)*, 1930. *Nomenclatura. Proposals by British botanists*: 98-109 (SCHENK & FERREN, 2001).

### **Etimología**

Según PEDROL *in* CASTROVIEJO (1990) provendría del árabe sáuda, que significa sosa. Según TORKELSON (1996), el significado sería diferente, ya que procedería del vocablo árabe "suwaid", traducible por "negro", aludiendo así al color que toman los tejidos de las plantas de este género al secarse.

### **Delimitación intragenérica**

A lo largo de la historia, el género *Suaeda* ha sido muy controvertido desde el punto de vista taxonómico, si bien en los últimos años una serie de trabajos han ayudado a esclarecer muchas de las dudas que surgían en la correcta delimitación de grupos dentro del mismo. Tradicionalmente, el género *Suaeda* ha quedado incluido en la tribu Spirolobeae (Chenopodiaceae), definida por englobar plantas con embrión enrollado espiralmente y endospermo ausente, dentro de la clasificación creada por MEYER (1829). Sobre este ordenamiento se han asentado básicamente las numerosas clasificaciones de *Suaeda* realizadas posteriormente dentro de la familia [para una revisión consultar SCHENK & FERREN (2001) y KAPRALOV *et al.* (2006)]. En su tratado global sobre las quenopodiáceas, KÜHN *et al.* (1993) incluían *Suaeda* en la tribu Suaeadeae dentro de subfamilia Salsoloideae, siendo éste último grupo virtualmente idéntico a Spirolobeae.

A raíz de los estudios sobre filogenia molecular en Chenopodiaceae, ya nombrados para el género *Salsola* (PRATT, 2003; KADEREIT *et al.*, 2003), se ha demostrado la naturaleza polifilética de los grupos Cyclolobeae y Spirolobeae. En estos mismos trabajos los géneros *Suaeda*, *Bienertia* Bunge ex Boiss. y *Borszczowia* Bunge quedaban agrupados en un grupo monofilético (subfamilia Suaedoideae) emparentado con la subfamilia Salicornioideae. Este resultado no era el esperado debido a las grandes diferencias morfológicas existentes entre ambos grupos, pero ha sido apoyado por las aportaciones posteriores de MÜLLER & BORSCH (2005), sobre la alianza Amaranthaceae-Chenopodiaceae, y SCHÜTZE *et al.* (2003), sobre la

subfamilia Suaedoidae en concreto. En este último artículo, la posición del género *Bienertia* resultaba ambigua, ya que quedaba emparentado con la subfamilia Suaedoideae en los árboles filogenéticos obtenidos con marcadores cloroplásticos, y por otro lado se unía a la subfamilia Salicornioideae si se utilizaban marcadores nucleares (ITS). Posteriormente, las contribuciones de KADEREIT *et al.* (2006) sobre Salicornioideae y el ya mencionado de KAPRALOV *et al.* (2006) apoyaron, con un soporte estadístico robusto, las monofilias de las subfamilias Salsoloideae, Salicornioideae y Suaedoideae; así como la inclusión del género *Bienertia* dentro de esta última.

La división intragenérica del género *Suaeda* ha sido una cuestión muy discutida hasta hace poco tiempo. A lo largo de la historia se han reconocido desde cuatro secciones según VOLKENS (1894) (basadas en la morfología del cáliz y el ovario, así como en la posición de la semilla), hasta ocho según ILJIN (1936b) (tomando como carácter fundamental la forma del pistilo). Más recientemente, a partir del trabajo de SCHENK & FERREN (2001), el género *Suaeda* quedaba delimitado internamente por nueve secciones: *Brezia* (Moq.) Volk., *Schoberia* (C.A. Mey.) Volk., *Physophora* Iljin, *Suaeda*, *Salsina* Moq., *Limbogermen* Iljin, *Macrosuaeda* Tzvelev, *Inmersa* Townsend y *Schanginia* (C.A. Mey.) Volk. Posteriormente SCHÜTZE *et al.* (2003) concluyen que la morfología del pistilo y el tipo anatómico de las hojas son los mejores caracteres para la definición de grupos dentro del género, proponiendo el reconocimiento de dos subgéneros: subgénero *Brezia* (Moq.) Freitag & Schütze (incluyendo únicamente a la sección *Brezia*) y subgénero *Suaeda*. El número de secciones queda reducido a siete, por la inclusión de las secciones *Limbogermen*, *Macrosuaeda* e *Inmersa* dentro de la sección *Salsina*, y por la creación de la sección *Borszczowia*, en la cual quedaba incluida una única especie, *S. aralocaspica* (Bunge) Freitag & Schütze (= *Borszczowia aralocaspica* Bunge). Posteriormente KAPRALOV *et al.* (2006) confirmaron las subdivisiones obtenidas por SCHÜTZE *et al.* (2003), con la diferencia de la creación de una nueva sección monotípica *Alexandra* (Bunge) Kapralov, Akhani & E.H. Roalson, constituida por la especie *Alexandra lehmanni* Bunge, la cual no resultó incluida en el trabajo de SCHÜTZE *et al.* (2003).

En lo que se refiere a las especies tratadas en el presente trabajo y siguiendo el esquema de SCHÜTZE *et al.* (2003), éstas quedarían encuadradas en las secciones *Physophora* (*S. ifniensis*), *Salsina* (*S. fruticosa* y *S. mollis*) y *Suaeda* (*S. vera*).

### **Distribución geográfica:**

Género de unas 100 especies halófilas, distribuidas alrededor de todo el mundo, mayoritariamente en áreas extra-tropicales; en el viejo Mundo centradas alrededor del Mediterráneo y en los semi-desiertos del C y SW de Asia (FREITAG, 2001).

## CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA

### Ciclo vital

Nuestro trabajo ha estado centrado exclusivamente en aquellos taxa presentes en Canarias que pueden clasificarse de caméfitos o nanofanerófitos. También en este género se ha detectado la presencia de propagación asexual en los individuos gracias a su capacidad para acodarse, como puede observarse en esta fotografía de *S. vera* (Figura 50A).

### Cotiledones

Se ha realizado un estudio biométrico para caracterizar los cotiledones de todas las especies, detectándose diferencias entre los cotiledones del grupo de especies *S. mollis*-*S. fruticosa*, las cuales poseen cotiledones lanceolados, cortos, de 0,5-1 x 0,10-0,15 cm; mientras las dos especies restantes (*S. vera* y *S. ifniensis*) tienen cotiledones lineares, cilíndricos y de ápice agudo, con tamaños que oscilan entre 1,5-2 x 0,10-0,15 cm (Fig. 50B-50D).



Fig. 50. Detalle de un acodo en *S. vera* (50A). Aspecto general de los cotiledones de *S. vera* (50B), *S. ifniensis* (50C) y *S. mollis* (50D).

### Hábito/ramificación

Con respecto al hábito, todas las especies se comportan como arbustos o subarbustos de ramificación intrincada más o menos densa. En este sentido, se han encontrado diferencias en el porte entre *S. ifniensis*, especie con ramas primarias y secundarias arqueadas (carácter que se mantiene en condiciones de cultivo, Fig. 51A), *S. vera* (Fig. 51B) y *S. fruticosa*, ambas

con porte en general más erecto, y *S. mollis* con hábito más prostrado incluso en condiciones de gran aporte de agua. Cabe destacar también la variación observada en el hábito de *S. vera* dependiendo de su ecología, fluctuando entre las plantas bastante erectas y con ramas muy largas propias de ambientes muy antropizados y nitrificados, hasta portes más ramificados y rastreros en matorrales costeros.

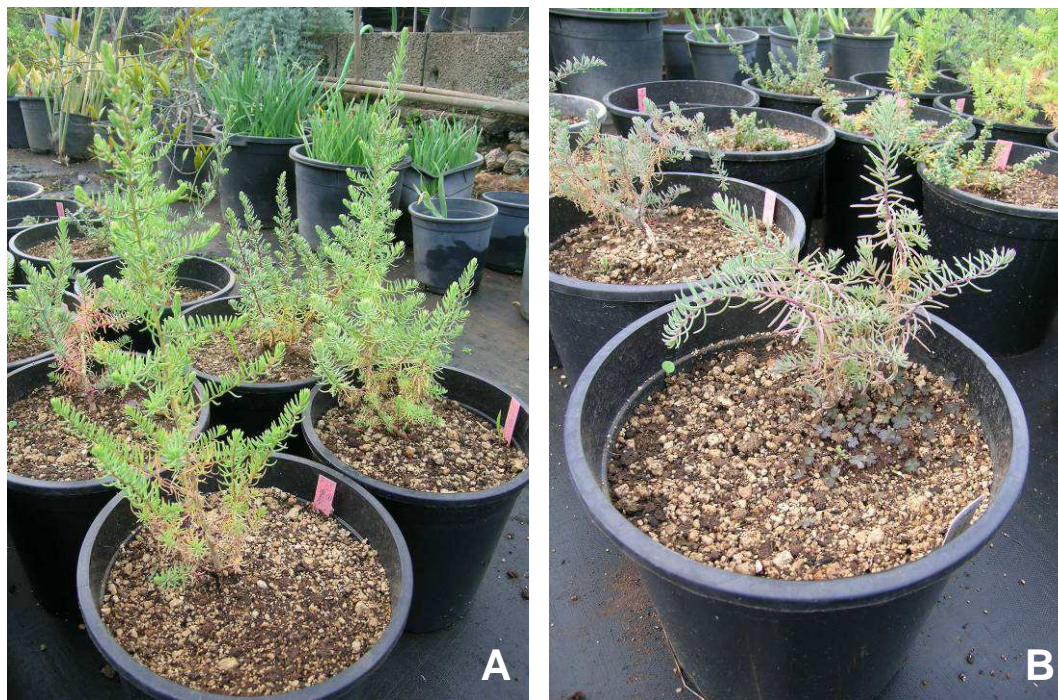


Fig. 51. Diferentes hábitos observados en el género *Suaeda*. A. *S. vera*. B. *S. ifniensis*.

Las ramas del primer año presentaron una coloración desde verde a rojizo-púrpura, mostrando una naturaleza glabra o pelosa de mayor o menor densidad. A medida que envejecen mostraron una corteza de color más o menos pardusco, siendo más grisáceas a partir de las ramas del tercer año, y careciendo de toda pubescencia. Se detectaron diferencias en el grosor de las ramas entre las especies estudiadas, siendo *S. fruticosa* la que presentó los valores más altos. Con respecto a la distribución del color y a la variación de su intensidad en las ramas de renuevo, se pueden hacer las mismas consideraciones ya expresadas en el mismo apartado para el género *Salsola*.

### Indumento

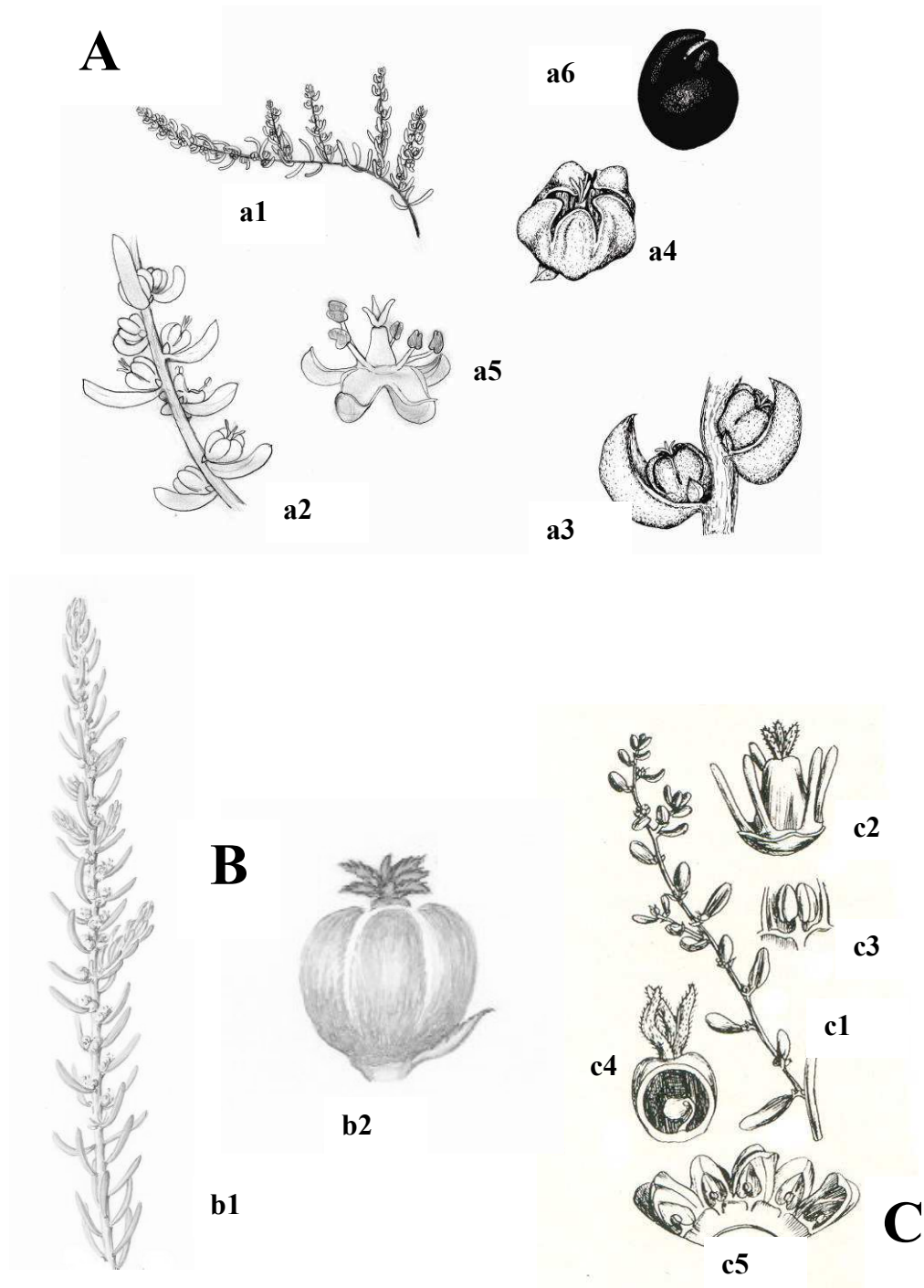
Se detectó presencia de indumento en todas las especies objeto de estudio excepto en *S. vera* (Fig. 52A). Todas ellas mostraron pelos uniseriados de tipo 3 según lo expresado por CAROLIN *et al.* (1983), con superficie de apariencia granulosa (Fig. 52C); de naturaleza caduca y distribuido por las ramas de crecimiento anual, brácteas y hojas apicales (Fig. 52B).



**Fig. 52.** Aspecto general del ápice de las ramas de *S. vera* (52A) y *S. ifniensis* (52B). Detalle de un pelo de *S. ifniensis* (52C).

## Hojas

Éstas presentan una disposición alterna, glabras, con o sin pecíolo. Muestran formas variables, desde cilíndrico-lineares a semicilíndrico-globosas, en *S. fruticosa* y *S. mollis* generalmente aplanadas por la cara adaxial; con ápices mucronados o no. Las hojas de *S. ifniensis* presentaron un borde hialino más marcado que el resto de las especies, bien visible sobre todo en pliegos de herbario. El tamaño, la forma y succulencia de las hojas fluctúa enormemente dependiendo de la disposición de las mismas en la planta. En ocasiones se desarrollan fascículos de hojas a lo largo de las ramas principales.



**Fig. 53.** *Suaeda*. **A.** *S. ifniensis*. **a1** hábito. **a2** rama florífera. **a3** detalle de brácteas, bractéolas y flores. **a4** flor. **a5** Ovario y estigmas. **a6** semilla. **B.** *S. vera*. **b1** rama con flores. **b2** flor. **C.** *S. mollis*. **c1** hábito. **c2** flor. **c3** antera. **c4** ovario y estigma mostrando el único rudimento seminal. **c5** androceo. Figuras de *S. ifniensis* por J.A. Reyes Betancort y figuras de *S. mollis* y *S. vera* tomadas de MAIRE (1962) y KUNKEL & KUNKEL (1978), con modificaciones.

El color de las hojas osciló entre verde oscuro a verde azulado (glauco), con tonalidades rojizas variables al igual a lo expresado anteriormente para las ramas de renuevo. El color glauco se detectó muy raramente en hojas de *Suaeda vera*, siendo común en las tres especies restantes.



## Anatomía foliar

El género *Suaeda* concita un especial interés en el campo de investigación de la anatomía vegetal, ya que dentro de él se encuentran encuadradas especies con varias rutas fotosintéticas diferentes, asociadas a diversas adaptaciones anatómicas foliares. Al igual que en *Salsola*, los estudios anatómicos dentro del género poseen un largo recorrido (para una revisión consultar FISHER *et al.*, 1997). CAROLIN *et al.* (1975) describe, sobre la base de un número relativamente amplio de especies, la existencia de dos tipos anatómicos dentro de *Suaeda*. Uno de ellos es denominado “Austrobassioide”, y consiste en una disposición típica sin estructura Kranz, definida por el incremento de tamaño del tejido acuoso que provoca la separación, por más de una capa de células, por lo menos del haz vascular central del mesófilo clorenquimatoso. La red de haces vasculares se distribuyen en un plano y la hoja puede ser isolateral o carecer del mesófilo en empalizada por la cara abaxial. El otro tipo denominado “Kranz Suaedoide” se caracteriza por presentar células Kranz formando una capa completa entre el tejido acuoso y el mesófilo, con el sistema vascular formando una red en un plano lateral longitudinal, sin presentar en general haces vasculares en la periferia, a diferencia del tipo “Salsoloide” hallado en especies de *Salsola*. Posteriormente, las aportaciones de FREITAG & STICHLER (2000, 2002) y SCHÜTZE *et al.* (2003) han perfeccionado el conocimiento sobre la anatomía foliar del grupo, describiéndose varios tipos anatómicos novedosos: dos para plantas con metabolismo C<sub>3</sub>: tipo “Brezia” y tipo “Schanginia”; y 3 en plantas con metabolismo C<sub>4</sub>: tipo “Schoberia” o “Conospermoide”, “Borszczowioide” y “Bienertioide”.

Tal y como se comentó para el género *Salsola*, los estudios sobre anatomía han ayudado a esclarecer las relaciones filogenéticas de las especies de este género, así como a formular y contrastar hipótesis sobre el origen y diversificación del metabolismo C<sub>4</sub> en este grupo (AKHANI *et al.*, 1997; JACOBS, 2001; SCHÜTZE *et al.*, 2003; KAPRALOV *et al.*, 2006). En este sentido, el subgénero *Brezia* definido por SCHÜTZE *et al.* (2003) queda claramente diferenciado por el tipo anatómico “Brezia” exclusivo del mismo. Por otro lado, la aparición de la ruta C<sub>4</sub> en este grupo es sugerida como un suceso acaecido independientemente en tres linajes: *Suaeda* sección *Borszczowia*, *Suaeda* sección *Salsina* y *Suaeda* sección *Schoberia*, cada uno de ellas con un tipo específico de anatomía foliar (SCHÜTZE *et al.*, 2003).

A las excepciones a la dicotomía C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> ya comentadas para el género *Salsola* hay que añadir la posibilidad, descubierta en *S. aralocaspica* y en las especies del género *Bienertia* (*B. cycloptera* Bunge ex. Boiss. y *B. sinuspersici* Akhani), de llevar a cabo una fotosíntesis C<sub>4</sub> sin necesidad de poseer un estructura Kranz en sus hojas (VOZHENESKAYA *et al.*, 2002, 2003; AKHANI *et al.*; 2005; BOYD *et al.*, 2007). Por último, comentar que en dos trabajos de reciente aparición (SMITH *et al.*, 2009; KOTEVA *et al.*, 2011), se han descrito en profundidad diferentes aspectos estructurales y bioquímicos asociados a dos tipos anatómicos con estructura Kranz dentro de *Suaeda* (tipo “Salsina” y “Schoberia”), en comparación con otras especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> del género. En estos artículos se concluye que todas las especies con ruta metabólica C<sub>4</sub>, con o sin anatomía

Kranz, presentan características metabólicas similares, mientras que ambas se diferencian claramente de las especies  $C_3$ .

Las especies tratadas en este estudio, y según los trabajos de CAROLIN *et al.* (1975) y SCHÜTZE *et al.* (2003), quedarían encuadradas en los siguientes tipos anatómicos foliares:

- 1) tipo "Vera" o "Austrobassioide",  $C_3$ , tanto *S. vera* como *S. ifniensis*.
- 2) tipo "Salsina" o "Kranz Suaedoide",  $C_4$ , tanto *S. fruticosa* como *S. mollis*.

### Inflorescencias

Las especies estudiadas poseen en conjunto una inflorescencia compuesta de tipo espiciforme; en la cuales las flores se reúnen de (1) 3 a 7 en glomérulos cimosos situados en las axilas de las brácteas. El tamaño de las piezas en las flores centrales es generalmente mucho mayor que en las flores laterales. Hay que reseñar que si bien en las diferentes especies las flores suelen situarse, o bien en ramas de renuevo anual, o bien en ramas de crecimiento del año anterior, en *S. fruticosa* hemos observado que también se distribuyen a lo largo de ramas más longevas.

### Brácteas

Poseen la misma morfología que la descrita para las hojas (Fig. 54), decreciendo en tamaño a medida que nos desplazamos hacia el ápice, siendo este carácter más acusado en *S. mollis* que en el resto de las especies estudiadas (Fig. 54B). En ocasiones suelen presentar una morfología recurvada hacia arriba de manera característica en la especie *S. ifniensis* (Fig. 54A). Estas piezas mostraron una pubescencia variable, mucho más densa en las brácteas más jóvenes, detectándose en todas las especies (a excepción de *S. vera*) plantas con brácteas glabras en la base de una inflorescencia y brácteas con pelos en partes más apicales de la misma.



Fig. 54. Detalle de las brácteas de *S. ifniensis* (54A) y *S. mollis* (54B).

### Bractéolas

Son piezas muy pequeñas, de carácter escarioso, generalmente en número de dos por cada flor, aunque es frecuente encontrar, en cimas con más de 3 flores, que la flor central carezca de ellas. Presentan habitualmente formas ovado-triangulares a lanceolado-oblongas, variables incluso dentro de una misma planta (Fig. 55A). Los ápices oscilan desde erosos (lo más común) hasta casi enteros, presentando un nervio central en ocasiones bastante marcado. A veces poseen prolongaciones en los márgenes a modo de cilios, más frecuentes en la parte basal.

### Flores

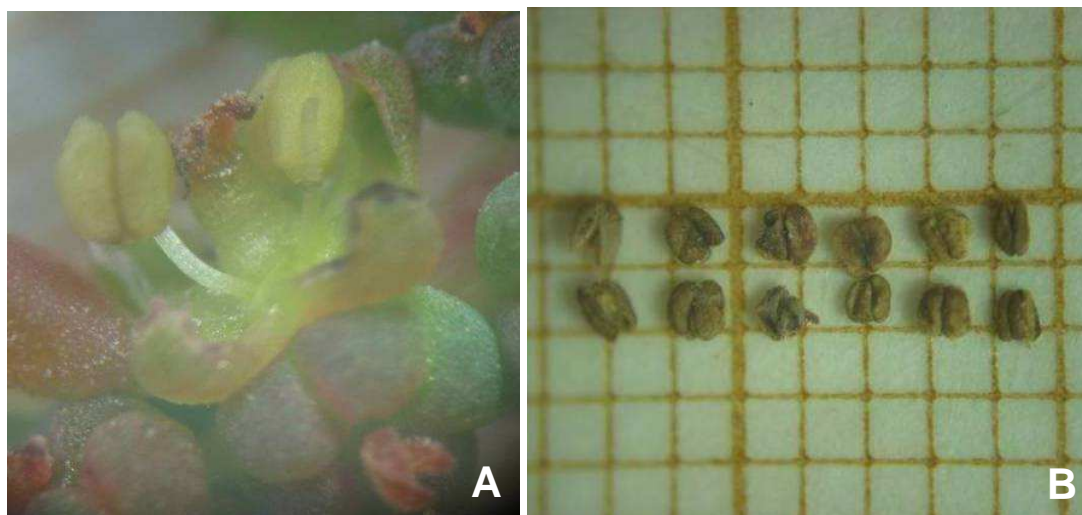
Presentan flores con un solo verticilo, formado por cinco piezas sepaloides unidas en la base, suculentas y glabras. La parte libre de los tépalos muestra una forma ovalada, con margen hialino hasta el ápice, generalmente recurvados, englobando al androceo antes de la antesis, de grosor variable y borde eroso (Fig. 55B). En las especies estudiadas, el perigonio se hace acrescente, sin presentar estructuras (alas, cuernos, etc.) tan características en otras especies del género.



**Fig. 55.** Variabilidad morfológica detectada en las bractéolas en el género *Suaeda* (55A). Detalle de una flor de *S. fruticosa* (55B).

### Androceo

Se encuentra constituido por un verticilo de 5 estambres exertos, con filamentos acintados glabros, de color blanco, insertados en la base de los tépalos (Fig. 56A). Anteras de morfología elíptico-esferoidal (Fig. 56B), con inserción dorsifija y dehiscencia longitudinal.



**Fig. 56.** Detalle de una flor de *S. fruticosa* (56A), en donde se observa la inserción de los estambres. Variabilidad morfológica detectada en las anteras dentro del género *Suaeda* (56B).

## Polen

Aunque en un contexto general el polen en el género *Suaeda* ha sido tan poco estudiado como en *Salsola* (ver FERRERAS & PEDROL, 1987), recientemente han aparecido una serie de publicaciones que han contribuido a un mejor conocimiento de su estructura polínica, ayudando a la interpretación del valor de polen en la discriminación de grupos dentro del mismo. Una descripción palinológica del género fue dada por FERRERAS & PEDROL (1987), en su trabajo sobre los *taxa* de *Suaeda* presentes en la península Ibérica e islas Baleares. En ella los granos de polen eran definidos como isopolares, radiosimétricos, esferoidales y de contorno circular; pantoporados, con aperturas simples tipo poro, variables con respecto a su número; exina uniforme, tectada, con ornamentación escábrido-rugulada y gránulos repartidos de modo irregular sobre la superficie, incluso en las aperturas; base de la ectexina y tectum continuos, infratectum columelado. Así mismo, estos autores señalaban el carácter estenopolínico del género, indicando las escasas diferencias encontradas entre los *taxa* examinados para los diferentes caracteres polínicos estudiados.

Otras aportaciones han venido de la mano de PINAR *et al.* (1997), en donde se describe el polen de 10 especies de *Suaeda* en Turquía, y AKHANI *et al.* (2003), los cuales investigaron el polen de seis especies de *Suaeda*. Por último, DEGHANI & AKHANI (2009) estudiaron las dos especies del género *Bienertia* y 28 especies de *Suaeda* originarias del Viejo Mundo, constatando que las diferentes variables analizadas mostraban en general un valor limitado en el reconocimiento de las especies. En este trabajo se estudió material procedente de Canarias de *S. vera* y *S. pruinosa*. En base a nuestro conocimiento del género en Canarias, ponemos en duda la presencia de esta última en el archipiélago, debiendo ser a nuestro parecer una confusión con *S. mollis*. Además es interesante destacar la separación detectada entre el polen de *S. palaestina* Eig. & Zohary y *S. ifniensis* (ambas incluidas en la sección *Physophora* por

SCHÜTZE *et al.*, 2003) respecto a la especie tipo de la sección (*S. physophora* Pall.), en base al menor tamaño del grano y menor número de poros de ésta última.

### Gineceo

El gineceo se halla formado por un ovario de forma ovoide-cilíndrica, sin estilo, con un ápice deprimido del cual surgen las ramas estigmáticas. En nuestro material, los estigmas se presentaron como una estructura peltada (por la fusión de la base de los mismos) de 3-5 ramas planas, cortas y sin papilas, presente sólo en *S. vera* (Fig. 57C, 57D); o bien como 2-5 ramas filiformes o subuladas y papilosas para el resto de las especies (Fig. 57A, 57B). El número y tamaño de los estigmas varía dentro de cada especie estudiada.



Fig. 57. Variabilidad morfológica observada en los estigmas dentro del género *Suaeda*. A. y B. *S. fruticosa*. C y D. *S. vera*.

### Fruto

Sin interés taxonómico, es un utrículo constituido por una envuelta papirácea en la desecación que engloba a la semilla, de la cual adopta su forma y tamaño en todas las especies estudiadas.

## Semillas

Presentan semillas en forma de gota, lenticulares o circulares; con una testa de superficie crustácea, lisa y brillante. Se observaron diferencias de tamaño entre las semillas pertenecientes a las especies *S. fruticosa*-*S.mollis*, de tamaño más pequeño (1,0-1,1 mm de diámetro) respecto al grupo que forman *S.vera*-*S.ifniensis*, con dimensiones de 1,2-1,4 mm. También se detectó diferencias en el tamaño de las semillas, si éstas procedían de una flor central o lateral del glomérulo (Fig. 58A). La posición de la semilla no resultó un carácter constante para todas las especies, variando especialmente en *S. fruticosa* y *S. mollis* entre una posición horizontal y una menos frecuente posición vertical. Las semillas contienen un embrión en espiral y muy poco tejido de reserva (Fig. 58B).

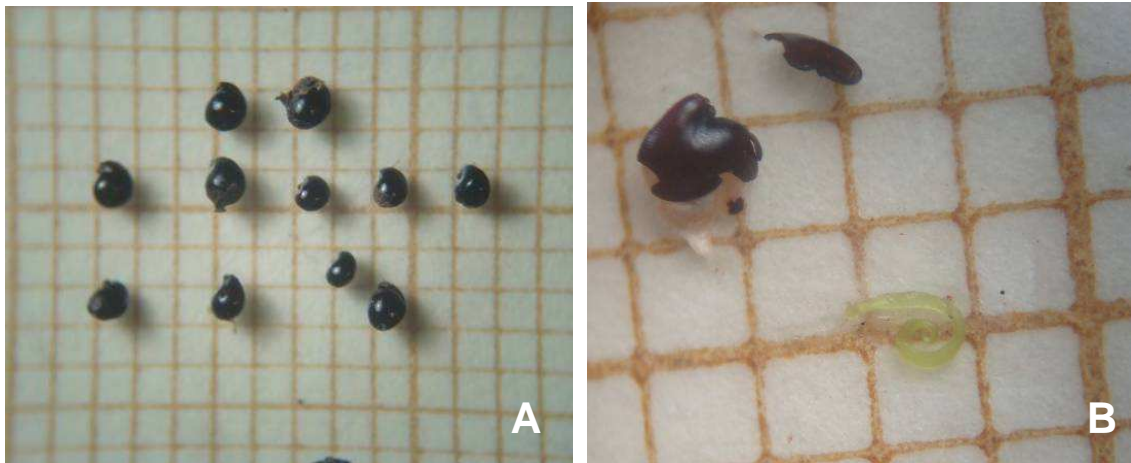


Fig. 58. Variabilidad observada en las semillas dentro del género *Suaeda* (58A). Detalle de un embrión (58B).

## CARACTERES GENÉTICOS

### Números cromosómicos

Los resultados obtenidos en los conteos cromosómicos llevados a cabo son expuestos en la Tabla 31. En esta tabla las especies aparecen por orden alfabético, junto con su número diploide y pliego de herbario de referencia. También se presenta una figura con las fotos de las placas metafásicas a partir de las cuales se llevaron a cabo los conteos en las diferentes especies (Fig. 59). Según la revisión bibliográfica realizada al respecto, éste es el primer recuento que se conoce para *Suaeda ifniensis*, siendo la primera ocasión en que se estudia material canario de *Suaeda* desde el punto de vista cariológico. Todas las especies estudiadas, a excepción de *S. mollis*, mostraron un carácter poliploide, teniendo en cuenta el número cromosómico básico ( $n=9$ ) dado para la familia (KÜHN *et al.*, 1992).

Tabla 31. Recuentos cromosómicos realizados en el género *Suaeda*.

Especie	2n	Fig.	Pliego de referencia
<i>Suaeda fruticosa</i>	72?	59B	Tenerife: Arona, Playa del Bunker, 09.04.2009, ORT 38873.
<i>Suaeda ifniensis</i>	36	59C	Lanzarote: Tegise, Los Ancones, 17.07.2007, ORT 39365. Fuerteventura: Gran Valle, Jandía, 16.6.2008, ORT s.n. Tenerife: Porís de Abona, 24.1.2007, ORT 39365.
<i>Suaeda mollis</i>	18	59D 59A	Lanzarote: Yaiza, Llanos del Rubicón, 20.07.2007, ORT 39321. Tegise, Los Ancones, 17.07.2007, ORT 39297. Fuerteventura: Caleta de Fuste, 17.06.2008, ORT 43029.
<i>Suaeda vera</i>	36	59A 59B	Tenerife: Buenavista, 07.08.2007, ORT 40549. Fuerteventura: Catalina García, 23.2.2007, ORT 39317. Lanzarote: Punta Mujeres, 18.07.2007, ORT 43044.

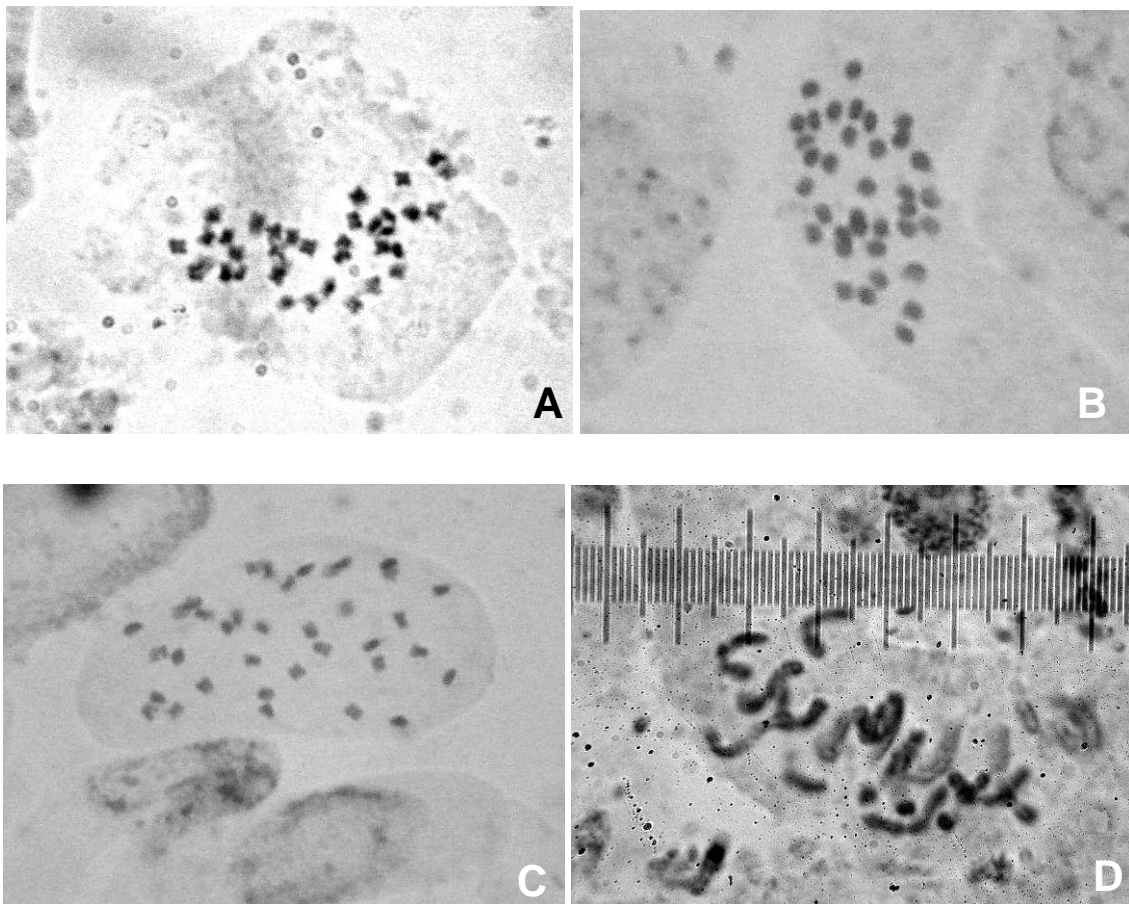
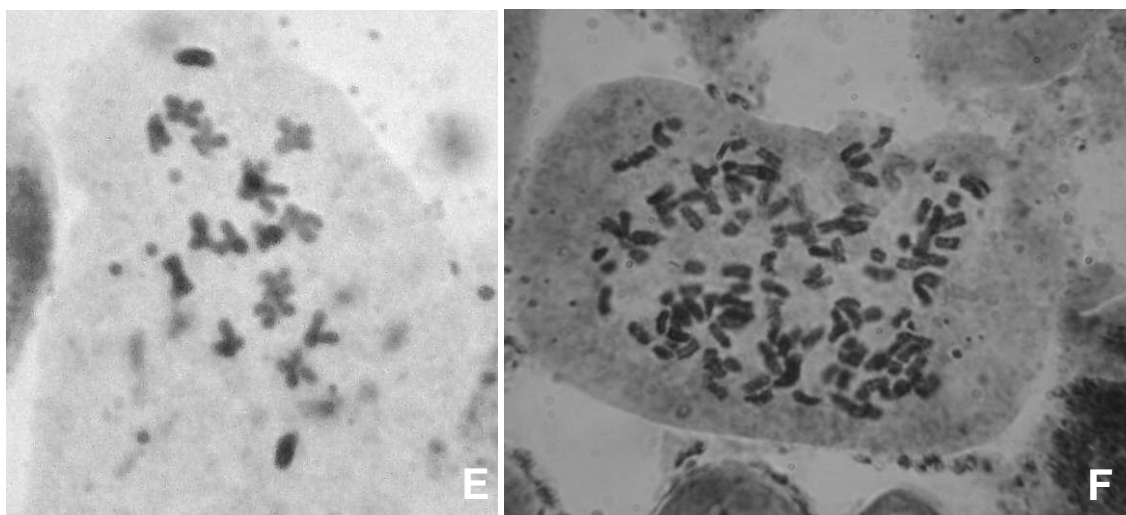


Fig. 59. Placas metafásicas o profásicas tardías obtenidas en el análisis cromosómico para el género *Suaeda*. A y B. *S. vera*. C. *S. ifniensis*. D. *S. mollis*.



**Fig. 59.** Placas metafásicas obtenidas en el análisis cromosómico para el género *Suaeda* (continuación). **E.** *S. mollis*. **F.** *S. fruticosa*.

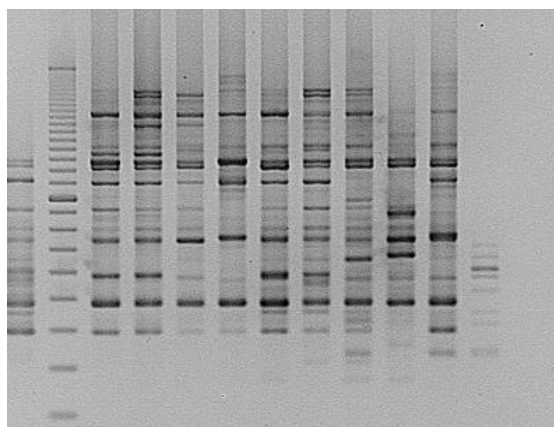
### Marcadores *ISSR*

Los marcadores *ISSR* han sido altamente resolutivos en la detección de variabilidad dentro del género *Suaeda*. En el conjunto de especies analizadas se han utilizado un total de 12 cebadores, con un número medio de bandas por cebador comprendido entre 16 y 27 bandas observadas. Los cebadores más polimórficos fueron el 810, 825, 847 y 857, con un 100 % de *loci* polimórficos (Tabla 32). En la Fig. 60 se ofrece un ejemplo del polimorfismo observado con el cebador 834.

**Tabla 32.** Cebadores utilizados en la amplificación para la obtención de marcadores *ISSR* en el género *Suaeda*. **Nc:** intervalo de bandas observadas por cebador. **P:** porcentaje medio de *loci* polimórficos por cebador.

Cebador	Secuencia	Nc	P
810	5'-GAGAGAGAGAGAGAGAT-3'	15-28	100
814	5'-CTCTCTCTCTCTCTA-3'	14-20	97,5
818	5'-CACACACACACACAG-3'	13-25	97,3
825	5'-ACACACACACACACT-3'	16	100
834	5'-AGAGAGAGAGAGAGYT-3'	19-30	96,5
844	5'-CTCTCTCTCTCTCTARC-3'	15-30	98,25
847	5'-CACACACACACACARC-3'	27	100
857	5'-ACACACACACACACYG-3'	22-31	100
864	5'-ATGATGATGATGATGATG-3'	10-23	93
868	5'-GAAGAAGAAGAAGAA-3'	16	81
880	5'-GGAGAGGAGAGGAGA-3'	18-25	98,6
890	5'-VHVGTTGTGTGTGTGT-3'	21-28	95





**Fig. 60.** Marcadores *ISSR* obtenidos con el cebador 834 para la especie *S. ifniensis*.

Los valores del índice de *Shannon* y del porcentaje de *loci* polimórficos calculados para las diferentes especies investigadas en el género *Suaeda* son mostrados en la Tabla 33. La especie con menor diversidad atendiendo al índice de *Shannon* resultó ser *S. ifniensis*, mientras que la especie con un menor porcentaje de *loci* polimórficos fue *S. fruticosa*. Cabe destacar los altos valores de diversidad hallados en *S. fruticosa* a pesar del bajo número de individuos muestreados en comparación con el resto de especies.

**Tabla 33.** Índice de *Shannon* (I) y porcentaje de *loci* polimórficos (P) por especie del género *Suaeda*. N: es el número de individuos analizados por *taxon*; I: Índice de *Shannon*; P: Porcentaje de *loci* polimórficos.

<b>TAXON</b>	<b>N</b>	<b>I</b>	<b>P</b>
<i>S. fruticosa</i>	26	0,494	94,07
<i>S. ifniensis</i>	95	0,407	95,29
<i>S. mollis</i>	96	0,498	99,30
<i>S. vera</i>	80	0,485	96,23

Un resumen de los datos de variabilidad genética obtenidos con cada cebador y en cada población analizada para las diferentes especies estudiadas (*S. fruticosa*, *S. ifniensis*, *S. mollis* y *S. vera*) es presentado de manera individual en el apartado dedicado a cada una de ellas, así como los resultados de los análisis de agrupamiento y ordenación llevados a cabo. Tal y como se comentó para el género *Salsola*, los agrupamientos de individuos a partir del índice de *Dice* mostraron una similar conformación con respecto a los realizados a partir del índice de *Jaccard*, detectándose también para ellos valores de coeficientes cofenéticos no muy elevados.

## CARACTERES BIOLÓGICOS

### Fenología y biología reproductiva

Al igual que en *Salsola*, las especies estudiadas dentro del género *Suaeda* presentaron un comportamiento dicogámico favorecedor de un mecanismo reproductor claramente alógamo,

aunque en este género se ha detectado la maduración en primer lugar del gineceo (protoginia). Como en otros componentes de la familia Chenopodiaceae, se considera al viento como el principal responsable del transporte de polen, teoría apoyada por las flores inconspicuas, sin piezas atrayentes y sin nectarios propias del grupo (KÜHN *et al.*, 1993). Sin embargo, tal y como señalan BLACKWELL & POWELL (1981) y DEGHANI & AKHANI (2009) no es descartable que otros tipos de polinización, como la debida a animales (zoogamia), tengan un papel importante dentro de este género. En este sentido, no ha sido extraño por nuestra parte la observación de diversas clases de insectos (Chinches - *Brachynema cinctum* (Fabricius 1775) -, libélulas, caballitos del diablo o trips) en las ramas floridas de las diferentes especies de *Suaeda*, sin poder hacer ninguna valoración sobre la importancia de este hecho.

Aunque todas las especies florecen en la primavera, se han encontrado individuos en flor en otros períodos del año, siendo destacado el caso de *S. fruticosa*, en el cual se ha detectado una elevada floración y fructificación a lo largo de todo el año. Con respecto a la sexualidad de las flores existe un comportamiento ginomonoico de las especies tratadas: las flores centrales de las cimas son generalmente hermafroditas; mientras las flores laterales se comportan como femeninas (muy rara vez masculinas).

#### **Dispersión de los frutos y semillas.**

Existen muy pocas aportaciones acerca de esta característica biológica para las especies de *Suaeda*. En este sentido conocemos los datos recogidos en el trabajo ya citado de HENSEN (1999), en donde se cataloga a *S. pruinosa* Lange (especie muy afín a las plantas estudiadas por nosotros dentro de la sección *Salsina*) de planta con dispersión meteoranemócora, de corta distancia, con un esfuerzo en la reproducción sexual alto, así como con una reproducción clonal frecuente. Además, ESPINAR (2009) señala la posible dispersión por aves para diferentes especies del género *Suaeda*. Sería muy interesante abordar trabajos de este tipo con las especies canarias, a fin de caracterizar mejor el fenómeno de dispersión de las mismas.

#### **Comportamiento germinativo de las especies**

Los resultados de las variables analizadas en el proceso germinativo de las especies estudiadas se presentan de modo detallado en el apartado dedicado a cada una de ellas. A nivel general, se ha detectado en todas las especies una baja tolerancia a la salinidad durante el periodo germinativo, con descensos bruscos de la misma a partir de concentraciones de 200 mM NaCl, además de porcentajes de germinación bajos en condiciones no salinas. Así mismo, cabe destacar que el porcentaje de recuperación sólo resultó afectado por el factor salinidad en *S. mollis* y *S. vera*, encontrándose para todas las especies valores superiores a los porcentajes de germinación observados en los tratamientos control.

## Autoecología

Todos los *taxa* de *Suaeda* estudiados, a excepción de *Suaeda vera*, han quedado caracterizados bioclimáticamente como especies ligadas al piso bioclimático Inframediterráneo desértico árido e hiperárido. En lo referente al papel desarrollado por cada especie en las diferentes unidades de vegetación donde se desarrollan, cabe comentar para el caso de *Suaeda mollis* cabe comentar su asociación a comunidades de degradación de tabaibales áridos e hiperáridos de las islas centro-orientales del archipiélago (Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria), ubicándose sintaxonómicamente como elemento de las comunidades de la clase *Pegano-Salsoletea* (*Chenoleoidetalia tomentosae*, *Chenoleoidion tomentosae*). Sin embargo, tanto para *Suaeda fruticosa* como para *Suaeda vera*, su ubicación sintaxonómica es algo más difícil de entrever. Ambas son especies que participan en matorrales de carácter halonitrófilo, evidenciando por tanto sus afinidades con las comunidades de la clase *Pegano-Salsoletea*. Sin embargo, su apetencia por una cierta hidromorfía en los suelos las hace partícipe de otro tipo de comunidades con este tipo de exigencia, concretamente las pertenecientes a la clase *Sarcocornietea* (ALONSO *et al.*, 2002), la cual posee una distribución Atlántica, Mediterránea y Macaronésica y agrupa a las formaciones de quenopodiáceas leñosas perennes de suelos salinos litorales o interiores (RIVAS-MARTÍNEZ *et al.*, 2002; ESPINAR, 2009). Estas dos interpretaciones han provocado por parte de algunos autores el reconocimiento de *S. vera* como una especie característica de ambas clases (MOTA-POVEDA *et al.*, 2009; ESPINAR, 2009).

Por último, cabe mencionar que la cuarta especie, *Suaeda ifniensis* es un elemento Canario-Marroquí y Saharo-oceánico, el cual se comporta como una especie bioindicadora de la aerofilia de parte del territorio, participando en numerosas comunidades de diferente tipología pero denotando siempre con su presencia la influencia del viento marino.

Tal y como hemos comentado para *Salsola*, un detallado análisis de la autoecología de cada una de las especies de *Suaeda* será expuesto en el apartado correspondiente dentro del catálogo comentado.

## Anomalías observadas

No ha sido rara la observación de agallas en las hojas y piezas del perigonio de *S. fruticosa*, siendo más raro encontrarlas en otras especies. En ocasiones las ramas terminales de las plantas aparecieron afectadas por necrosis, siendo este hecho especialmente frecuente en la especie *S. mollis* y raro en *S. ifniensis*. También se han detectado infecciones por hongos en hojas de *S. vera*, así como fenómenos de fasciación en tallos (Fig. 61).



Fig. 61. Diferentes aspectos teratológicos observados en *S. vera*.

### Etnobotánica

En este género, al igual que en *Salsola*, muchas de sus especies poseen un papel importante en la producción de alergias, aunque en su conjunto parece haber sido menos estudiado y tenido en cuenta (FERNÁNDEZ-ILLESCAS *et al.*, 2011). Con respecto a otros posibles usos de estas plantas destacamos lo comentado por WEBER *et al.* (2007) al respecto del potencial uso de las semillas de *S. fruticosa* como posible fuente de aceites útiles para el hombre.

También se conoce el uso de sus semillas en la obtención de tintes rojos y negros por parte de los nativos americanos (FERREN & SCHENK, 2003), así como para la obtención de compuestos con propiedades antibióticas (AL-ANI *et al.*, 2012). Por último, destacar que para Canarias sólo conocemos la referencia de KUNKEL (1977), en donde se destaca su uso más bien escaso en la alimentación del ganado en Fuerteventura, sobre todo para los dromedarios. El alto contenido en proteínas de *Suaeda fruticosa* la hace a priori interesante como posible especie de interés forrajero (Pilar Méndez, *comm. pers.*).

### 3.2.1. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN

1. Hojas cortamente pecioladas ..... 2
  - Hojas sésiles ..... 3
2. Arbustos vigorosos, de ramas robustas. Hojas lineares. Glomérulos dispuestos a lo largo de todas las ramas. Brácteas apicales mayores de 2 mm. .... *Suaeda fruticosa*
  - Subarbusto de ramas quebradizas. Hojas generalmente de elipsoides a globulares. Glomérulos dispuestos sólo en los ápices de las ramas de renuevo. Brácteas apicales menores de 2 mm .....  
..... *Suaeda mollis*
3. Ramas arqueadas. Hojas con ápices cortamente mucronados. Ápices de las ramas pelosos. Estigmas subulados, libres ..... *Suaeda ifniensis*
  - Ramas rectas. Hojas sin ápices mucronados. Ápices de las ramas glabros. Estigmas planos, irregularmente divididos, fusionados en la base creando una estructura peltada ..... *Suaeda vera*

### 3.2.2. CATÁLOGO DE ESPECIES ARBUSTIVAS DE *SUAEDA* EN LAS ISLAS CANARIAS

1. ***S. fruticosa*** Forssk. ex J. F. Gmel., *Onomat. Bot. Compl.* 8: 798 (1776)

[≡ *S. fruticosa* Forssk., *Fl. Aegypt.-Arab.*: 70 (1775), *nom. inval.*

≡ *S. fruticosa* Forssk. ex J. F. Gmel., *Syst. Nat.* ed. 13 (2): 503 (1791)].

**nom. vern.:** no se conoce.

**Descripción:** arbusto por lo general de 1-2 m de altura. Ápices de las ramas pelosos, con pelos de tipo uniseriado. Cotiledones de 0,5-1 x 0,10-0,15 cm. Ramas principales con cicatrices protuberantes al perder las hojas, con diámetro de 2-3,5 (5) mm; ramas de segundo año de 1-2 mm de ancho. Ramas de renuevo de verde pálido a generalmente púrpuras, de 1 mm de diámetro, densamente foliosas. Hojas alternas, cortamente pecioladas, oblongo-lineares, semi-cilíndricas con cara adaxial plana, raramente con hojas cilíndricas, ápice obtuso; de 6-18 x 1,5-3 mm, color desde verde glauco a verde oscuro. Inflorescencia espiciforme, usualmente ramificada, con flores distribuidas desde las ramas de renuevo hasta las ramas principales. Brácteas con la misma morfología que las hojas, de 6-8 x 2 mm, decreciendo hacia el ápice pero nunca con tamaño inferior a 2 mm. Bractéolas escariosas, de ovadas a triangulares, de 0,5-1,2 mm de largo, con margen entero o eroso-dentado. Flores sésiles, en grupos cimosos axilares con 3 a 5 flores; la flor central bisexual y protogínica, de 1,5-3,2 x 1,8-3,5 mm, las flores laterales pistiladas, de 1-1,8 x 1,2-1,7 mm, con rudimentos estaminales. Tépalos 5, fusionados en la mitad de su longitud, verdes, lóbulos libres de 1-1,4 mm, incurvados con margen membranoso eroso y ápice cuculado, persistentes y acrescentes. Estambres 5, filamentos blancos, acintados, de 1,5-2 mm longitud, estrechándose hacia el ápice, anteras elíptico-esferoidales de 0,8-1,4 x 0,9-1,2 mm, sobrepasando los tépalos. Ovario súpero, obpiriforme o cilíndrico de 0,7-1,2 (1,7) mm, con ápice truncado; estigmas 3 (4), de 0,8-1,2 mm de largo, subulados, papilosos a lo largo, extendidos o flexuosos, en las flores pistiladas usualmente más cortos. Semillas con orientación horizontal o vertical, desde en forma de gota a casi globulares, a menudo con pico, de 0,8-1,2 x 0,8-1,0 mm.

**Typus (Lecto-):** (Saudi Arabia) Gomfoda (Al Qunfidhah). Forssk. N° 162 (C!), designado por Schweinfurth, *Bull. Herb. Boiss.* 4: 157-158. 1896 (FREITAG, 1989) (Fig. 62).

**Comentario:** los individuos estudiados de *S. fruticosa* han sido confrontados con los de *S. mollis*, a fin de examinar la inclusión de la segunda como sinónimo de la primera, tesis defendida desde el punto de vista morfológico por FREITAG (1989). A nivel vegetativo hemos detectado diferencias en el grosor de las ramas principales y de segundo año, siendo más robustas en *S. fruticosa*, así como en la altura (1 m de alto o más por 2 m de ancho en esta especie) con respecto a *S. mollis*, un subarbusto de 0,1-0,5 m de altura por 0,5-1 m de ancho. A nivel floral cabe destacar la presencia en *S. fruticosa* de flores sobre las ramas de segundo año, así como un mayor grosor en el callo resultado de la maduración del conjunto de la inflorescencia junto a

su bráctea asociada. Todo ello hace que morfológicamente parezcan existir dos entidades sin bien con escasa diferenciación morfológica.

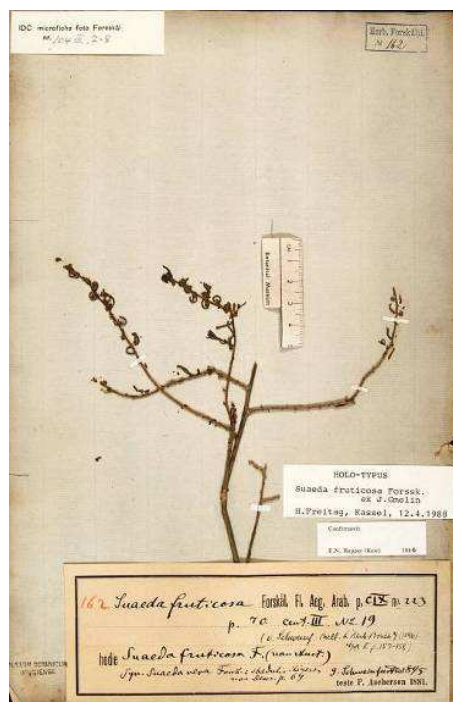


Fig. 62. *Typus* de *S. fruticosa* Forssk. ex J.F. Gmel.

**Distribución global:** se trata de un elemento Sáhara-Síndico, el cual se extiende hasta el sur de la región Irano-Turánica (FREITAG, 2001) y Canarias (PADRÓN-MEDEROS *et al.*, 2009b). Sin embargo, la controversia en la delimitación de esta especie por diversos autores (FREITAG, 1989; BOULOS, 1999) hace que sea difícil conocer con más exactitud la distribución de este *taxon*.

**Distribución regional:** citada recientemente para Tenerife por PADRÓN-MEDEROS *et al.* (2009b). WEBB & BERTHELOT (1846) y PITARD & PROUST (1908) recogen la presencia de esta especie para las islas orientales, sin embargo en ambos casos consideramos que estas citas se corresponden con *S. vera* Forssk. ex J.F. Gmel., para la cual se ha usado incorrectamente el *binomen* *S. fruticosa* Forssk. (PEDROL, 1992; SCHENK & FERREN, 2001, véase *S. vera*).

**Material examinado:** TENERIFE: Adeje, Playa de Las Américas, El Búnker (UTM 28R 0667-3152), 11.3.2003, JARB y H. Freitag (TFC 45005); Playa de Las Américas, El Búnker (UTM 28R 032937-310496), 7.8.2007, MAPM (ORT 38873); Los Cristianos, paseo marítimo entre Playa Las Vistas y El Búnker, una planta (UTM 28R 032953-310434), 9.4.2006, JARB y MAPM (ORT 40536); Los Cristianos, enfrente juzgados de Arona (UTM 28R 033062-310478), 29.11.2007, JARB, MAPM y IRG (ORT 39337); Los Cristianos, hondonada al lado de la Calle Llanos de Troya (UTM 28R 033027-310567), 29.11.2007, *ejusd.* (ORT 41366, 43024); Arona, afueras del Monkey-Park (UTM 28R 033353-310503), 20.7.2008, MAPM (ORT 41367); Los Cristianos, solares al norte de Pabellón Antonio Domínguez (UTM 28R 033128-310493), 29.11.2007, JARB, MAPM y IRG (ORT 40554); Los Cristianos, enfrente juzgados de Arona (UTM 28R 033062-310478), 7.10.2007, JARB (ORT 43025); Los Cristianos, solares al norte de Pabellón Antonio Domínguez (UTM 28R 033128-310493), 13.5.2010, MAPM (ORT 43023); Bandas del Sur, Playa de Las Américas, suelos arenosos cercanías del mar, bastante abundante, 4.2.1968, Sventenius (ORT 17210).

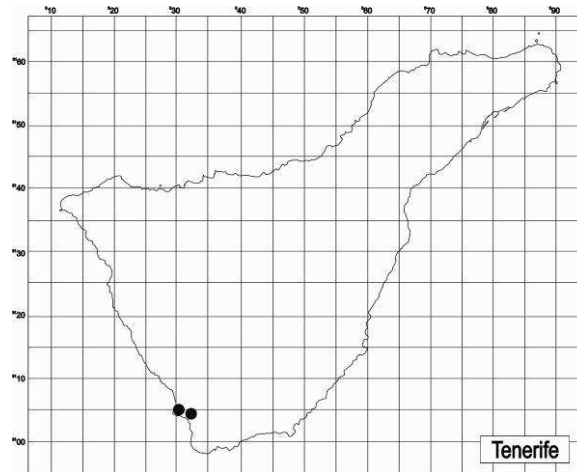


Fig. 63. Mapa de distribución de *S. fruticosa* en las islas Canarias.

**Números cromosómicos:**  $2n= 54, 63, 72$  (Fig. 64). Tenerife: Arona, Playa del Bunker, 09.04.2009, ORT 38873.

Se ha confirmado el carácter poliploide de *S. fruticosa*, de la que se conocen los números  $n= 9$  y  $n= 18$  (KHATOON & ALI, 1993);  $2n= 54$  (KUMAR & SUBRAMANIAN, 1986; EBRAHIMZADEH *et al.*, 1994) y  $2n= 72$  (EBRAHIMZADEH *et al.*, 1994), obtenidos de material procedente de Irán e India. En contra de lo que sugiere SANDERSON *et al.* (1989), el carácter poliploide de esta especie está asociado con una mayor talla de la planta si la comparamos con *S. mollis* ( $2n= 18$ ), especie incluida como sinonimia por algunos autores (FREITAG, 1989; BOULOS, 1999). En nuestra opinión esta diferencia en el número cromosómico viene a reforzar el tratamiento independiente de estos dos *taxa*.

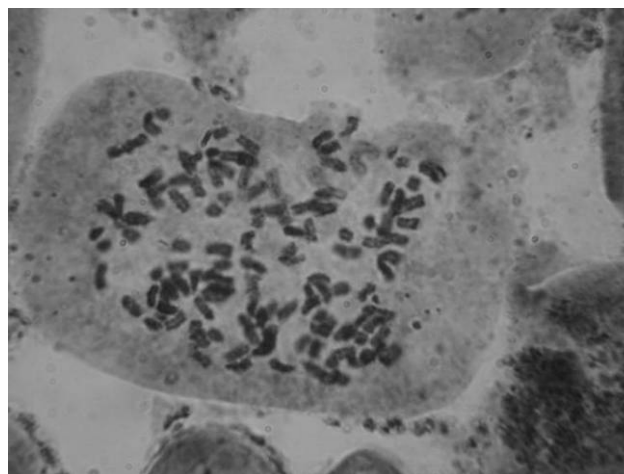


Fig. 64. Aspecto de los cromosomas de *S. fruticosa*.

**Marcadores ISSR:** un total de 136 bandas fueron detectadas entre los diferentes individuos de *S. fruticosa* analizados, con un tamaño molecular comprendido entre 350 y 2.000 pb. El número



de bandas por cebador varió entre 13 y 22 bandas, con una media de 17 bandas (Tabla 34). El porcentaje de bandas polimórficas fluctuó entre el 81% y el 100 %, siendo la media de un 93,87 % (128 bandas polimórficas). Entre los ocho cebadores utilizados aquellos que detectaron mayor variabilidad fueron el 814 y el 825.

**Tabla 34.** Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en *S. fruticosa*.

Cebador	Nº de bandas amplificadas	Nº de bandas polimórficas	% bandas polimórficas
814	14	14	100
818	13	12	92
825	16	16	100
834	19	18	95
844	15	14	93
857	22	22	100
868	16	13	81
890	21	19	90

La Tabla 35 recoge los diferentes índices de diversidad genética calculados en las poblaciones de *S. fruticosa* estudiadas. El porcentaje de *loci* polimórficos por localidad osciló entre el 25,93 y el 77,04 %, con una media del 50,96%. Con respecto al índice de *Shannon*, éste se situó entre el 0,410 y el 0,180, encontrándose el valor máximo en la población de Juzgados de Arona (JA-TF).

**Tabla 35.** Índice de *Shannon* (I) y porcentaje de *loci* polimórficos (P) de las poblaciones de *S. fruticosa* analizadas.

Cod.	Población	Índice de <i>Shannon</i>	% de <i>loci</i> polimórficos
JA-TF	Juzgados de Arona	0,410	77,04
LT-TF	Llanos de Troya	0,180	25,93
SC-TF	Solares Cristianos	0,217	34,07
MP-TF	Monkey Park	0,307	49,63
PB-TF	Playa del Búnker	0,387	68,15

Los resultados del análisis de la varianza molecular (AMOVA) muestran que la proporción de variación genética detectada fue atribuible mayoritariamente a diferencias dentro de las poblaciones (un 85 % del total, Tabla 36).

Tabla 36. Análisis de la varianza molecular en *S. fruticosa*.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación	P
Entre poblaciones	4	84,353	1,995	14,75	<0,001
Dentro de las Poblaciones	21	242,186	11,533	85,25	<0,001
Total	25	326,538	13,528		

Coeficiente de diferenciación  $\phi_{st}$ : 0,147. El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones.

El agrupamiento de individuos realizado mediante el uso del índice de similitud de *Dice* mostró un agrupamiento de los individuos procedentes de una misma población en conjuntos casi siempre homogéneos ( $r= 0,773$ ) (ver Fig. 65). El fenograma obtenido a partir del índice de similitud de *Jaccard* reveló una formación de grupos idéntica a la observada a partir del índice de *Dice*.

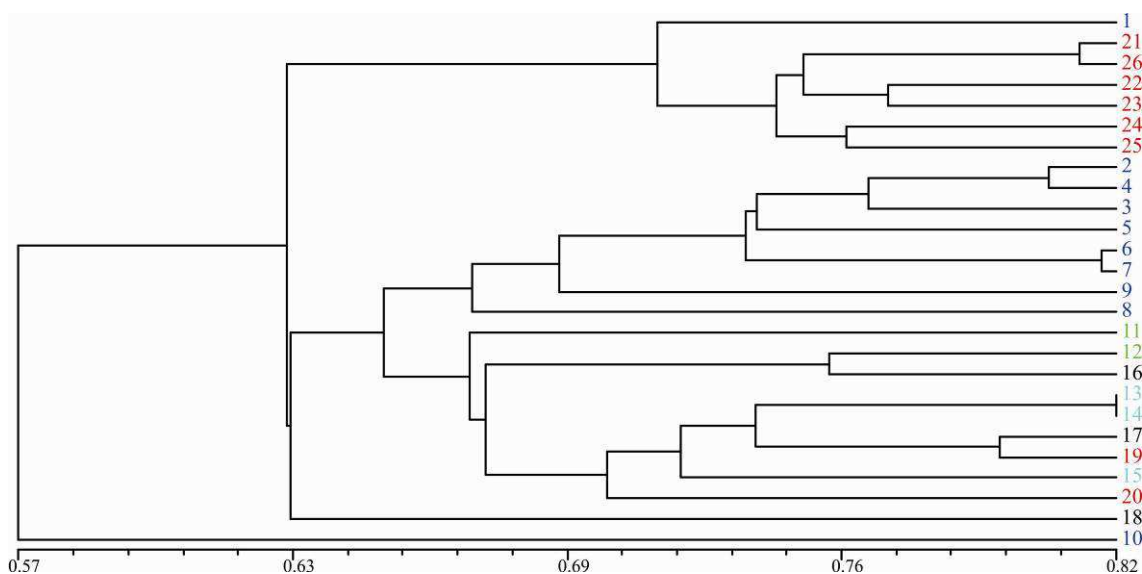
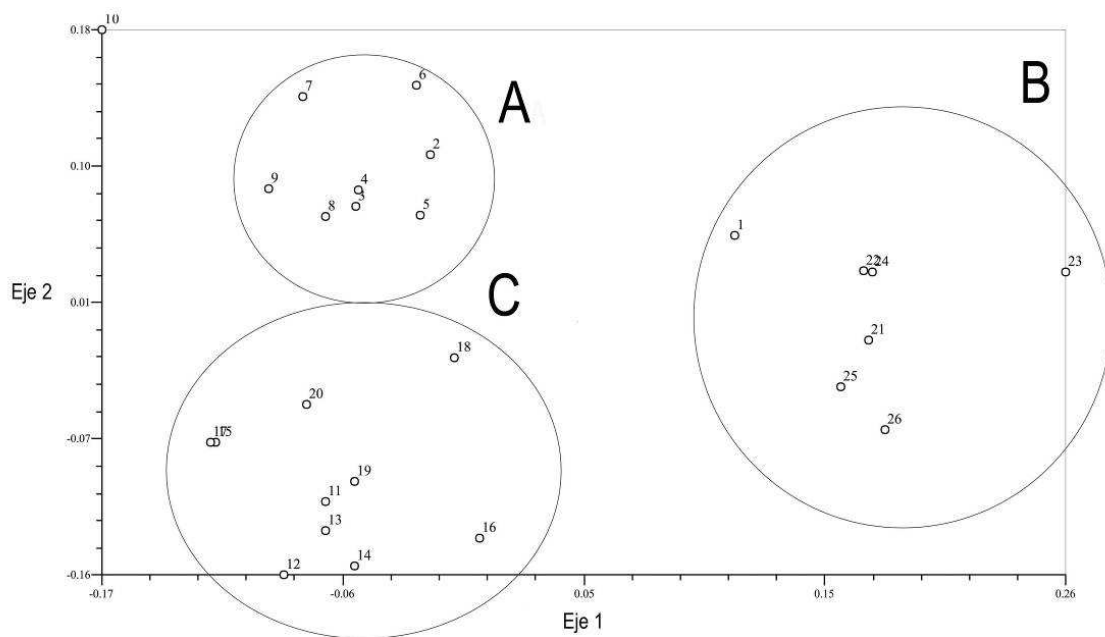


Fig. 65. Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. fruticosa* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice*. Eje X: índice de *Dice*.

Con la matriz de distancia entre individuos calculada a partir del índice de similitud de *Dice*, se llevó a cabo un Análisis de Coordenadas Principales (*PCoA*). Tal y como se visualiza en la Figura 66, se pudo detectar una separación de los individuos en tres grupos diferenciados: uno con aquellos procedentes de la población Playa del Búnker (PB-TF); otro grupo integrado por los individuos originarios de la localidad de Juzgados de Arona (JA-TF) y un último conjunto con los individuos restantes. Es importante indicar que las poblaciones de Playa del Búnker (PB-TF) y Juzgados de Arona (JA-TF) se diferenciaron claramente a pesar de ser poblaciones muy cercanas geográficamente.



**Fig. 66.** Análisis PCoA con los individuos de *S. fruticosa* estudiados. A. Juzgados de Arona (JA-TF). B. Playa del Búnker (PB-TF). C. Resto de poblaciones. El eje 1 explica el 14,82 % y el eje 2 el 11 % de la varianza total.

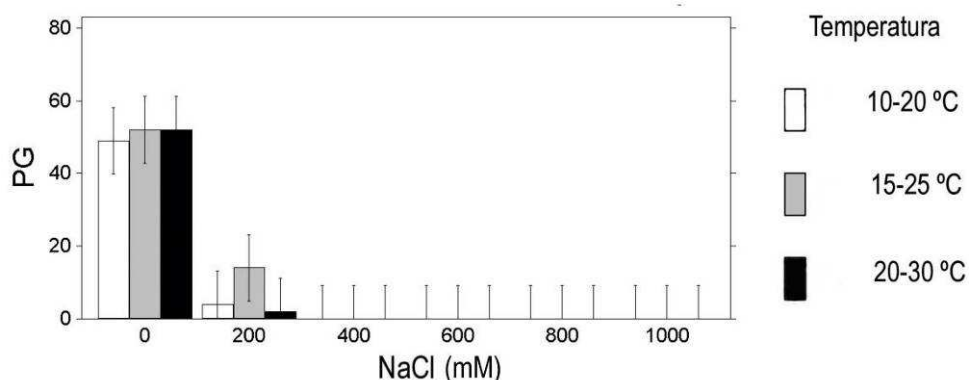
**Fenología:** florece preferentemente entre Febrero y Junio, encontrándose en fruto de Mayo a Agosto. Sin embargo, hemos visto ejemplares en flor a lo largo de todo el año.

**Comportamiento germinativo:** el análisis estadístico de *Kruskal-Wallis* reveló diferencias significativas en el porcentaje y velocidad de germinación de las semillas de *S. fruticosa* con respecto a la salinidad, no siendo significativo el efecto del factor temperatura (Tabla 37).

**Tabla 37.** Valores del *Kruskal-Wallis* para los parámetros germinativos analizados en *S. fruticosa*. \*\* $p < 0,01$ . n.s.: no significativo.

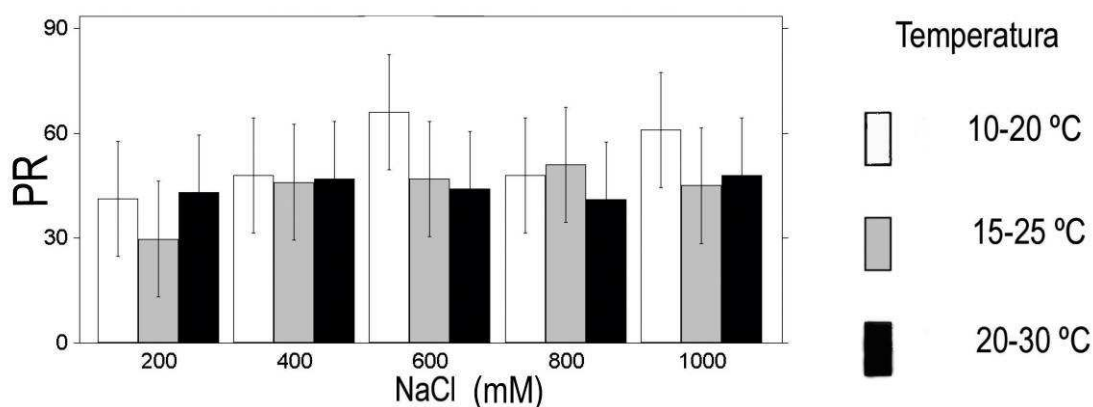
Variable	Temperatura	Salinidad	SxT
PG	0,474 n.s.	61,553**	-----
VG	0,467 n.s.	61,538**	-----
PR	4,71 n.s.	3,59 n.s.	1,56 n.s.

La germinación decayó a partir de una concentración salina por encima de 200 mM y las semillas expuestas a partir de los 400 mM no germinaron bajo ningún régimen de temperatura. El valor más alto de germinación se obtuvo con el régimen térmico 15-25 °C. (Fig. 67). La tasa de germinación mostró un valor de 20 en condiciones control, decayendo bruscamente al igual que lo comentado para la variable anterior.



**Fig. 67.** Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de *S. fruticosa* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

Los factores analizados no afectaron significativamente el porcentaje de recuperación de la germinación de las semillas (Tabla 37). El valor de dicho porcentaje osciló entre el 40 y el 65%, siendo en muchos casos superior a los valores de germinación observados en los tratamientos control. La mayor recuperación se alcanzó a 10-20 °C, con concentraciones salinas entre 600 mM y 1 M (Fig. 68).



**Fig. 68.** Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de *S. fruticosa* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

En general los resultados obtenidos en *S. fruticosa* coinciden con los obtenidos por otros investigadores que han llevado a cabo estudios similares en esta especie (KHAN & UNGAR, 1997; ABDUL HAMEED *et al.*, 2009). Sin embargo, los primeros autores señalan tanto para *S. fruticosa* como para otras especies un posible efecto tóxico del Na<sup>+</sup> asociado a altas temperaturas de germinación. Por nuestra parte no hemos detectado cambios en el porcentaje de recuperación para ninguno de los regímenes térmicos probados con unos porcentajes de recuperación relativamente altos (alrededor del 50%) a concentraciones salinas muy elevadas (1000 mM). Este hecho confirma la tolerancia a la salinidad de dichas semillas para resistir condiciones muy salinas en un periodo pre-germinativo.

**Autoecología:** esta especie crece en suelos franco-arenosos próximos al litoral, pudiendo participar en comunidades de *Suaedenion verae* y por degradación de éstas en las de *Pegano-Salsoletea*, normalmente con elevada humedad edáfica. Desde el punto de vista bioclimático crece en el Inframediterráneo desértico hiperárido (T= 22 °C; P= 87,8 mm).

SARCOCORNIETEA FRUTICOSAE Br.-Bl. & Tüxen ex A. & O. Bolòs 1950

Sarcocornietalia fruticosae Br.-Bl. 1933

*Suaedion verae* (Rivas-Martínez, Lousã, T.E. Díaz, Fernández-González & J.C. Costa 1990)

Rivas-Martínez, Fernández-González & Loidi 1999

#### - Comunidad de *Suaeda fruticosa* (T)

En el lugar conocido como Playa del Búnker (Adeje) se asienta esta comunidad dominada casi exclusivamente por *Suaeda fruticosa* formando un matorral denso. En situaciones de borde, por lo general más degradados por el pisoteo de transeuntes, bañistas y animales de compañía, se incorporan a la comunidad los elementos más agresivos del *Launaeo-Schizogynion* (Anexo I, inv. 26).

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

Forsskaoleo angustifoliae-Rumicetalia lunariae Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993

*Launaeo arborescentis-Schizogynion sericeae* Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993

#### - *Launaeo arborescentis-Schizogynium sericeae* Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 (T)

Esta especie además parece comportarse como elemento pionero en situaciones de suelos removidos, como taludes de carreteras, escombreras, etc., participando por tanto como especie acompañante de la comunidad de sustitución más proclive a establecerse en estas condiciones de clima y sustrato, el *Launaeo-Schizogynium sericeae* (Anexo I, inv. 25).

**Estado de conservación:** este *taxon* se encuentra en peligro de extinción en Canarias debido a la fuerte presión urbanística que ha experimentado la zona lo que ha producido una drástica disminución en el número individuos y área de ocupación, así como una severa fragmentación de la población que probablemente ocupó de manera natural la depresión de Playa de Las Américas-Los Cristianos.

2. *Suaeda ifniensis* Caball. in Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 29: 445 (1938).

[= *Lerchea maritima* var. *australis* (R. Br.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 549 (1891). *Typus*: K (j).

= *Suaeda vera* auct. canar. pro parte, non Forssk. ex J.F. Gmel.]

**nom. vern.:** "mato moro" (REYES-BETANCORT, 1998).

**Descripción:** arbusto de 50-80 cm de altura, más o menos pubescente en los ápices de las ramas, con pelos de tipo uniseriado. Cotiledones de 1,5-2 x 0,10-0,15 cm. Ramas principales de 2-3 mm de ancho, con ramas secundarias generalmente recurvadas de 1-2,5 mm, de donde salen las ramas de renuevo. Estas últimas con colores verde pálidos o completamente púrpuras, de 0,5-1,5 mm de ancho. Hojas alternas, sésiles, de lineares a oblongas, succulentas y cilíndricas, con ápice de obtuso a agudo, mucronado, de 5-12 (14) x 0,5-2 (2,5) mm, con margen hialino visible tras el prensado y desecación; color glauco, en ocasiones con moteado o incluso toda la hoja de color rojo. Inflorescencias terminales espiciformes, usualmente ramificadas, de 2-10 cm de longitud. Brácteas como las hojas, pero sucesivamente más cortas, de 4-7 x 0,8-1,4 mm, normalmente recurvadas hacia el ápice, siempre más largas que las flores. Bractéolas escariosas, de oblongas a lanceoladas, de 0,5-1 x 0,2-0,7 mm, con margen entero o erosodentado. Flores sésiles, casi siempre solitarias, de 1,2-2,2 x 1-3 mm de tamaño, por excepción con 1(2) flores laterales. Tépalos 5, fusionados por la mitad, con los lóbulos libres incurvados, succulentos, de 0,6-1,5 mm largo, con márgenes membranosos y ápices cuculados persistentes, acrescentes. Estambres 5, filamentos acintados, de unos 2 mm de largo, insertos individualmente en la parte inferior del tépalo, sobrepasando finalmente los mismos. Anteras dorsifijas, de 0,5-1 x 0,5-1 mm., presentando un moteado marrón al madurar. Ovario ovoide o piriforme, de 0,7-1,7 mm, estigmas (2) 3 (4), subulados, papilosos, de 0,3-0,8 mm largo. Semillas horizontales, generalmente en forma de gota, con pico, de 1,3 x 1 mm; testa negra brillante.

**Typus (Lecto- hic designatus):** "Ifni 17-VII-1934, leg. et det. A. Caballero (MA 29572!)" (Fig. 69A). **Isolecto- hic designatus:** "Hábitat in planicie ifniense, ubi legi, A. Caballero, 17-VII-34 (MPU 4587!)" (Fig. 69B).

**Comentario:** no se han detectado importantes diferencias morfológicas entre los individuos de *S. ifniensis* estudiados. Se ha podido comprobar que el carácter de una flor por bráctea es más variable de lo indicado en la descripción original (MAIRE, 1938), encontrándose en ocasiones una o dos flores laterales en las brácteas basales de la inflorescencia. El *typus* de la especie (Fig. 69A) muestra un carácter más robusto en los caracteres vegetativos para las plantas continentales con respecto a las plantas canarias. Sería necesario realizar estudios sobre la variabilidad morfológica de esta especie en Marruecos a fin de poder extraer algún tipo de conclusión al respecto.



Fig. 69A. Lectotypus de *S. ifniensis*. 69B. Isolectotypus de *S. ifniensis*.

**Distribución global:** Ifni -Caballero-, de Cabo Juby a Dora, Spanish Sahara (Anouti) - Murat -, y Oued Noun cerca de d'Abouda y Ksiba (MAIRE, 1962). Desde el Oued Tamri hasta el sur de Sáhara Occidental (Aguerguer) (LEBRÚN, 1998; FENNANE & IBN TATTOU, 1999). Canarias (REYES-BETANCORT *et al.*, 2000).

**Distribución regional:** Lanzarote, Fuerteventura y Tenerife.

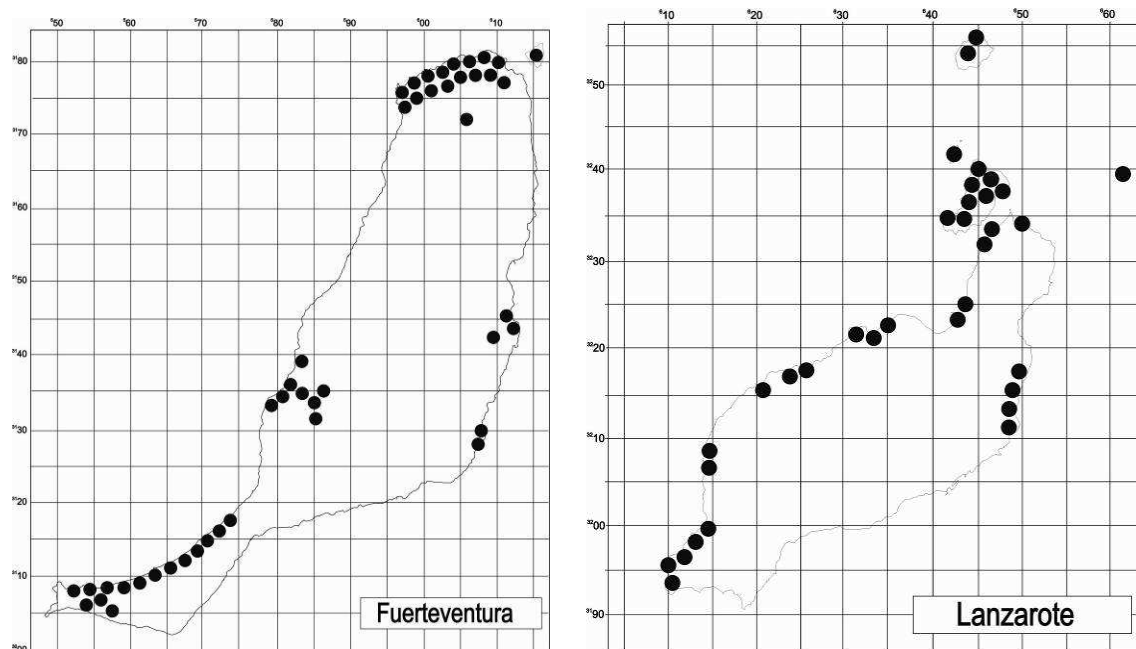


Fig. 70. Mapa de distribución de *S. ifniensis* en las islas Canarias.

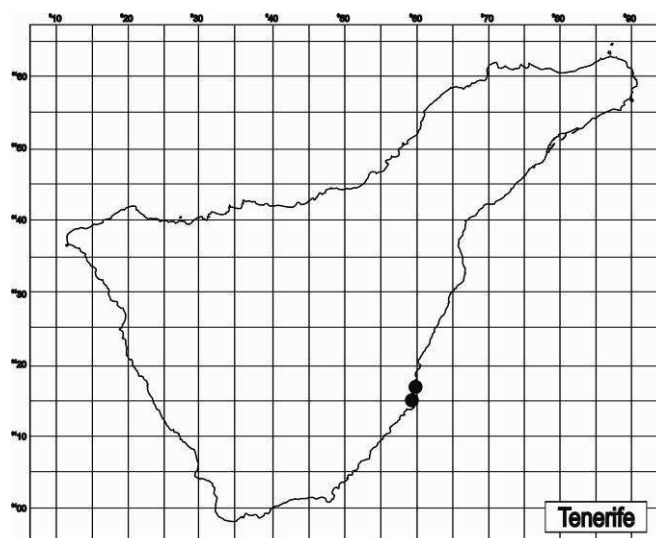


Fig. 70. Mapa de distribución de *S. ifniensis* en las islas Canarias (continuación).

**Material examinado:** LANZAROTE: Graciosa, las dunas hacia el este del pueblo, más o menos abundante, bastante común en la isla, 16.4.1957, Sventenius (ORT 1250); Mta. Clara, la llanura, más o menos abundante, bastante común en la isla, 20.4.1957, Sventenius (ORT 1415); Playa de Las Malvas (UTM 28R 062021-321571), 24.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39293, 39294); Playa Blanca, próx. a Punta Pechiguera (UTM 28R 061045-319338), 20.07.2007, JARB y MAPM (ORT 39296); Los Ancones (UTM 28R 064900-321085), 17.07.2007, JARB y MAPM (ORT 39295); La Graciosa, 09.2009, JARB (ORT 43039, 43040); Mta. Clara, Corral del Mato, 23.02.2001, JARB (ORT 43038); Punta de Pechiguera, al NW del Faro (UTM 28R 060985-319262), 13.02.2010, JARB y R. González González (ORT 41492); Salinas de El Río (UTM 28R 06462-32331), 16.11.2007, ASG y MAPM (ORT 41663); Tegui, c. Caleta Caballo (UTM 28R 06322-32215), 4.12.1997, JARB (TFC 41076); Pechiguera, 28.12.2001, JARB (TFC 41073, 41077, 43759); Mta. Clara, 31.3.1983, W. Wildpret de la Torre, M.C León Arencibia y E. Beltrán Tejera (TFC 32836).

FUERTEVENTURA: Lobos, cercanías del Golfo, entre lava, bastante abundante y más o menos frecuente en toda la isla, 11.5.1948, Sventenius (ORT 1351); s. loc., Sventenius (ORT 21901); Lobos, llanuras bajas, costa noreste, más o menos abundante, 25.3.1956, Sventenius (ORT 24197); Matorrales en arcillas salobres de la ensenada de Toneles, 5 m.s.m., 16.6.1982, ASG y M. Fernández (ORT 28988); Barranco Garcey (UTM 28R 058384-313607), 12.11.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT s.n.); Antigua, cerca de Nuevo Horizonte (UTM 28R 061200-3144146), 16.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 40548); Laderas sur de Jandía (UTM 28R 055669-310566), 16.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT s.n.); Cofete, Jandía (UTM 28R 05577-31079), 15.3.2008, JARB (ORT s.n.); Al lado de Majanicho (UTM 28R 060325-317986), 17.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT s.n.); Pájara, cerca Mta. Hendida (UTM 28R 058346-313516), 18.7.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 40552); Malpaís de la Cueva (UTM 28R 06079-31300), 13.4.2005, G. Cruz Trujillo, R. González González y P.L. Pérez de Paz (TFC 48546); Morro de los Yeseros (UTM 28R 05822-31382), 15.1.2005, G. Cruz Trujillo, R. González González y P.L. Pérez de Paz (TFC 48453); Cerca del Roque Cofete (UTM 28R 0555-31084), 13.1.2005, P.L. Pérez de Paz y R. González González (TFC 48436); Ensenada de Toneles, 6.2.2001, JARB (TFC 43176); Matorral de Morro Jable (UTM 28R 0566-3103), 12.1.2005, G. Cruz Trujillo, P.L. Pérez de Paz y R. González González (TFC 48432); Agua Cabras, 60 m, Jandía (UTM 28R 052-310), 9.3.2003, S. Scholz (TFC 47943); Agua Cabras, Jandía (UTM 28R 052-310), 9.3.2003, S. Scholz (TFC 47826); Nuevo Horizonte, 12.2.2001, JARB, O. Rodríguez Delgado, A. García Gallo y D. Alonso Betancor (TFC 43179); Ensenada de Toneles, al norte de Jacomar, 12.2.2001, JARB, O. Rodríguez Delgado, A. García Gallo y D. Alonso Betancor (TFC 43186).

TENERIFE: Tabaibal del Poris de Abona (UTM 28R 039582-311716), 24.1.2007, JARB, IRG y MAPM (ORT 39365); Poris de Abona, hacia el faro (UTM 28R 035969-311468), 2.1.2006, MAPM (ORT 38744); Tabaibal del Poris de



Abona (UTM 28R 039582-311716), 23.2.2009, MAPM (ORT 43037); Porís de Abona Tabaibal, JARB, G. Cruz Trujillo y J. Navarro Déniz (TFC 49406); Tabaibal del Porís, 11.3.2003, JARB y H. Freitag (TFC 45006).

**Número cromosómico:**  $2n=36$  (Fig. 71). Lanzarote: Tegui, Los Ancones, 17.07.2007, ORT 39365. Fuerteventura: Gran Valle, Jandía, 16.6.2008, ORT (s.n.). Tenerife: Porís de Abona, 24.1.2007, ORT 39365.

Desconocemos para esta especie recuentos anteriores, así como tampoco tenemos constancia del estudio desde el punto de vista cariológico de las demás especies de la sección *Physophora*, en la cual SCHÜTZE *et al.* (2003) incluyen a *S. ifniensis*.

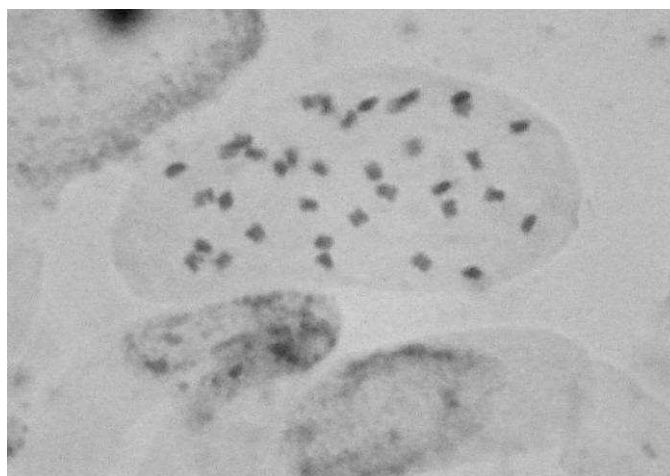


Fig. 71. Aspecto de los cromosomas de *S. ifniensis*.

**Marcadores ISSR:** la amplificación de ocho cebadores en las 95 plantas examinadas de *S. ifniensis* generó un total de 170 bandas identificables, cuyos valores oscilaron entre los 100 y 1.800 pb de tamaño molecular. Cada cebador originó de 10 a 28 bandas, con una media de 21,25 bandas, de las que 167 (98,2%) fueron polimórficas (ver Tabla 38).

Tabla 38. Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en *S. ifniensis*.

Cebador	Nº de bandas amplificadas	Nº de bandas polimórficas	% bandas polimórficas
810	28	28	100
814	20	19	95
818	25	25	100
834	21	20	95
844	25	25	100
857	22	22	100
864	10	9	90
880	20	20	100

Los datos de diversidad genética obtenidos en las poblaciones estudiadas de *S. ifniensis* se detallan en la Tabla 39. El porcentaje de *loci* polimórficos osciló entre el 68 % y el 95 %, con un valor más alto detectado en la población de Nuevo Horizonte (NH-F). Por otro lado, los valores del índice de *Shannon* estuvieron comprendidos entre el  $I = 0,246$  de la población de Cofete (COF-F) y el  $I = 0,321$  de la población de Majanicho (MAJ-F).

**Tabla 39.** Índice de *Shannon* (I) y porcentaje de *loci* polimórficos (P) de las poblaciones de *S. ifniensis* analizadas.

Cód.	Población	Índice de <i>Shannon</i>	% de <i>loci</i> polimórficos
GAR-F	Bco. de Garcey	0,271	55,29
COF-F	Cofete	0,249	50,00
RUB-L	Llanos del Rubicón	0,332	60,59
POR-T	Tabaibal del Porís	0,257	46,47
JAN-F	Jandía	0,326	63,53
NH-F	Nuevo Horizonte	0,336	65,29
MAJ-F	Majanicho	0,345	61,18
ANC-L	Los Ancones	0,316	60,00
SAN-L	La Santa	0,281	54,71
GRA-L	La Graciosa	0,299	58,82

El cálculo del índice de *Shannon* por isla reveló a Lanzarote como la isla con mayor diversidad genética detectada ( $I = 0,387 \pm 0,223$ ); seguida de Fuerteventura ( $I = 0,382 \pm 0,226$ ) y Tenerife ( $I = 0,257 \pm 0,287$ ).

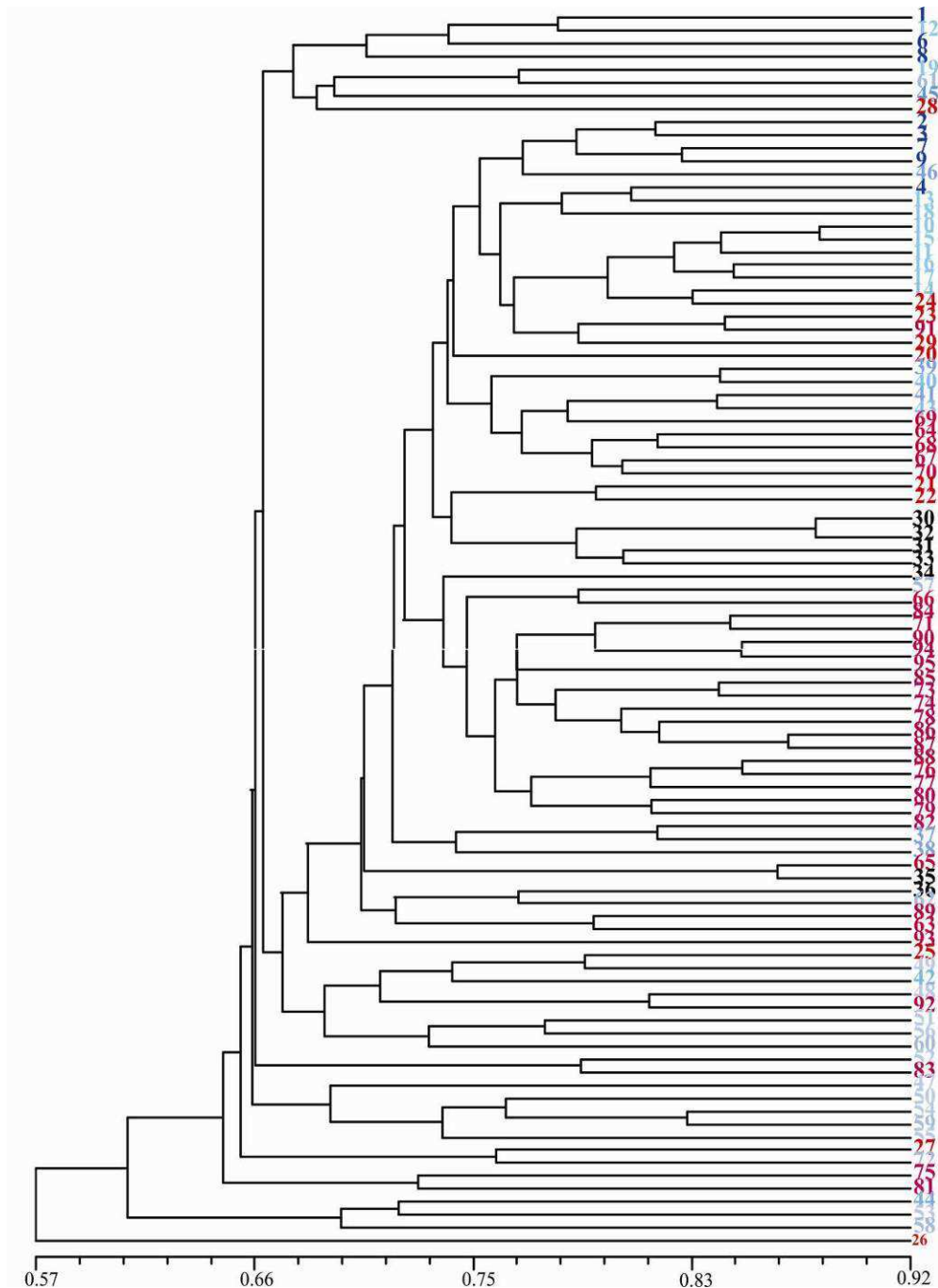
El análisis de la estructura genética arrojó unos datos de variación atribuible a diferencias entre poblaciones muy elevada (85,35 %), mientras que la diferenciación existente entre islas sólo ascendió a un 3,94% (Tabla 40).

**Tabla 40.** Análisis de la varianza molecular en *S. ifniensis*.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación	P
Entre islas	2	37,614	0,261	3,94	0,068
Entre poblaciones dentro de las islas	7	87,680	0,709	10,71	<0,001
Dentro de las poblaciones	85	480,590	5,654	85,35	<0,001
Total	94	605,884	662,415		

Coefficiente de diferenciación  $\phi_{st} = 0,134$ . El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones.

El análisis *UPGMA* a partir del índice de similitud de *Dice* entre los individuos de *S. ifniensis* analizados no reveló ningún agrupamiento de origen geográfico o ecológico ( $r= 0,705$ ) (Fig. 72). Los individuos de las diferentes poblaciones se distribuyeron de modo azaroso no formaron grupos diferenciados. Sólo a nivel global se observó una cierta tendencia en los individuos de las poblaciones de Porís de Abona (POR-TF), La Santa (SAN-L) y La Graciosa (GRA-L) a quedar encuadrados en un único grupo si bien con una escasa definición. El fenograma *UPGMA* a partir del índice de similitud de *Jaccard* no difirió del obtenido a partir del índice de similitud de *Dice*.



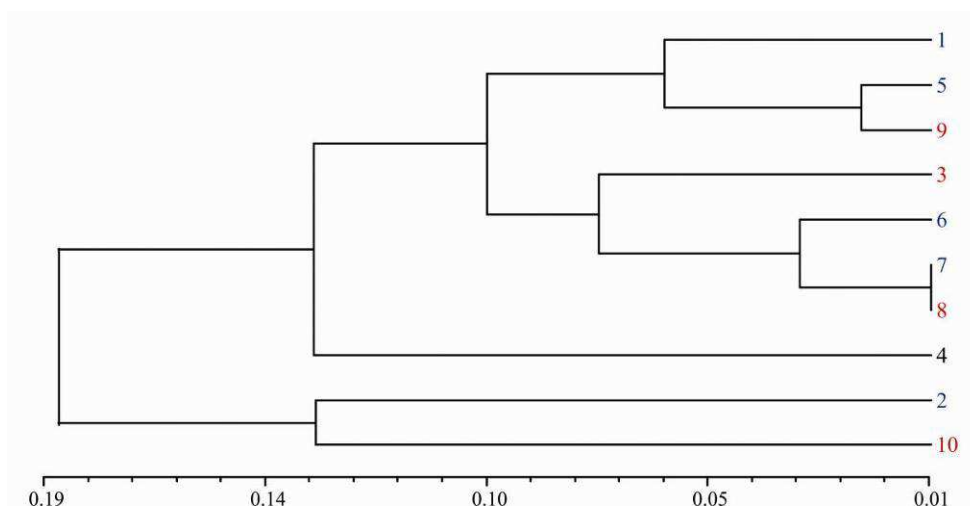
**Fig. 72.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. ifniensis* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice*. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, negro-Tenerife. Eje X: índice de *Dice*.

Los valores  $\phi_{st}$  para las diferentes poblaciones analizadas en *S. ifniensis* se muestran en la Tabla 41. Sólo un 38 % de los mismos se situó por encima del 0,15, con un  $\phi_{st}$  máximo del 0,332 entre las poblaciones de La Graciosa (GRA-L) y Tabaibal del Porís (POR-TF). Por otro lado, la única población tinerfeña (POR-TF) mostró la mayor similitud genética con la población de Jandía (JAN-F).

**Tabla 41.** Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de *S. ifniensis* analizadas. El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones. Todos los valores fueron estadísticamente significativos excepto los señalados por un \*. En verde y rojo valores mínimo y máximo respectivamente.

	GAR-F	COF-F	RUB-L	POR-T	JAN-F	NH-F	MAJ-F	ANC-L	SAN-L	GRA-L
GAR-F	0,000									
COF-F	0,080*	0,000								
RUB-L	0,132	0,211	0,000							
POR-T	0,163	0,283	0,099	0,000						
JAN-F	0,097	0,167	0,045*	0,031*	0,000					
NH-F	0,122	0,138	0,043	0,175	0,022*	0,000				
MAJ-F	0,135	0,213	0,060	0,144	0,034	0,021*	0,000			
ANC-L	0,181	0,225	0,123	0,188	0,067	0,046	0,006*	0,000		
SAN-L	0,027*	0,108	0,089	0,147	0,020*	0,099	0,139	0,121	0,000	
GRA-L	0,116	0,135	0,204	0,332	0,177	0,208	0,242	0,241	0,081*	0,000

El examen del fenograma obtenido mediante el análisis *UPGMA* de las poblaciones sobre la base de las distancias estimadas con los coeficientes  $\phi_{st}$  ( $r= 0,711$ ), reveló la existencia de dos grupos: un conjunto formado sólo por dos poblaciones [Cofete (COF-F) y La Graciosa (GRA-L)] y otro grupo integrado por el resto de localidades, en donde la estación de Tabaibal del Porís (POR-T) apareció como la másdivergente (Fig. 73).



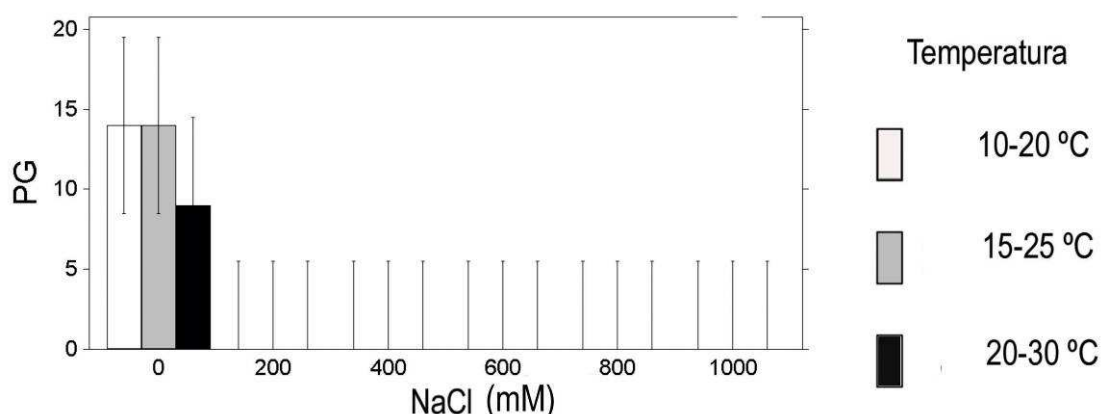
**Fig. 73.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de *S. ifniensis* estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ). Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, negro-Tenerife. Eje X: coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ).

**Fenología:** en flor entre Febrero y Mayo. En fruto desde Abril a Julio.

**Comportamiento germinativo:** todas las variables fueron analizadas mediante el test de *Kruskal-Wallis*. El porcentaje y la velocidad de germinación mostraron diferencias significativas sólo respecto al parámetro de la salinidad (Tabla 42), inhibiéndose totalmente la germinación bajo concentraciones salinas. Los porcentajes de germinación fueron inferiores al 20% en todos los regímenes térmicos testados (Fig. 74), bastantes bajos si los comparamos con los obtenidos en las otras especies del género analizadas, así como los aportados para especies afines en la literatura (*S. physophora*, SONG *et al.*, 2005).

**Tabla 42.** Valores del *Kruskal-Wallis* para los parámetros germinativos analizados en *S. ifniensis*. \*\*p<0,01. n.s.: no significativo.

Variable	Temperatura	Salinidad	SxT
PG	0,015 n.s.	70,252**	-----
VG	0,009 n.s.	70,228**	-----
PR	31,121**	1,438 n.s.	-----



**Fig. 74.** Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de *S. ifniensis* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

Se detectaron diferencias significativas en la tasa de recuperación debidas exclusivamente a la temperatura (Tabla 42). La temperatura óptima para la recuperación de las semillas fue de 10-20 °C, con un valor máximo superior al 30 % en las semillas tratadas con una concentración salina de 800 mM. (Fig. 75), mientras que esta variable mostró un comportamiento similar en los dos regímenes de temperatura restantes.

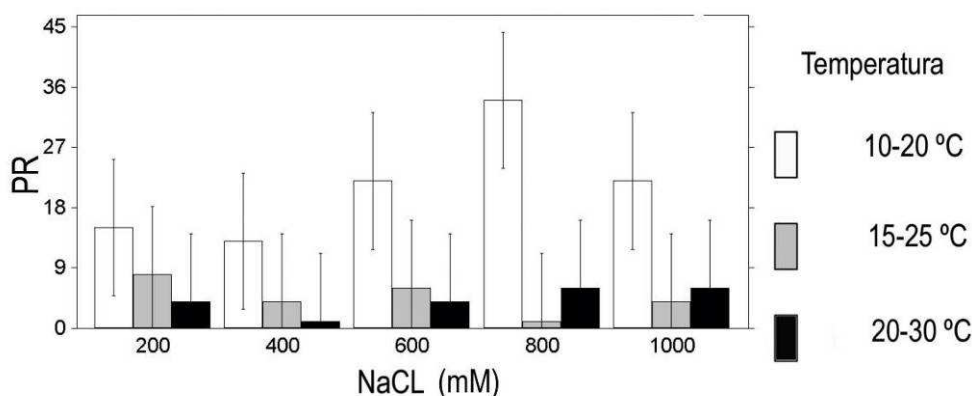


Fig. 75. Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de *S. ifniensis* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

**Autoecología:** crece en suelos de textura franco-arenosa cerca de la costa, o bien bajo su influencia desapareciendo en aquellas zonas donde ésta cesa. Resistente a la salinidad (C.E. de hasta 34,70 dS/m). Desde el punto de vista bioclimático se encuentra bien representada en el Inframediterráneo desértico árido (T= 21-19,6 °C; P= 90-160 mm). Especie característica de comunidades aerohalófilas de *Pegano-Salsoletea* y *Kleinio-Euphorbietea canariensis*.

La hemos visto participar principalmente en las siguientes comunidades:

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

Chenoleoidetalia tomentosae Sunding 1972

*Chenoleoidion tomentosae* Sunding 1972

**-Chenoleoideo tomentosae-Suaedetum mollis** Sunding 1972 *corr.* Reyes, Wildpret & León 2001

+ variante aerohalófila (L, F)

Tanto en Lanzarote como en Fuerteventura, en el seno de los matorrales de escasa cobertura dominados por *Suaeda mollis*, esta especie se hace frecuente en las localidades afectadas por la maresía (Anexo I, inv. 5). Así pues esta variante se puede observar con evidencia en las costas más expuestas, adentrándose además hacia el interior a tenor de barrancos por los que circula el aire marino.

**-Chenoleoideo tomentosae-Salsoletum vermiculatae** Reyes, Wildpret & León 2001

+ variante aerohalófila (L, F)

Como en la anterior comunidad *Suaeda ifniensis* se hace claro bioindicador de las situaciones más frescas donde medran los matorrales de degradación dominados por *Salsola vermiculata* (Anexo I, inv. 3).

**-Comunidad de *Schizogyne sericea* y *Bassia tomentosa* (T).**

En la isla de Tenerife, en las inmediaciones del Faro del Porís, hemos observado esta especie participando en matorrales dominados por *Bassia tomentosa* (Anexo I, inv. 11). Tentativamente hemos incluido estos matorrales como representación finícola hacia el occidente de la alianza *Chenoleoidion tomentosae*.

KLEINIO NERIIFOLIAE -EUPHORBIETEA CANARIENSIS (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

Kleinio neriifoliae -Euphorbietalia canariensis (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos 1976

*Kleino neriifoliae* -*Euphorbion canariensis* Sunding 1972

*Helianthemo-Euphorbion balsamiferae* (Sunding 1972) Santos & Rivas-Martínez 2011

**- *Ceropegio fuscae-Euphorbietum balsamiferae* Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 subas. *salsoletosum divaricatae* Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993 (T)**

En la isla de Tenerife esta especie aparece puntualmente en situaciones expuestas del litoral SE, en general asociado a tabaibales dulces aerohalófilos (Anexo I, inv. 19).

**- *Asterisco intermedii-Euphorbietum balsamiferae* Esteve & Socorro 1977**  
+ variante aerohalófila (L)

Variante caracterizada por la presencia de elementos aerohalófilos como la propia *Suaeda ifniensis*, *Salsola divaricata* y *Frankenia capitata*. Se desarrolla sobre suelos próximos a una costa expuesta al oleaje y a los efectos de la maresía. Esta variante se presenta en el litoral W de la isla desde la Punta de Pechiguera hasta los Riscos de Famara (Anexo I, inv. 16).

**- *Lycio intricatii-Euphorbietum balsamiferae* O. Rodríguez, García Gallo & Reyes 2001**  
+ variante aerohalófila (F)

Vicariante en la isla de Fuerteventura de la anterior comunidad, si bien escasamente representada por la práctica total desaparición de los tabaibales dulces situados antaño en las costas más expuestas (RODRÍGUEZ *et al.* 2001: Tabla 6 inv. 1-3).

**- *Euphorbietum handiensis* O.Rodríguez, García Gallo & Reyes 2001 (F)**

En el extremo S de la isla de Fuerteventura se asienta una comunidad dominada por el Cardón de Jandía (*Euphorbia handiensis* Burchard) que a pesar de situarse a sotavento del macizo del mismo nombre encierra un cierto carácter aerohalófilo evidenciado por la participación de *Suaeda ifniensis* en su cortejo florístico (RODRÍGUEZ *et al.* 2001: Tabla 7 inv. 2).

*Aeonio-Euphorbion canariensis* (Sunding 1972) Santos & Rivas-Martínez 2011

- ***Kleinio neriifoliae-Euphorbietum canariensis*** O.Rodríguez, García Gallo & Reyes 2001  
+ variante aerohalófila (F)

Cómo ocurre con los tabaibales dulces majoreros aquellos cardonales más expuestos a los vientos frescos del litoral de Cofete están caracterizados por la presencia de *Suaeda ifniensis* en su composición florística (Anexo I, inv. 16).

**Estado de conservación:** la población existente en la isla de Tenerife (Porís de Abona, POR-T) posee un número de individuos muy bajo, no detectándose en las diferentes visitas efectuadas a la misma reclutamiento de juveniles. Sólo un pequeño núcleo se encuentra dentro del espacio natural protegido Sitio de Interés Científico Tabaibal del Porís, mientras que un segundo núcleo situado en las proximidades del faro del Porís carece de protección legal. Las poblaciones de las otras islas parecen poseer un buen estado de conservación.



**3. *Suaeda mollis*** (Desf.) Delile, *Descr. Egypte, Hist. Nat.*: 57 (1813).

[≡ *Salsola mollis* Desf., *Fl. Atlant.* 1: 218 (1798).

= *Suaeda vermiculata* auct., non Forssk. ex J.F. Gmel.]

**nom. vern.:** “brusquilla” (KUNKEL, 1982); “mato moro”, “uvilla” (REYES-BETANCORT, 1998).

**Descripción:** pequeño arbusto, con tamaño muy raramente superior a 70 cm de altura. Ápices de las ramas con pelos de tipo uniseriado. Cotiledones de 0,5-1 x 0,10-0,15 cm. Ramas principales de (1,25) 1,75-3,0 (4,0) mm de diámetro, las secundarias de 1-2,5 mm. Ramas de renuevo completamente rojizo-púrpura, muy raramente verdes, de 0,7-1,0 mm de ancho. Hojas alternas, pecioladas, de lineares a casi circulares, más o menos suculentas, semicilíndricas con cara adaxial aplanada, de color normalmente rojizo, tornándose negro en la senescencia, de (3,5) 5-11 x 1-3 mm, con ápices obtusos. Inflorescencia terminal espiciforme, usualmente ramificada. Brácteas como las hojas, pero sucesivamente más cortas, de 2-8 (10) x 1-1,5 (2) mm, con un penacho final de hojas muy pequeñas, generalmente de menos de 2 mm. Bractéolas membranosas, de ovadas a triangulares, rara vez oblongas, con margen entero o eroso-dentado, de 0,3-1,0 x 0,2-0,5 mm. Flores sésiles, agrupadas de (1) 3-5-7 en glomérulos cimosos axilares, usualmente la centralbisexual y protogínica, de 1,3-2,5 x 1,5-2,5 mm, las laterales pistiladas con rudimentos estaminales, de 1x1 mm. Tépalos 5, fusionados por 1/3-1/2 de la base, los lóbulos libres incurvados, de (0,6) 0,8-1,0 (1,5) mm, a menudo suculentos, con márgenes membranosos y ápice cuculado. Estambres 5, filamentos acintados de 1,0-1,5 mm, insertos en un anillo epitépalo, sobrepasando en la madurez a los tépalos. Anteras maduras elíptico-esferoidales, de 0,5-1x 0,5-1 mm. Ovario ovoide o piriforme, con ápice truncado, de 1,0 (1,5) x 1,0 mm; estigmas (2) 3 (4), raramente más, tubulados, papilosos a lo largo, extendidos o flexuosos, de 0,4-1,0 mm. Semillas en posición horizontal o vertical, generalmente en forma de gota, en ocasiones globulares, con pico, de 0,8-1,2 x 0,8-1,0 mm, con testa usualmente negra, lisa y brillante.

**Typus:** no hemos podido localizar material original de esta especie. En el *Herbarium Webbianum* en Florencia (FI), se encuentra depositado un pliego de Desfontaines (Nº 156861!), en cuya etiqueta reza la siguiente información: “*Salsola mollis* Desf. Atl., Barbaria, Desfontaines” (Fig. 76). Sin embargo, la localidad no coincide con la indicada en el protólogo: “*Habitat in arenis prope Cafsam*” (DESFONTAINES, 1798) y por tanto no puede considerarse como material original.

**Comentario:** *Suaeda vermiculata* Forssk. ex J.F. Gmel. ha sido el nombre usual para designar a las plantas de este grupo que crecen en Canarias (LEMS, 1960, HANSEN & SUNDING, 1993). Sin embargo, después del trabajo de tipificación de FREITAG (1989), quien concluyó que el *typus* de *S. vermiculata* (Fig. 77A) es conoespecífico con el *typus* de *Suaeda pruinosa* Lange (Fig. 77B), el uso del nombre *S. mollis* es el más apropiado para las plantas canarias, tal y como es señalado por primera vez por REYES-BETANCORT (1998) y recogido posteriormente por BRAMWELL & BRAMWELL (2001) y PADRÓN-MEDEROS *et al.* (2009a).



Fig. 76. Pliego FI 156861 (76A) en cuya esquina superior izquierda existe un espécimen identificado por Desfontaines como *Salsola mollis*. 76B: detalle.

Sin embargo, tanto *S. pruinosa* como *S. vermiculata* siguen siendo citadas en la literatura reciente para Canarias (DEGHANI & AKHANI, 2009). En este sentido, el estudio del *syntypus* así como de material recolectado en la península Ibérica de *S. vermiculata* (= *S. pruinosa*) nos permite afirmar la existencia de diferencias significativas de esta especie con respecto a *S. mollis*, como son las hojas no pecioladas, brácteas más pequeñas e imbricadas (Fig. 78) y el menor tamaño de las piezas del perigonio para *S. vermiculata*.

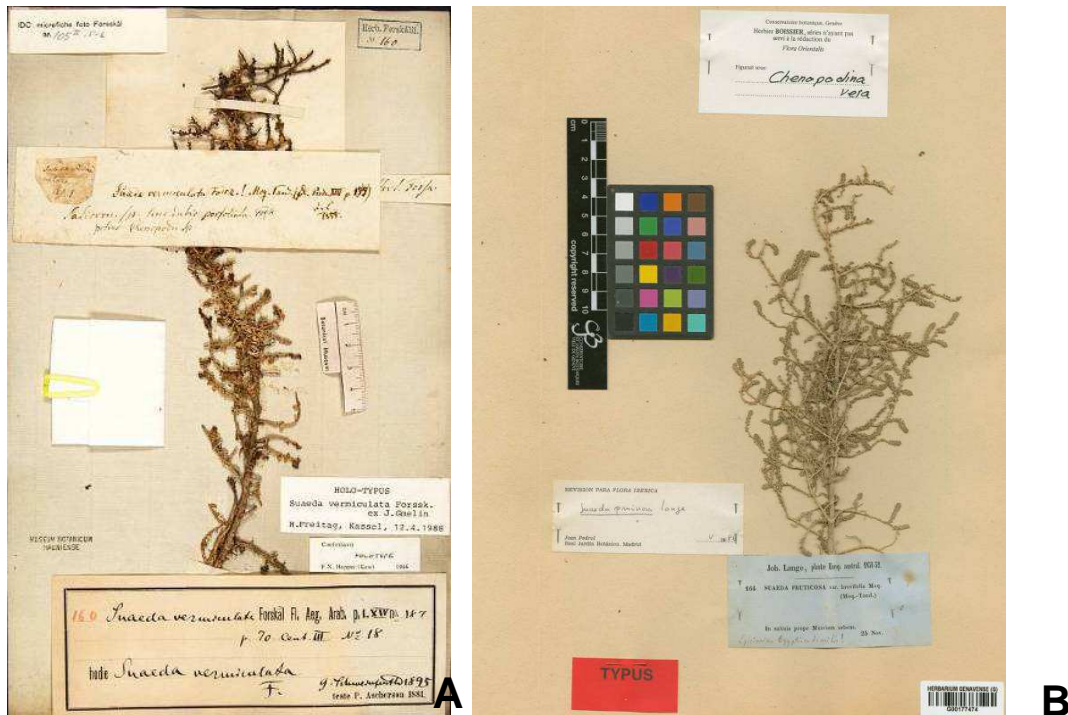


Fig. 77. *Typus* de *S. vermiculata* (77A) y *syntypus* de *S. pruinosa* (77B).

Por último, cabe añadir que en las poblaciones de Gran Canaria se han detectado individuos con brácteas más imbricadas y redondeadas que en el patrón habitual en la especie, carácter que se ha mantenido en condiciones de cultivo.

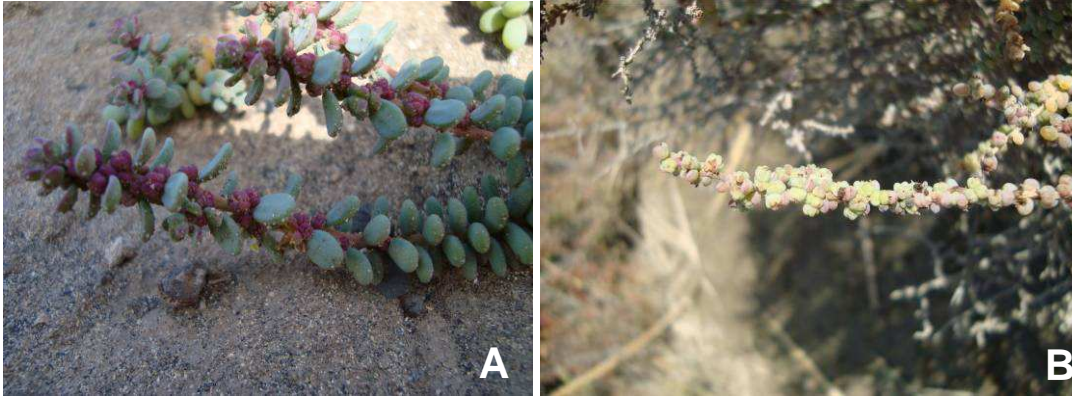


Fig. 78. Ramas floríferas de *S. mollis* (78A) y *S. pruinosa* (78B).

**Distribución global:** para esta especie pueden hacerse los mismos comentarios efectuados para este apartado en *S. fruticosa*. Tal y como nosotros la consideramos se distribuiría desde las islas Canarias por el norte de África hasta al menos Libia.

**Distribución regional:** Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria. Aparece citada para Tenerife en el trabajo de ACEBES *et al.* (2009) probablemente sobre la base del Index Seminum del Jardín de Aclimatación de La Orotava (SANTOS & FERNÁNDEZ, 1979) donde se recoge la existencia de un pliego recolectado por Sventenius y depositado en el herbario ORT en cuya etiqueta reza “Llano de Teno”. Esta cita no ha podido ser confirmada. En el herbario TFC hemos encontrado un pliego en cuya etiqueta se indica como lugar de recolección “La Gomera: Bco. Ugaín”. En este caso pensamos que puede deberse a una translocación: con el topónimo Ugaín se conoce a un barranco del suroeste de la isla de Fuerteventura, en donde la especie es relativamente frecuente.

**Material examinado:** LANZAROTE: El Golfo, 5.8.1986, A. Marrero (LPA 17090); Llanos del Rubicón, c. Potabilizadora Yáiza (UTM 28R 061355-319929), 20.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39299); Playa Blanca, c. faro Pechiguera (UTM 28R 061045-319338), 20.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39298); Costa Teguiuse, hacia Los Ancones (UTM 28R 06479-32099), 17.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39297); Teguiuse, c. Caleta Caballo (UTM 28R 06322-32215), 5.12.1997, JARB (TFC 41066); Tinajo, playa de las Malvas (UTM 28R 06202-32155), JARB (TFC 41067); Teguiuse, entre Tahiche y Guatiza (UTM 28R 06465-32149), 3.12.1997, JARB (TFC 41064, 41065); Próximo urbanización Ciudad Jardín (UTM 28R 06396-32036), 6.4.1993, JARB (TFC 37328); San Bartolomé, monumento al campesino (UTM 28R 06351-32103), 21.12.1994, JARB (TFC 37385); Mala, 2.6.1994, A. Díaz (TFC 36776); Mtra. Tahiche, 11.1.1992, M. Marrero Gómez, P.L. Pérez de Paz y E. Carqué (TFC 35300); Llanos del Rubicón, cerca de Janubio, 19.2.1978, M.C. León Arencibia, E. Beltrán Tejera, M. del Arco Aguilar y J.R. Acebes Ginovés (TFC 38888); Avda. Marítima hacia el cable, 7.8.1992, JARB (TFC 36.226).

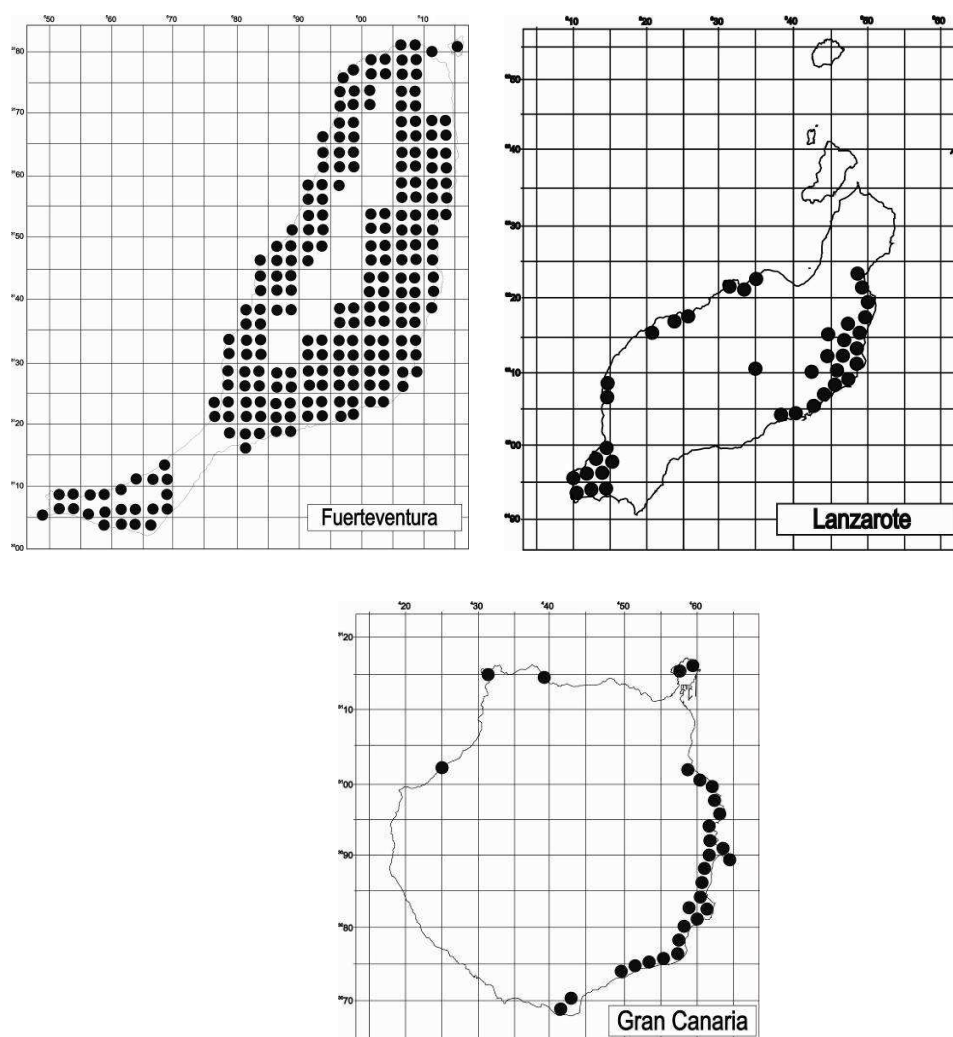


Fig. 79. Mapa de distribución de *S. mollis* en las islas Canarias.

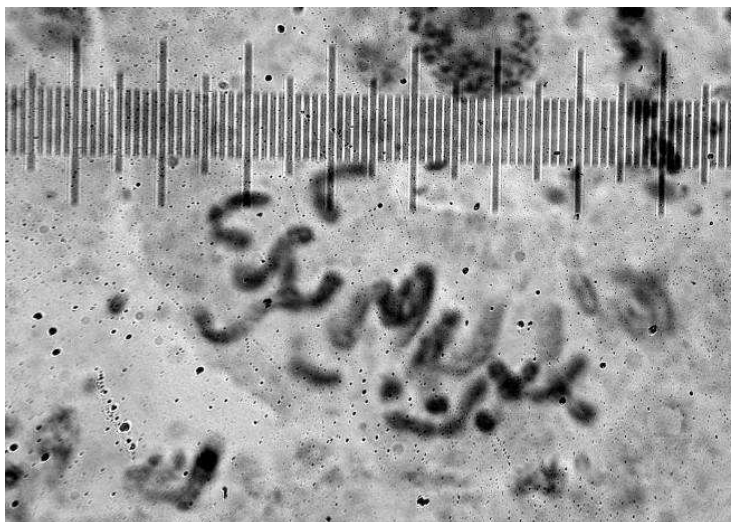
FUERTEVENTURA: Lobos en sitios pantanosos-salsugíneos, parte norte de la isla, más o menos abundante, bastante común en la isla, 6.4.1955, Sventenius (ORT 1338); Corralejo, región marítima, 16.3.1965, V. Carballo Santana (ORT 23103); Tuineje, entre Cardón y Marcos Suárez (UTM 28R 058596-212386), 16.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 43022); Bco. de Rosa Catalina Garcia (UTM 28R 059550-313010), 23.2.2008, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39301, 39302); Antigua, c. de Nuevo Horizonte (UTM 28R 061200-314414), 16.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 43031, 43036); Bco. Garcey, hacia playa Amanay (UTM 28R 058384-313607), 21.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39305); c. El Cotillo (UTM 28R 059653-317618), 22.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39304); Al N Salinas del Carmen (UTM 28R 061277-315882), 23.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39303); Charco de Bristol (UTM 28R 060983-318003), 22.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39306); Al S de Caleta de Fuste (UTM 28R 061085-313911), 17.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 43029); Gran Tarajal (cauce seco), 1.12.1994, E. Beltrán Tejera y L. Rodríguez Armas (TFC 36813); Cerca del Roque, Cofete (UTM 28R 0555-3108), 13.1.2005, P.L. Pérez de Paz y R. González González (TFC 48437); Malpaís valle de la Cueva (UTM 28R 0607-3130), 13.4.2005, G. Cruz Trujillo, M.C. Tr., P.L. Pérez de Paz y R. González González (TFC 48545); Nuevo Horizonte, 12.2.2001, JARB, O. Rodríguez Delgado, A. García Gallo y D. Alonso Betancor (TFC 43185); Zona cerca aeropuerto, 30.11.1978, C. Rodríguez Piñero (TFC 33997); Puerto de la Torre, 30.4.1980, W. Wildpret de la Torre, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, M. del Arco Aguilar, A. García Gallo y C. Rodríguez (TFC 7623); Puerto de la Torre, orientación SE, 30.4.1980, W. Wildpret de la Torre, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, M. del Arco Aguilar, A. García Gallo y C. Rodríguez (TFC 16559,16426); Puerto de la Torre, nivel del mar, 30.4.1980, W. Wildpret de la

Torre, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, M. del Arco Aguilar, C. Rodríguez y A. García Gallo (TFC 16537); Bco. Ugaín (Ugán), 14.4.1976 W. Wildpret de la Torre (TFC 22985).

GRAN CANARIA: Punta Arinaga, 23.6.1971, Sventenius (LPA 10621); Telde, Playa El Cortijo (UTM 28R 046172-310025), 17.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40551); Punta de Arinaga (UTM 28R 461651-308252), 17.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43030); Desembocadura Bco. de Jinámar (UTM 28R 046080-310080), 17.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40550); Salinas de Tenefé (UTM 28R 045837-307656), 18.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43034); Al N de Castillo del Romeral (UTM 28R 045540-307503), 18.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43027); Al S de Juncalillo del Sur (UTM 28R 045107-307395), 18.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 40553); Arinaga (UTM 28R 46165-308252), 03.02.2007, MAPM (ORT 39318, 39319, 39320, 39321); Maspalomas, por encima oasis (UTM 28R 044115-306885), 19.3.2011, MAPM (ORT 43026); c. Salinas de Tenefé (UTM 28R 045837-307656), 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 43028); Al N Castillo del Romeral (UTM 28R 045540-307503), 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 43033); Playa del Cardón, 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 43035); Arinaga, 50 m, 11.3.1973, H. Metlesics (TFC 4354); Bco. Guayadeque, desembocadura del barranco, 1.11.1989, F. Amor, P.L. Pérez de Paz (TFC 30538, 30539); Bco. Guayadeque, desembocadura del barranco, 12.2.1990, F. Amor, P.L. Pérez de Paz (TFC 30560); Cabecera este de la pista del aeroclub de Gran Canaria (San Bartolomé de Tirajana) (UTM 28R 050-317), 3.12.1996, M. del Arco Aguilar y A. Díaz Hernández (TFC 40416).  
TENERIFE: Llano de Teno, 4.3.1950, Sventenius (ORT 2933).

**Número cromosómico:**  $2n= 18$  (Fig. 80). Lanzarote: Yaiza, Llanos del Rubicón, 20.07.2007, ORT 39321. Teguiise, Los Ancones, 17.07.2007, ORT 39297. Fuerteventura: Caleta de Fuste, 17.6.2008, ORT 43029.

Primer recuento de cromosomas en esta especie. Para la discusión ver mismo apartado en *S. fruticosa*.



**Fig. 80.** Aspecto de los cromosomas en profase de *S. mollis*.

**Marcadores ISSR:** el análisis con seis cebadores *ISSR* de 96 individuos de *S. mollis* originó un total de 142 bandas, presentando un 100 % de las mismas carácter polimórfico (Tabla 43). El tamaño de las bandas se situó entre los 250 y los 1500 pb, mientras que su número por cebador osciló entre los 15 y los 31 (la media fue 23,66).

**Tabla 43.** Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en *S. mollis*.

Cebador	Nº de bandas amplificadas	Nº de bandas polimórficas	% bandas polimórficas
810	15	15	100
818	23	23	100
834	30	30	100
844	25	25	100
857	31	31	100
880	18	18	100

Para las poblaciones de *S. mollis*, el valor medio del índice de *Shannon* fue 0,343, desde un valor mínimo de  $I = 0,191$  en la población de Los Ancones (ANC-L) a un valor máximo de  $I = 0,402$  en Llanos del Rubicón (RUB-L) (Tabla 44). El porcentaje de *loci* polimórficos mostró el mismo patrón que la variable anterior, con valores comprendidos entre el 26,76 y el 76,76 %.

**Tabla 44.** Índice de *Shannon* (I) y porcentaje de *loci* polimórficos (P) de las poblaciones de *S. mollis* analizadas.

Cód.	Población	Índice de <i>Shannon</i>	% <i>loci</i> polimórficos
<b>CMS-F</b>	Cardón-Marcos Sánchez	0,392	76,76
<b>ROM-C</b>	Castillo del Romeral	0,366	69,01
<b>RUB-L</b>	Llanos del Rubicón	0,402	76,76
<b>SPC-L</b>	S Playa de los Cocoteros	0,323	57,75
<b>ARI-C</b>	Arinaga	0,357	65,49
<b>TEN-C</b>	Salinas del Tenefé	0,367	69,01
<b>JIN-C</b>	Jinámar	0,366	68,31
<b>JUNS-C</b>	Juncalillo del Sur	0,357	54,93
<b>ANC-L</b>	Los Ancones	0,191	26,76
<b>MAS-C</b>	Maspalomas	0,299	54,23
<b>TES-L</b>	Llanos de Teseguite	0,352	34,51

El cálculo de la variabilidad genética encontrada en cada isla cuantificada mediante el índice de *Shannon* puso de manifiesto a Gran Canaria como la isla con mayor diversidad ( $I = 0,476 \pm 0,203$ ); seguida por Lanzarote ( $I = 0,460 \pm 0,211$ ) y Fuerteventura ( $I = 0,436 \pm 0,232$ ).

En el AMOVA (Tabla 45) se encontró diferenciación significativa en algunos de los niveles jerárquicos testados. La mayor parte de la varianza es atribuible a diferencias dentro de las poblaciones (81,14%), el resto entre poblaciones (21,72%), mientras que no se detectó diferenciación entre islas.

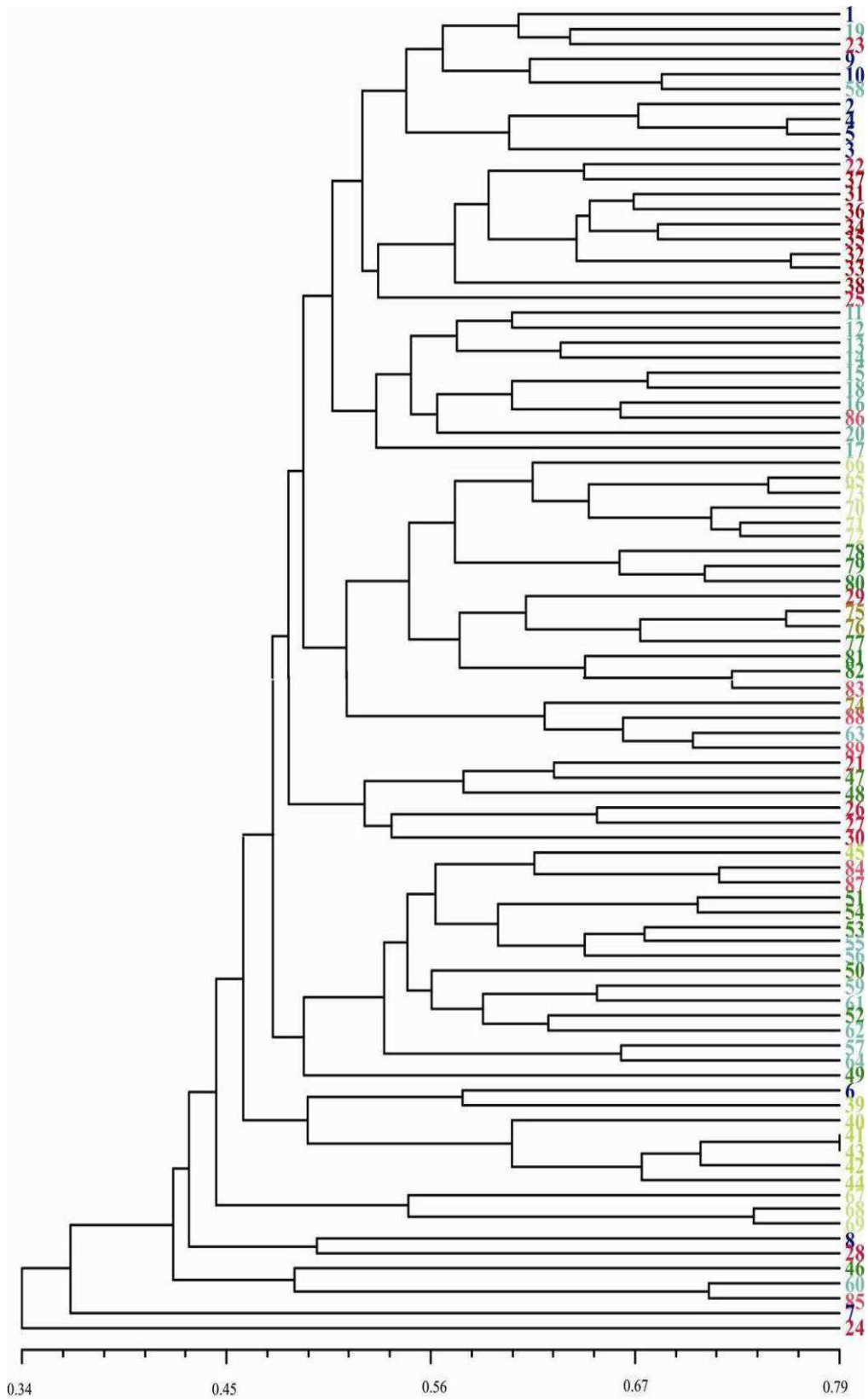
Tabla 45. Análisis de la varianza molecular en *S.mollis*.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación	P
Entre islas	2	14,262	-0,099	-2,86	0,762
Entre poblaciones dentro de las islas	8	70,791	0,758	21,72	<0,001
Dentro de las poblaciones	78	220,790	2,831	81,14	<0,001
<b>Total</b>	<b>88</b>	<b>305,843</b>	<b>3,488</b>		

Coefficiente de diferenciación  $\phi_{ST}$  = 0,199. El valor de **P** fue obtenido a partir de 1000 permutaciones.

El análisis *UPGMA* de individuos basado en la matriz de similitud de *Dice* arrojó una formación de grupos consecuente con el origen geográfico de los mismos, si bien se observa la inclusión de individuos de diferentes poblaciones en dichos grupos ( $r = 0,550$ ) (Fig. 81, véase página siguiente). A nivel general, un grupo conformado por las poblaciones de Cardón-Marcos Sánchez (CMS-F), S Playa de los Cocoteros (SPC-L) y Castillo del Romeral (ROM-GC), se diferenció de otro grupo compuesto por individuos provenientes de Los Ancones (ANC-L), Juncalillo del Sur (JUNS-GC) y Maspalomas (MAS-GC). Por último, también se detectó un tercer conjunto integrado por las localidades de Jinámar (JIN-GC) y Salinas de Tenefé (TEN-GC). El fenograma obtenido a partir del índice de similitud de *Jaccard* mostró una similar configuración al anteriormente comentado.

Los coeficientes de diferenciación  $\phi_{st}$  obtenidos para las diferentes poblaciones analizadas en *S. mollis* se muestran en la Tabla 46, oscilando entre valores muy bajos ( $\phi_{st} = 0,003$ ) entre las poblaciones de Castillo del Romeral (ROM-GC) y Los Ancones (ANC-L) y otros relativamente elevados ( $\phi_{st} = 0,351$ ) entre las localidades de Salinas de Tenefé (TEN-GC) y Juncalillo del Sur (JUNS-GC). Este último dato resulta destacable teniendo en cuenta la escasa separación geográfica entre dichas poblaciones, si tenemos en cuenta el conjunto de localidades estudiadas.



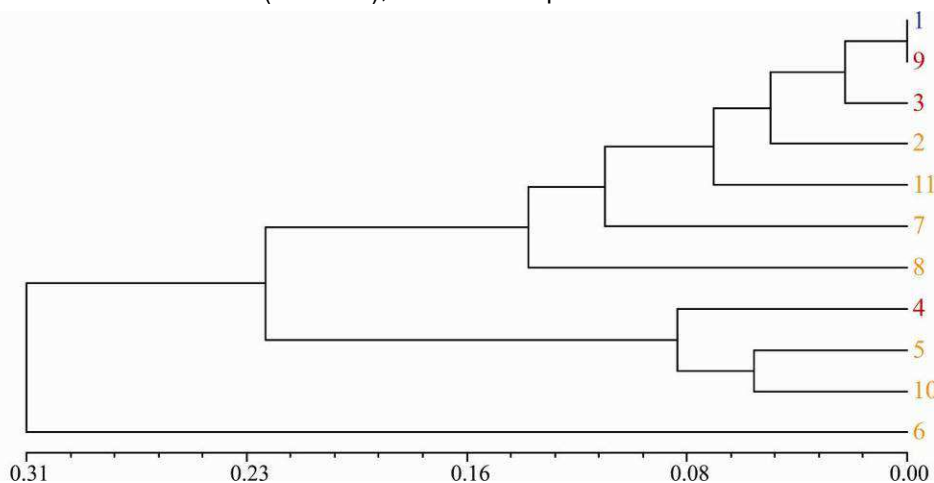
**Fig. 81.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. mollis* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice*. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, verdes-Gran Canaria. Eje X: índice de *Dice*.



**Tabla 46.** Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de *S. mollis* analizadas. El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones. Todos los valores fueron estadísticamente significativos excepto los señalados por un \*. En verde y rojo valores mínimo y máximo respectivamente.

	CMS-F	ROM-C	RUB-L	SPC-L	ARI-C	TEN-C	JIN-C	JUNC-C	ANC-L	MAS-C	TES-L
CMS-F	0,000										
ROM-C	0,064*	0,000									
RUB-L	0,044*	0,056*	0,000								
SPC-L	0,228	0,276	0,168	0,000							
ARI-C	0,121	0,272	0,086*	0,073*	0,000						
TEN-C	0,293	0,351	0,347	0,273	0,314	0,000					
JIN-C	0,020*	0,193	0,084	0,257	0,162	0,234	0,000				
JUNS-C	0,097	0,115	0,083	0,271	0,241	0,382	0,131	0,000			
ANC-L	0,003*	0,031*	0,004*	0,277	0,158	0,277*	0,058	0,191	0,000		
MAS-C	0,172	0,283	0,133	0,093	0,056*	0,260	0,215	0,260	0,259	0,000	
TES-L	0,114	0,096	0,050*	0,331	0,278	0,367	0,183	0,192	0,020*	0,306	0,000

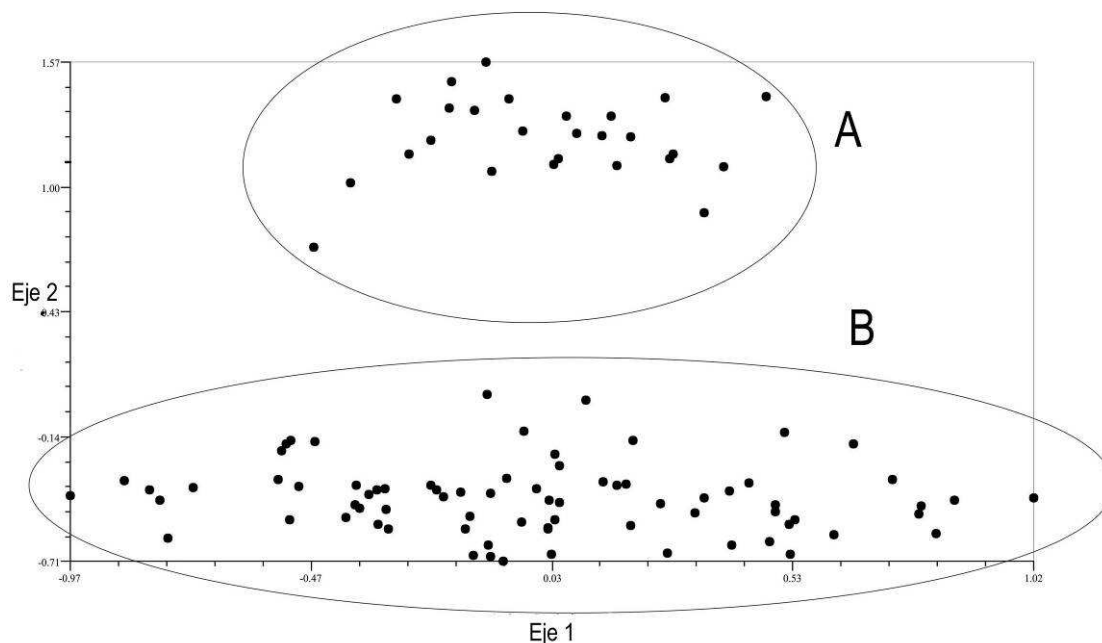
El dendrograma del análisis *UPGMA* construido a partir de las distancias (coeficiente  $\phi_{st}$ ) entre poblaciones, organizó a dichas poblaciones en dos grupos ( $r= 0,866$ ) (Fig. 82). El primero de ellos estuvo formado por las poblaciones S Playa de los Cocoteros (SPC-L), Arinaga (ARI-GC) y Maspalomas (MAS-GC) y el segundo por el resto de poblaciones, a excepción de la localidad de Salinas de Tenefé (TEN-GC), la cual se dispuso aislada del resto.



**Fig. 82.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de *S. mollis* estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ). Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, naranjas-Gran Canaria. Eje X: coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ).

Debido a la controversia en la separación específica de *S. mollis* y *S. fruticosa* comentada anteriormente, se realizaron además diversos análisis con los individuos de ambas especies para estudiar la diferenciación genética existente entre las mismas, utilizando para ello los marcadores obtenidos mediante la amplificación con los cebadores 818, 834, 844 y 857. Fueron efectuados un análisis de agrupamiento *UPGMA* utilizando el índice de similitud de *Dice* como valor de similitud entre individuos y un *PCoA* con el índice de distancia calculado a partir de dicho índice de similitud (Fig. 83).

Ambos análisis separaron claramente las poblaciones de ambas especies y por lo tanto apoyan la separación de estos individuos en dos entidades taxonómicas independientes, si bien como ya ha sido comentado anteriormente las diferencias morfológicas observadas entre ambas especies no fueron muy elevadas.



**Fig. 83.** Análisis PCoA con los individuos de *S. fruticosa* y *S. mollis* estudiados. El primer eje explica el 5 % del total y el eje 2 el 4 %. **A.** Individuos de *S. fruticosa*. **B.** Individuos de *S. mollis*.

**Fenología:** en flor desde (Febrero) Marzo hasta Junio (Julio). En fruto de Abril a Julio.

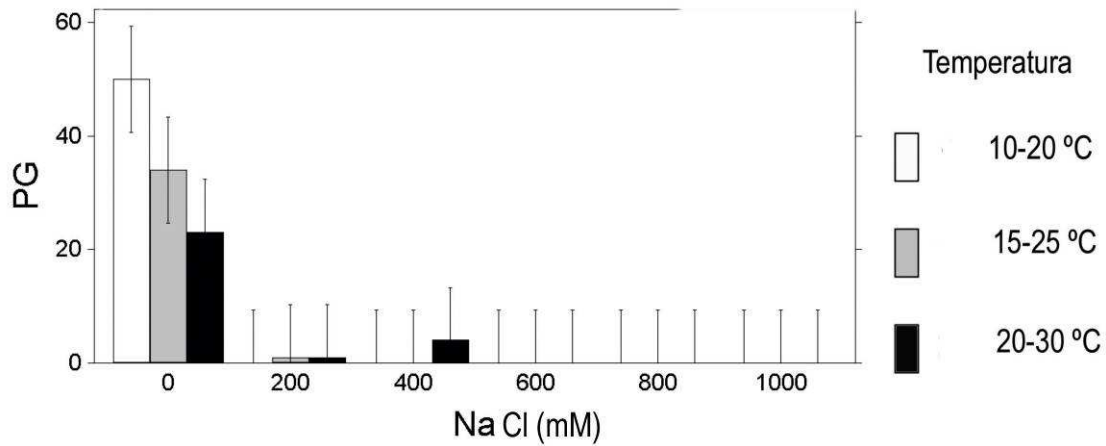
**Comportamiento germinativo:** el test de *Kruskal-Wallis* mostró diferencias significativas en el porcentaje y la velocidad de germinación de las semillas de *S. mollis* con respecto a la salinidad (Tabla 47).

**Tabla 47.** Valores del *Kruskal-Wallis* para los parámetros germinativos analizados en *S.mollis*. \* $p < 0,01$ . n.s.: no significativo.

Variable	Temperatura	Salinidad	SxT
PG	0,990 n.s.	55,004**	-----
VG	1,138 n.s.	55,121**	-----
PR	9,434**	20,302**	-----

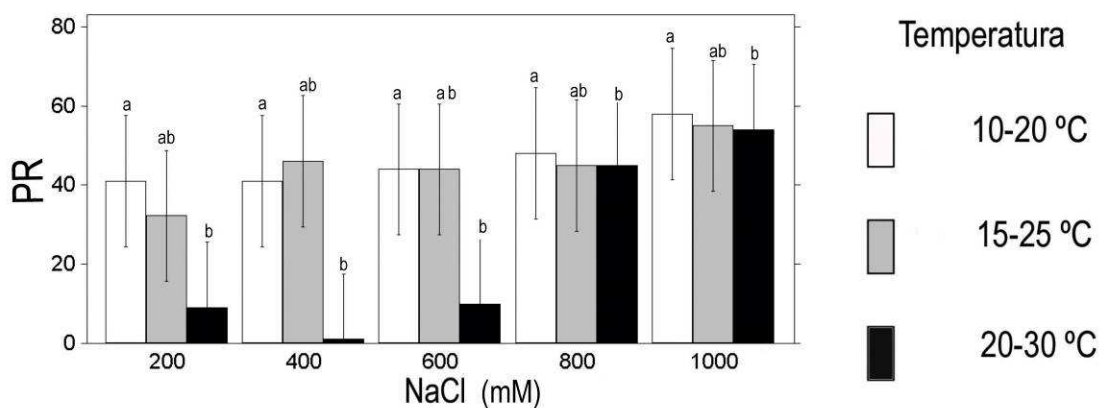
El análisis a posteriori de los rangos de las medias efectuado mediante el programa STATISTIX (2009) reveló diferencias significativas entre el tratamiento control y el resto. El mayor porcentaje de germinación (50 %) y velocidad de germinación (19,68) se alcanzaron con los

ensayos con una temperatura menor (10-20 °C, ver Fig.84). El porcentaje de germinación resultó bajo en los tratamientos con 200 y 400 mM de NaCl, resultando totalmente inhibida la germinación a concentraciones mayores. La velocidad de germinación experimentó un rápido descenso a partir de una concentración salina de 200 mM.



**Fig. 84.** Porcentaje de germinación (PG) de las semillas de *S. mollis* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

La tasa de recuperación resultó significativamente diferente para los dos parámetros considerados (Tabla 47). En lo que se refiere al factor temperatura, sólo existieron diferencias significativas entre los tratamientos de 10-20 °C y 20-30 °C, mientras que respecto a la salinidad, los tratamientos con valores de 1000 mM y 800 mM de concentración salina resultaron significativamente distintos del resto (ver Fig. 85). El valor máximo de recuperación alrededor del 60 % se alcanzó en tratamientos con temperaturas de 10-20 °C y concentraciones de 1000 mM.



**Fig. 85.** Porcentaje de recuperación (RG) de las semillas de *S. mollis* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl. Las diferentes letras representan diferencias significativas entre tratamientos ( $p < 0,05$ ).

En resumen, las semillas de *S. mollis* mostraron un comportamiento similar al resto de las especies analizadas, con bajos porcentajes de germinación en condiciones sin salinidad y disminución de la misma con un incremento de la temperatura. El porcentaje de recuperación reveló un comportamiento sorprendente en la germinación de las semillas, resultando favorecida en aquellas expuestas a mayor temperatura y condiciones de salinidad, hecho en desacuerdo con lo detectado en general para otras especies de halófitos, en las cuales las altas temperaturas y altas concentraciones salinas disminuyen la recuperación (KHAN & UNGAR, 1997; WANG *et al.*, 2008; ORLOVSKY *et al.*, 2011).

**Autoecología:** frecuente en llanuras arcilloso-pedregosas (de textura franco-arenosa a franco-arcillo-arenosa), generalmente salinas (C.E. entre 3,85-28,50 dS/m), a lo largo de bordes de carreteras, áreas removidas, salinas abandonadas, etc. Desde el punto de vista bioclimático tiene su óptimo en el piso Inframediterráneo desértico hiperárido-árido (T= 22-19,8 °C; P= 70-140 mm). Especie característica de comunidades halo-nitrófilas del *Chenoleoidion tomentosae*.

A esta especie la podemos observar en las siguientes comunidades:

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

*Chenoleoidetalia tomentosae* Sunding 1972

*Chenoleoidion tomentosae* Sunding 1972

**-Chenoleoideo tomentosae-Suaedetum mollis** Sunding 1972 *corr.* Reyes, Wildpret & León 2001 (L, F, C)

*Suaeda mollis* es característica de un matorral nitrohalófilo de porte achaparrado y escasa cobertura, que se desarrolla sobre suelos pobres, arcilloso-pedregosos, recubiertos a veces de arenas organógenas de origen eólico y con elevados índices de salinidad. La estructura de la comunidad se manifiesta por su escasa biomasa debida al estrés hídrico que esta soporta y a la violencia del viento que con su barrido contribuye de forma activa a la erosión superficial de estos suelos (Anexo I, inv. 6).

La degradación de otras comunidades vegetales de su entorno permite la introgresión de esta especie en matorrales del *Frankenio capitata-Suaedetum verae*, del cinturón halófilo costero de roca (*Frankenio ericifoliae-Zygophylletum fontanesii*), etc., siendo capaz de alcanzar otros territorios desestructurados por la roturación de terrenos para el cultivo o por la construcción de carreteras. En estos nuevos ambientes *Suaeda mollis* puede participar con otras especies agresivas del *Chenoleoideo tomentosae-Salsoletum vermiculatae* (L, F), *Launaeo-Schizogynnetum sericeae* (C) o *Polycarpo-Nicotianetum glaucae* Sunding 1972 (L, F, C).

**Estado de conservación:** sin peligro.

**4. *Suaeda vera*** Forssk. ex J.F. Gmel. *Onomat. Bot. Compl.* 8: 797 (1776).

[≡ *S. vera* Forssk. ex J.F. Gmel., *Syst. Nat.* 13 (2): 503 (1791).

= *Chenopodium fruticosum* L., *Sp. Pl.*: 221 (1753).

= *Suaeda fruticosa* auct., non Forssk. ex J.F. Gmel.]

**nom. vern.:** "mato moro" (KUNKEL, 1971; REYES-BETANCORT, 1998).

**Descripción:** arbustos de hasta 1,5 m, glabros. Ramas principales de 2-4 mm de diámetro, las secundarias de 1-3 mm, de color generalmente blanquecino. Tallos jóvenes generalmente verdes, raramente rojizos, de 0,8-1 (1,5) mm. Cotiledones de 1,5-2 x 0,10-0,15 cm. Hojas alternas, sésiles, oblongo-lineares, cilíndricas, de 6-14 (27) x 1-2 mm. Inflorescencia terminal espiciforme, usualmente ramificada. Brácteas como las hojas, pero sucesivamente más cortas, de 3-9 (12) x 1-2 mm. Bractéolas membranosas, ovado-trianguulares, con margen entero o erosodentado, de 0,5-1,0 x 0,4-1,0 mm. Flores sésiles, dispuestas en glomérulos axilares de (1) 3-7 flores, la flor central bisexual y protógina de 1,2-2,0 x 1,2-2,0 mm, las laterales pistiladas con rudimentos estaminales, de 1-1,5 x 1-1,2 mm. Tépalos 5, fusionados por 1/3-1/2 desde la base, lóbulos libres incurvados, de 0,5-1,2 mm de largo, con márgenes membranosos y ápices cuculados, persistentes, acrescentes. Estambres 5, epitépalos, filamentos acintados, de 0,7 mm antes de la anthesis a 1-1,5 mm en fructificación, sobrepasando finalmente los tépalos. Anteras dorsifijas de 0,5-1,0 x 0,3-1,0 mm. Ovario ovoide o piriforme, con ápice truncado, de 1,0-1,2 (1,4) x 0,4-0,8 mm, estigmas en número de (2) 3 (5), planos, unidos en forma de corona, de 0,2-0,6 mm largo. Semillas horizontales en forma de gota o globulares, de (0,8) 1-1,4 x 1 mm, con pico; testa usualmente negra brillante.

**Typus (Lecto-):** pliego Forssk. N° 161 C! (PEDROL & CASTROVIEJO, 1988).

**Comentario:** no han sido halladas diferencias morfológicas en los caracteres florales entre las distintas poblaciones estudiadas, si bien la especie ha presentado variabilidad con respecto al hábito. En algunas localidades muy nitrófilas y alteradas se han hallado plantas con un porte erecto con ramas divaricadas que contrasta con el habitual desarrollo más postrado, de largas ramas secundarias y ramas de renuevo dispuestas en un ángulo de casi 90° con las primeras. Las hojas de la población tinerfeña de Punta Teno presentaron un color glauco anormal, que las asemejaba a *S. ifniensis*, si bien el resto de caracteres coincidieron plenamente con *S. vera*.

**Distribución global:** Macaronesia, región Mediterránea y costa atlántica de Portugal, España, Francia e Inglaterra (PEDROL *in* CASTROVIEJO, 1990).

**Distribución regional:** Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife y La Gomera. Existen citas de esta especie que no hemos podido corroborar para La Graciosa, Alegranza y Montaña Clara (REYES-BETANCORT, 1998) perteneciendo, a nuestro parecer, a confusiones con *S. ifniensis*.

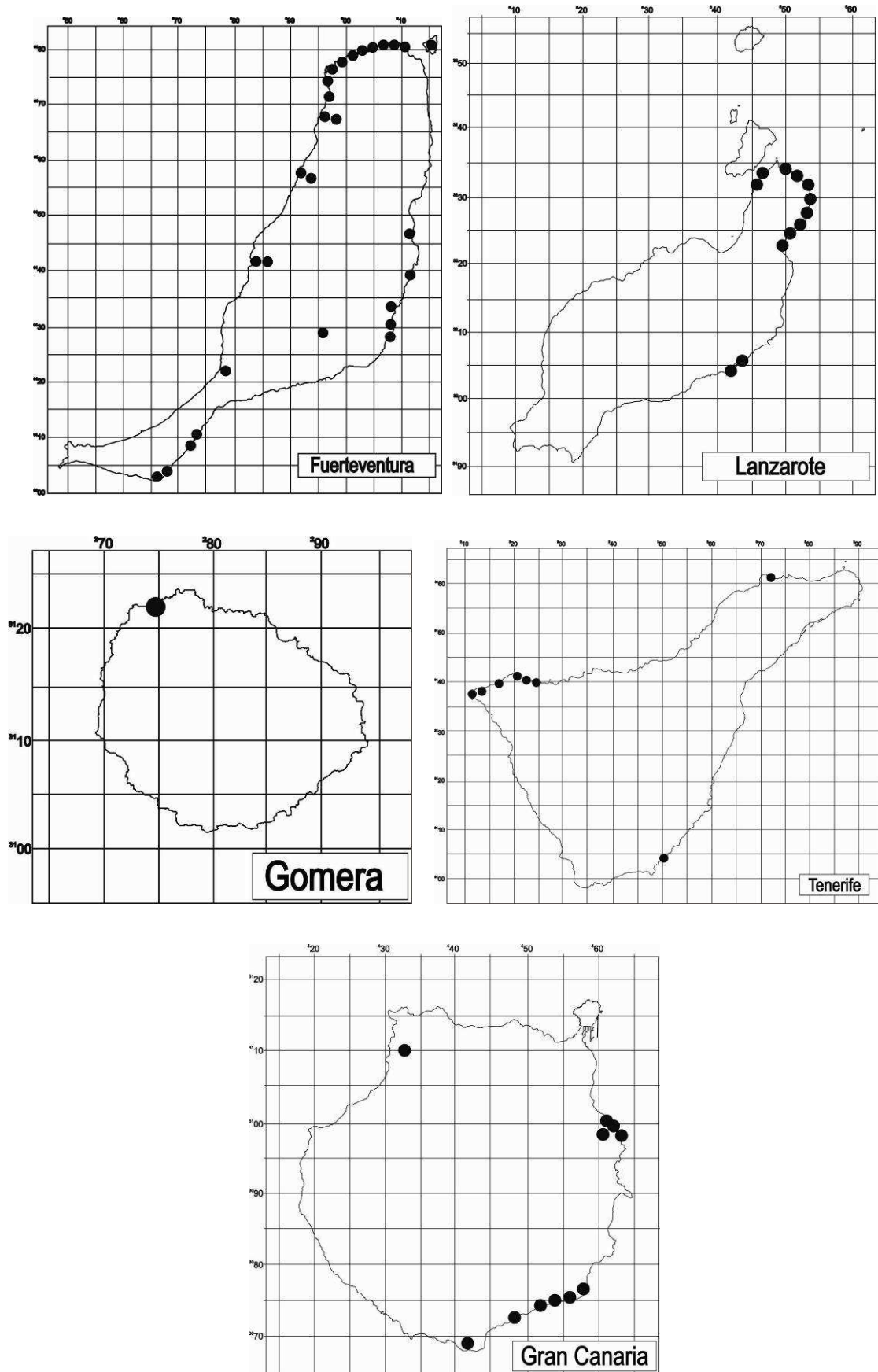


Fig. 86. Mapa de distribución de *S. vera* en las islas Canarias.

**Material examinado:** LANZAROTE: al pie del risco de Famara, Matos Verdes, Punta del Gallo, rocas marítimas, más o menos abundante 15.4.1968, Sventenius (ORT 22721, 22771); El Golfo, entre lava, abundante, Sventenius, 9.5.1948 (ORT 24196); Costa al E del Caletón Blanco (UTM 28R 06523-32321), 19.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39307); Playa Mujeres (UTM 28R 065151-322553), 18.7.2007, JARB y MAPM (ORT 43044); Punta Escamas (UTM 28R 065318-322734), 18.7.2007, JARB y MAPM (ORT 39308); Salinas de El Río (UTM 28R 064632-323280), 16.11.2007, ASG y MAPM (ORT 39309); Playa de La Garita (UTM 28R 064935-322311), 18.07.2007, JARB y MAPM (ORT s.n.); Mirador de Guinate, 28.12.1993, JARB (TFC 49088); Haría, bajo de los Sables (UTM 28R 06528-32320), JARB, 3.12.1997 (TFC 41068, 41069, 41070); Riscos de Famara, fuente nitrófila, 24.3.1975, P.L. Pérez de Paz y J.R. Acebes Ginovés (TFC 4787); Arrecife, punta de la Lagarta (UTM 28R 0642-3203), JARB (TFC 37796); Órzola, saladar del Caletón Blanco, 28.12.1993, JARB (TFC 38951); Playa de la Cantería, 1.6.1994, A. Díaz y JARB (TFC 36780); Órzola, salinas abandonadas (UTM 28R 06507-32334), 7.8.1997, JARB (TFC 41061); Aeropuerto Conil, 17.2.1978, E. Beltrán Tejera, M.C. León Arencibia, J.R. Acebes Ginovés y M. del Arco Aguilar (TFC 26962).

FUERTEVENTURA: Lobos, alrededores de La Laguneta, sitios pedregosos-arenosos, abundante, 5.4.1955, Sventenius (ORT 1352); s. loc., Sventenius (ORT 21902, 21904); La Punta (Corralejo), 4.3.1965, Fco. Navarro Artilles (ORT 21903); Saladar de Jandía, 26.2.1986, B. Navarro y V. Montelongo (LPA 14007); Ensenada de Toneles, 15.6.1982, ASG y M. Fernández (ORT 29388); Los Molinos (UTM 28R 059172-315764), 23.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39314); Majanicho (UTM 28R 060325-317986), 17.6.2008, JARB, IRG y MAPM (ORT 39312); Al N de las Salinas del Carmen (UTM 28R 061277-315882), 23.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39315); Bco. de Catalina García, tarajal (UTM 28R 059550-313010), 23.2.2007, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39317); Playa de Ugán, 14.4.1976, W. Wildpret de la Torre y E. Barquín (TFC 11120); Puerto de las Peñas, 30.3.1975, J.R. Acebes Ginovés y P.L. Pérez de Paz (TFC 4591); Llano de la Higuera, próx. a Tuineje, 5.12.1994, E. Beltrán Tejera y J.L. Rodríguez Armas (TFC 36806); Playa cerca de Majanicho (UTM 28R 0606-3180), 2.5.2005, G. Cruz Trujillo y P.L. Pérez de Paz (TFC 48651); El Matorral, frente hotel Palm Garden (UTM 28R 0565-3102), 14.1.2005, G. Cruz Trujillo, P.L. Pérez de Paz y R. González González (TFC 48446); Saladar de Risco del Paso, Jandía (UTM 28R 0572-3109), 14.4.2003, S. Scholz (TFC 47927); Punta Guadalupe, 1.12.1978, C. Rodríguez Piñero (TFC 33994); Manantial del Tarajalillo, 1.5.2004, S. Scholz (TFC 45548); Embalse de Los Molinos, 100 msm, 6.12.1994, E. Beltrán Tejera y J.L. Rodríguez Armas (TFC 36812); Bco. Ajui y Madre del Agua, 4.5.1980, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, M. del Arco Aguilar, C. Rodríguez Piñero y A. García Gallo (TFC 34080); Isla de Lobos, 6.1986, W. Wildpret de la Torre, M.C. León Arencibia, J. Afonso Carrillo y M.C. Rodríguez (TFC 32645); Puerto de la Torre, 30.4.1980, W. Wildpret de la Torre, M.C. León Arencibia, I.E. La Serna, M. del Arco Aguilar, A. García Gallo y C. Rodríguez (TFC 16536); Jandía, playa Mateles, 2.5.1981, B. Méndez Pérez y J.R. Acebes Ginovés (TFC 24999); Playa de Jandía, vegetación de *Salicornietea*, A. Santos (TFC 782). Isla de Lobos, 17.4.1984, E. Beltrán Tejera (TFC 24916); Playa de Corralejo, 1.1981, M. González (TFC 24357).

GRAN CANARIA: Playa de Telde, 19.3.1947, Sventenius (ORT 8325); Playa de Telde, locos arenosos y secos, más o menos abundante, 19.3.1947, Sventenius (ORT 8556); Bco. Jinamar, 50 m, 30.4.1974, G. Kunkel (LPA 17194); Desembocadura Bco. de Jinámar (UTM 28R 046080-310080), 17.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43048); Borde carretera hacia Agaete, a la altura Bco. del Juncal (UTM 28R 043240-311073), 17.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43046); Playa de El Cortijo (UTM 28R 046172-310025), 17.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43047); Salinas de Tenefé (UTM 28R 045837-307656), 18.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 39311); Al N del Castillo del Romeral (UTM 28R 045540-307503), 18.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43051); Al N del Castillo del Romeral (UTM 28R 045540-307503), 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 43052); Al S de Juncalillo del Sur (UTM 28R 045284-307455), 18.2.2009, JARB, ASG, IRG y MAPM (ORT 43050); Sitio de interés Científico Juncalillo del Sur (UTM 28R 045107-307395), 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 39310); Salinas de Tenefé (UTM 28R 045837-307656), 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 43049); Maspalomas, por encima oasis (UTM 28R 044115-306885), 19.3.2011, MAPM (ORT 43041); Entre playa del Cardón y salinas Juncalillo del Sur (UTM 28R 045180-307426), 25.7.2007, JARB y J. Navarro (ORT 43053).

TENERIFE: Buenavista, *ad pedem promontorio* "Roque de El Fraile", *habitat in clivo abrupto glareoso juxta plagam, status pauca*, 10 m, 23.5.1944, Sventenius (ORT 2932, 17911, 17912); Roque de El Fraile, 14.3.1948, Sventenius (ORT 16932); Punta de Teno, abundante, 4.3.1950, Sventenius (ORT 16933, 16936); Punta de Teno, abundante, 12.9.1944, Sventenius (ORT 17213); Costa de Los Silos, Sibora (UTM 28R 03219-31407), 22.2.2007, I. Hildebrandt,

IRG y MAPM (ORT 43045); Llanura de Teno (UTM 28R 031270-313866), 31.5.2009, JARB y MAPM (ORT 43042); Entrada al Golf del Sur (UTM 28R 034161-310344), 27.7.2008, MAPM (ORT 39313); Playa Mta. Pelada (UTM 28R 035047-310449), 31.5.2009, JARB y MAPM (ORT 43043); Al lado cementerio de Garachico (UTM 28R 032547-313990), 7.8.2007, IRG, I. Hildebrandt y MAPM (ORT 40547); Punta de Teno, 3.3.2006, JARB y ASG (ORT 38741); Borde paseo marítimo entre playa La Arena y playa de El Fraile, 15.1.2006, MAPM (ORT 38742); Punta Teno, a la derecha del faro (UTM 28R 031167-313697), 7.8.2007, IRG, I. Hildebrandt y MAPM (ORT 40549); Caleta de Interián, salida para Sibora, 16.2.2006, JARB y ASG (ORT 38705); Los Silos, 1995-1996, V. Lucía Sauquillo (TFC 46006); Playa de los Troches, Punta del Hidalgo, 8.12.1997, Fco. J. Marco Platzdache (TFC 41214); Pta. de Buenavista, Los Silos (UTM 28R 0321-3141), 11.3.1990, V. Lucía Sauquillo, C. Acosta (TFC 38211); Teno bajo, próximo al litoral, 20.3.1982, E. Beltrán Tejera, W. Wildpret de la Torre, M. del Arco Aguilar, L. Negrín Sosa y S. Socorro (TFC 21012); Litoral de Los Silos, W. Wildpret de la Torre, L. Gallo y A. Santos (TFC 622).

LA GOMERA: Arguamul, 200 m, en laderas arcillosas pedregosas, transgresiva en comunidades de *Euphorbia aphylla* y *Neochamaelena pulverulenta*, 13.12.1976, M. Fernández (ORT 26770), *ibid.* (UTM 28R 27439-31215), 28.6.2010, JARB, IRG y MAPM (ORT 42447, 42448, 42449); Costa Norte, A. Díaz Hernández y M.V. Lacalzada (TFC 46005).

CATALUÑA : Llobregat, Prat Vernus, 7.1889, Tremols (ORT 19942). MADEIRA: Ilheu do Farol, 24.5.1954, Malato Beliz (ORT 1054); Punta de San Lorenzo, 6.1977, V. Montelongo (LPA 10626). MURCIA: isla Hormiga, 8m, roquedo calizo, C. Aedo y P. Sánchez, 8.2.2004 (LPA 20628). MALLORCA: Marismas, Can Pastilla, 24.7.1951, Palau Ferrer (ORT 9880). SALVAJES: Pequeño pitón, *loco arenoso-salino, sat pauca*, 13.5.1953, Sventenius (ORT 1146); Gran Salvaje, ladera S diques basálticos borde exterior de la gran llanura central, bastante escasa, 10.4.1968, Sventenius (LPA 10624, 10625); Gran Pitón: *loco arenoso salino, sat abundante*, 13.5.1953, Sventenius (LPA 15335, 15336).

**Número cromosómico:**  $2n=36$  (Fig. 87). Tenerife: Buenavista, 07.08.2007, ORT 40549. Fuerteventura: Catalina García, 23.2.2007, ORT 39317. Lanzarote: Punta Mujeres, 18.07.2007, ORT 43044.

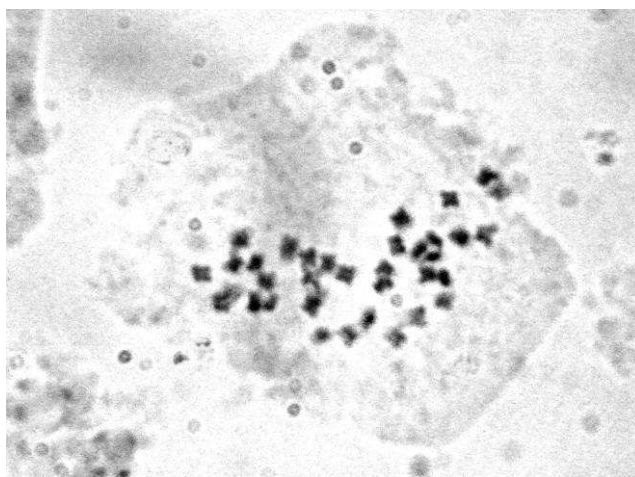


Fig. 87. Aspecto de los cromosomas de *S. vera*.

*S. vera* presenta una serie poliploide (LAGO CANZOBRE, 1989), para la que se conocen los números  $2n= 18$ ,  $2n= 36$  y  $2n= 54$  (LABADIE, 1976; CASTROVIEJO, 1982; PASTOR *et al.*, 1990; DEMPSEY *et al.*, 1994).

**Marcadores ISSR:** el número de bandas amplificadas entre los 80 individuos analizados en *S. vera* ascendió a 159, con un 98 % de las mismas de carácter polimórfico. Para los seis cebadores analizados el número de bandas detectadas se situó entre los 23 y los 30 (26,5 de



media), con un tamaño molecular de las bandas oscilante entre los 350 y los 1700 pb, mientras que el porcentaje de bandas polimórficas por cebador fue muy alto (del 96 al 100%).

**Tabla 48.** Cebadores utilizados, número de bandas amplificadas, número y porcentaje de bandas polimórficas en *S. vera*.

Cebador	Nº de bandas amplificadas	Nº de bandas polimórficas	% bandas polimórficas
834	26	25	96
844	30	30	100
847	27	27	100
864	23	22	96
880	25	24	96
890	28	28	100

La Tabla 49 detalla los diferentes índices de variación genética calculados para cada una de las poblaciones estudiadas. Tanto el índice de *Shannon* como del porcentaje de *loci* polimórficos mostraron un comportamiento similar, revelando la mayor diversidad genética en la población de Castillo del Romeral (ROM-GC) ( $I= 0,384$ ,  $P= 71,07\%$ ), mientras que las localidades con menor variabilidad correspondieron a Catalina García (BCG-F) ( $I= 0,270$ ) y Agaete (AGA-GC) ( $P= 16,35\%$ ).

**Tabla 49.** Índice de *Shannon* (*I*) y porcentaje de *loci* polimórficos (*P*) de las poblaciones de *S. vera* analizadas.

Cód.	Población	Índice de <i>Shannon</i>	% de <i>loci</i> polimórficos
ROM-C	Castillo del Romeral	0,384	71,07
GAR-L	La Garita	0,322	61,64
MUJ-L	Punta Mujeres	0,376	72,33
MER-L	Caletón del Mero	0,350	67,92
JUNS-C	Juncalillo del Sur	0,332	62,26
AGA-C	Agaete	0,291	16,35
MAJ-F	Majanicho	0,294	43,40
BCG-F	Catalina García	0,270	49,69

Los resultados del análisis de diversidad genética por isla muestran a Lanzarote con un índice de *Shannon* más elevado ( $I= 0,444 \pm 0,219$ ); que Gran Canaria (valores de  $I= 0,441 \pm 0,441$ ) y Fuerteventura ( $I= 0,348 \pm 0,272$ ), si bien es importante matizar que los bajos valores hallados en Fuerteventura podrían estar debidos a los escasos individuos muestreados.

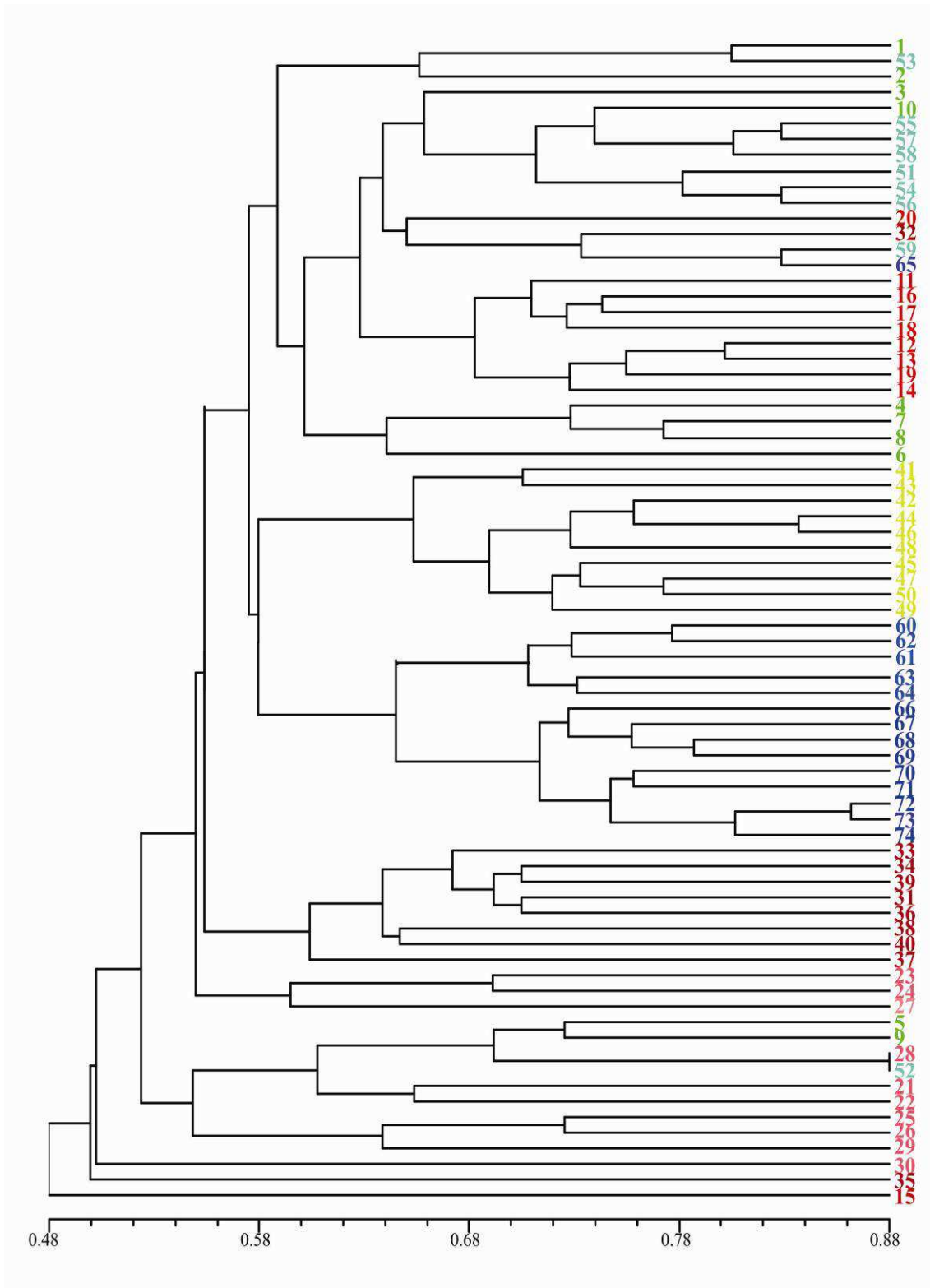
Los resultados del análisis de la estructura genética de las poblaciones mostraron que la variabilidad detectada dentro de las poblaciones correspondió a un 76,52 %, mientras que entre islas la diferenciación no resultó significativa (4,42 % del total, Tabla 50). En estos análisis no se tomaron en cuenta los resultados de cinco cebadores, los cuales presentaron demasiados datos inciertos, aunque sí fueron considerados para los análisis de agrupamiento y ordenación.

**Tabla 50.** Análisis de la varianza molecular en *S. vera*.

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación	P
Entre islas	2	23,968	0,148	4,42	0,104
Entre poblaciones dentro de las islas	5	42,198	0,639	19,06	<0,001
Dentro de las poblaciones	66	169,267	2,565	76,52	<0,001
<b>Total</b>	<b>73</b>	<b>235,432</b>	<b>3,352</b>		

**Coefficiente de diferenciación  $\phi_{ST}$**  = 0,235. El valor de **P** fue obtenido a partir de 1000 permutaciones.

El análisis de agrupamiento de los individuos mediante *UPGMA* basado en el índice de similitud de *Dice* reveló un agrupamiento bastante homogéneo de los individuos en grupos equivalentes a las poblaciones de procedencia de los mismos ( $r = 0,618$ ) (Fig. 88). A su vez estas poblaciones se relacionaron en un grupo conteniendo las poblaciones de Agaete (AGA-GC), Castillo del Romeral (ROM-GC) y La Garita (GAR-L), otro grupo que incluyó las poblaciones mayoreras además de la población de Juncalillo del Sur (JUNS-GC), mientras el resto de poblaciones se dispusieron independientes en el fenograma. El árbol fenético obtenido a partir del índice de similitud de *Jaccard* (véase en CD adjunto) mostró una conformación algo diferente al agrupamiento anterior, ya que la población de Juncalillo del Sur (JUNS-GC) no quedó asociada con las poblaciones de la isla de Fuerteventura.



**Fig. 88.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. vera* analizados utilizando el índice de similitud de *Dice*. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, verdes-Gran Canaria. Eje X: índice de *Dice*.

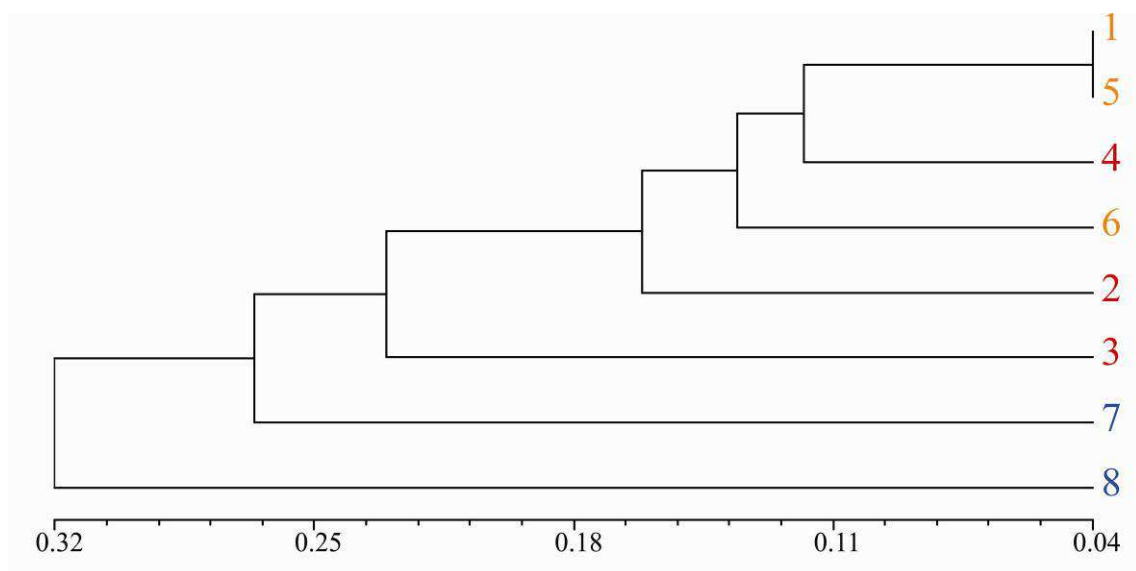
A continuación se presentan los valores de  $\phi_{st}$  entre poblaciones calculados con el programa *Arlequín* (Tabla 51). Un 46 % de los valores  $\phi_{st}$  se situaron por encima del 0,25, valor de diferenciación interpoblacional alto según lo indicado por HARTL & CLARK (1997). El valor

mínimo se obtuvo entre las poblaciones de Castillo del Romeral (ROM-GC) y Juncalillo del Sur (JUNCS-GC), mientras que las poblaciones más diferenciadas resultaron la localidad de Punta Mujeres (MUJ-L) y Bco. Catalina García (BCG-F) con un valor de  $\phi_{st}= 0,425$ . Cabe señalar el comportamiento totalmente opuesto de las dos poblaciones de Gran Canaria nombradas anteriormente, con respecto a las poblaciones de localidades próximas analizadas en *S. mollis*.

**Tabla 51.** Coeficientes de diferenciación ( $\phi_{st}$ ) entre las poblaciones de *S. vera* analizadas. El valor de P fue obtenido a partir de 1000 permutaciones. Todos los valores fueron estadísticamente significativos excepto los señalados por un \*. En verde y rojo valores mínimo y máximo respectivamente.

	ROM-C	GAR-L	MUJ-L	MER-L	JUNS-C	AGA-C	MAJ-F	BCG-F
ROM-C	0,000							
GAR-L	0,128	0,000						
MUJ-L	0,205*	0,299	0,000					
MER-L	0,109	0,177	0,264	0,000				
JUNS-C	0,044	0,191	0,105	0,133	0,000			
AGA-C	0,076	0,164	0,298	0,152	0,190	0,000		
MAJ-F	0,221	0,314	0,334	0,285	0,212	0,253	0,000	
BCG-F	0,325	0,335	0,425	0,342	0,314	0,248	0,275	0,000

El análisis *UPGMA* de poblaciones basado en los coeficientes  $\phi_{st}$ , no evidenció la formación de ningún grupo dentro de las localidades investigadas ( $r= 0,847$ ) (Fig. 89), si bien las dos poblaciones de Fuerteventura analizadas quedaron separadas del resto.



**Fig. 89.** Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de las poblaciones de *S. vera* estudiadas utilizando el coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ). Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojo-Lanzarote, azul-Fuerteventura, verde-Gran Canaria. Eje X: coeficiente de diferenciación interpoblacional ( $\phi_{st}$ ).

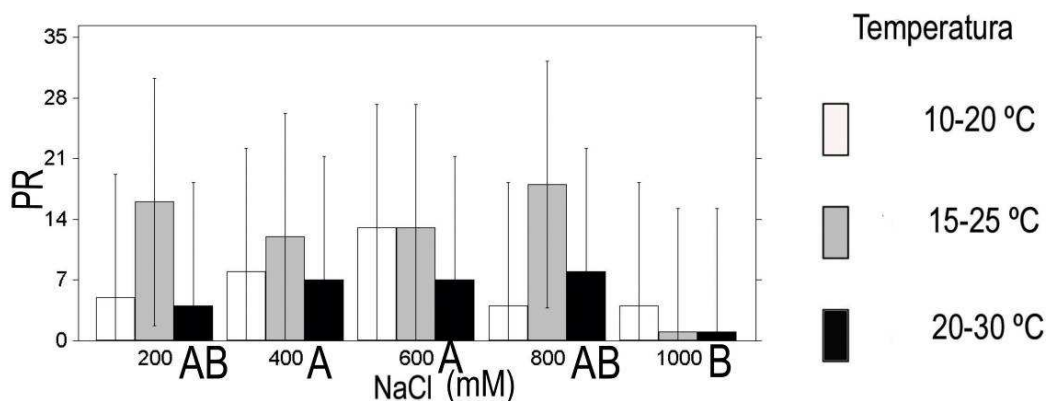
**Fenología:** floreciendo entre Febrero y Junio (Julio). En fruto entre Mayo y Agosto.

**Comportamiento germinativo:** la aplicación del test *Kruskal-Wallis* a los datos obtenidos mostró que el porcentaje y velocidad de germinación de las semillas en *S. vera* sólo estuvieron influidas por la salinidad del medio (Tabla 52). Las semillas únicamente germinaron en los tratamientos control en todas las temperaturas examinadas, aunque con unos valores muy bajos de alrededor del 10 %.

**Tabla 52.** Valores de *Kruskal-Wallis* para los parámetros germinativos analizados en *S. vera*. \*\*p<0,01. n.s.: no significativo.

Variable	Temperatura	Salinidad	SxT
PG	2,034 n.s.	47,92**	-----
VG	0,862 n.s.	54,15**	-----
PR	2,282 n.s.	14,67**	-----

El porcentaje de recuperación sólo estuvo significativamente afectado por el factor salinidad (Tabla 52). Los mejores resultados se obtuvieron en los tratamientos con concentraciones salinas de 200, 600 y 800 mM y dentro del régimen térmico 15-25 °C (Fig. 90), Tal y como se señaló para las variables anteriores los porcentajes obtenidos fueron muy bajos, produciéndose un brusco descenso de la recuperación a concentraciones de NaCl del orden de 1000 mM.



**Fig. 90.** Porcentaje de recuperación (PR) de las semillas de *S. vera* incubadas a 10/20 °C, 15/25 °C y 20/30 °C, bajo diferentes concentraciones de NaCl.

**Autoecología:** especie que crece en suelos de textura arenosa a franco-arcillosa generalmente en el litoral soportando niveles altos de salinidad (C.E. entre 66,8-96,50 dS/m). Característica de *Suaedenion verae*, aunque también por degradación puede desarrollarse en *Pegano-Salsoletea vermiculatae* pero siempre en suelos más o menos hidromórficos. Es una especie acompañante en lugares halo-hidromórficos con *Tamarix canariensis* Willd., así como en cinturones costeros.

Desde el punto de vista bioclimático la especie encuentra su óptimo en el piso bioclimático Inframediterráneo desértico-xérico hiperárido-semiárido (T= 22-19,5 °C; P= 70-300 mm). En vista del amplio rango de ombrotipos observados consideramos que estamos ante una especie indiferente al régimen térmico y pluviométrico, ligada por tanto más a las características hidromórficas de los suelos.

Se encuentra bien representada en las siguientes comunidades vegetales:

SARCOCORNIETEA FRUTICOSAE Br.-Bl. & Tüxen ex A. & O. Bolòs 1950

Sarcocornietalia fruticosae Br.-Bl. 1933

*Suaedion verae* (Rivas-Martínez, Lousã, T.E. Díaz, Fernández-González & J.C. Costa 1990)  
Rivas-Martínez, Fernández-González & Loidi 1999

**-*Frankenio capitatae-Suaedetum verae*** Reyes-Betancort, Rivas-Martínez & Wildpret 2002 *in* Rivas-Martínez *et al.* 2002 (L, F, C, T)

Principalmente en hondonadas de terrenos litorales frecuentemente sometidos a inundaciones por filtración del agua marina, donde *Suaeda vera* forma una comunidad casi monoespecífica, con una gran cobertura (Anexo I, inv. 21).

*Arthrocnemion macrostachyi* Rivas-Martínez & Costa 1984

*Arthrocnemenion macrostachyi* (Rivas-Martínez & Costa 1984) Rivas-Martínez & Costa 2011

**- *Zygophyllo fontanesii-Arthrocnemetum macrostachyi*** F. Galván & Santos 1984 (L, F)

En situaciones de borde o contacto *Suaeda vera* puede participar en las comunidades dominadas por *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) Moris *in* Moris & Delponte, especialmente en su límite superior a salvo de la acción directa de las mareas (Anexo I, inv. 10).

CRITHMO MARITIMI-LIMONIETEA Br.-Bl. *in* Br.-Bl., Roussine & Nègre 1952

Crithmo maritimi-Limonietalia Molinier 1934

*Frankenio ericifoliae-Astydamion latifoliae* A.Santos 1976

**- *Frankenio ericifoliae-Zygophylletum fontanesii*** Rivas-Mart., Wildpret, del-Arco, O.Rodríguez, P.Pérez, García-Gallo, Acebes, T.E.Díaz & Fern.Gonz. 1993 *corr.* A.Santos *in* Rivas-Mart., T.E.Díaz, Fern.Gonz., Izco, Loidi, Lousã & Penas 2002  
subas. ***suaedetosum verae*** O. Rodríguez, García Gallo & Reyes 2001 (L, F)

Principalmente en las costas septentrionales de las islas de Fuerteventura y Lanzarote *Suaeda vera* puede participar en las comunidades del cinturón halófilo sobre arenas y arcillas compactadas, caracterizando una raza ecogeográfica con una interesante especie local como es

el endemismo canario oriental *Limonium papillatum* (Webb & Berthel.) Kuntze var. *papillatum* (Anexo I, inv. 20).

PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

Forsskaoleo angustifoliae-Rumicetalia lunariae Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993

*Artemisio thusculae-Rumicion lunariae* Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993

**-*Artemisio thusculae-Rumicetum lunariae*** Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, Pérez de Paz, García Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fernández-González 1993

**+ variante con *Suaeda vera* (G)**

A las poblaciones de *Suaeda vera* localizadas en el NW de la isla de La Gomera hemos preferido asignarles el carácter de variante del extendido matorral de vinagreras e inciensos que caracterizan la etapa de sustitución en los ambientes semiáridos de las islas Canarias occidentales (Anexo I, inv. 7). La fuerte exposición de la costa norte de La Gomera a la maresía imprime el carácter halófilo a estas comunidades nitrófilas.

Chenoleoidetalia tomentosae Sunding 1972

*Chenoleoidion tomentosae* Sunding 1972

**-Comunidad de *Schizogyne sericea* y *Bassia tomentosa***

**+ variante con *Suaeda vera* (T)**

En la llanura de Teno Bajo, así como en el resto de la costa baja norteña de los Municipios de Buenavista y Los Silos, *Suaeda vera* forma parte importante de un matorral dominado por *Bassia tomentosa* (Anexo I, inv. 11). En nuestra opinión esta situación es el resultado de un ambiente sometido, por un lado al frecuente azote de la maresía y por otro a un aporte continuo de agua de escorrentía que proviene del antiguo acantilado costero relegado hoy en día hacia el interior por la actual plataforma costera. Esta variante tiene ciertas semejanzas con las comunidades de *S. vera* de la isla de Madeira (*Calendulo maderensis-Suaedetum verae* Capelo, J.C. Costa, Lousã, Fontinha, Jardim, Sequeira & Rivas-Martínez 2000) y de las islas Salvajes (*Suaedo verae-Limonietum callibotryi* Pérez de Paz & Acebes 1985). En nuestra opinión podría tratarse de una introgresión hacia el occidente de carácter finícola de la alianza *Chenoleoidion tomentosae* la cual se adentra en ocasiones en el ombrotipo semiárido bajo situaciones xerófilas acusadas.

NERIO OLEANDRI-TAMARICETEA Br.-Bl. & O. Bolòs 1958

Tamaricetalia Br.-Bl. & O. Bolòs 1958 em. Izco, Fernández-González & A. Molina 1984

*Tamaricion boveano-canariensis* Izco, Fernández-González & A. Molina 1984

**-*Suaeda verae-Tamaricetum canariensis* O. Rodríguez, García Gallo & Reyes 2001 (F, C)**

La casi constante hidromorfía que afecta a los suelos de los cauces de los barrancos majoreros y del sur de Gran Canaria permite el asentamiento, junto a *Tamarix canariensis*, de *S. vera* que actúa como diferencial de esta asociación (Anexo I, inv. 22).

**Estado de conservación:** se ha observado que algunas poblaciones en la isla de Tenerife (costas del municipio de Los Silos) han sido dañadas por la mejora y ampliación de carreteras, desmontes y limpieza de caminos.



### 3.3. CONSIDERACIONES GENERALES

#### 3.3.1. Género *Salsola* L.

##### Morfología

La caracterización morfológica llevada a cabo en este género ha revelado una gran variabilidad intrapoblacional en todas las especies para una gran cantidad de caracteres diagnóstico. Con respecto a los caracteres cualitativos estudiados, la densidad del indumento parece estar más ligada a las condiciones de crecimiento y plasticidad ecológica que fijada a linajes diferentes. Nuestras observaciones también nos permiten afirmar que en todos los tejidos jóvenes existe una mayor cantidad de pelos posiblemente para evitar la deshidratación, perdiéndose éstos a medida que los órganos van envejeciéndose (FAHN, 1986).

Otro carácter cualitativo que ha presentado una enorme variación intrapoblacional ha sido la morfología de las alas de los tépalos fructificados. Hemos encontrado variación incluso en alas procedentes de frutos de una misma planta. Este hecho no parece concordar con lo encontrado en este género por HRUSA *et al.* (2008), los cuales encuentran útiles varios caracteres de las alas para discriminar *taxa* dentro del complejo de *S. tragus*. También en otros representantes de la familia como el género *Anabasis* las diferencias en la morfología y diámetro del fruto, así como su anatomía, aparecen como caracteres importantes en la separación de diferentes *taxa* (SUKHORUKOV, 2008).

Con respecto a los caracteres vegetativos cuantitativos estudiados, se ha comprobado una gran plasticidad en la altura de las plantas, grosor de las ramas y el tamaño de las hojas y brácteas. En lo relativo a éste último carácter, la naturaleza suculenta de sus tejidos hace que en numerosas ocasiones el tamaño (y también su forma) dependa de las condiciones microecológicas donde se desarrolla la planta, junto a razones de acrecencia de los propios tejidos. Por tanto, en el estudio de los individuos de una población ha sido frecuente encontrar numerosos ecotipos o formas. Esta naturaleza suculenta también pudiera ser el causante de las diferencias encontradas en el tamaño y morfología de los estilos, si bien no puede descartarse la existencia de algún tipo de comportamiento dimórfico sexual en plantas de este grupo.

##### Genética

Los estudios cariológicos llevados a cabo han puesto de manifiesto el carácter poliploide de todas las especies estudiadas. Este hecho podría estar relacionado con una mejor adaptación de las plantas poliploides a medios áridos, hipótesis defendida entre otros por SOLTIS & SOLTIS (1993) y RANNEY (2006), y sin embargo cuestionada por STEBBINS (1985). Por nuestra parte, podríamos mencionar el carácter diploide diferencial de las poblaciones de *Salsola vermiculata*

situadas al N y E del Mediterráneo, las cuales soportarían por tanto un menor estrés hídrico (SANKARY, 1986; SANTA BÁRBARA *et al.*, 1994), hecho que concuerda con lo observado para *Atriplex halimus* L. (WALKER *et al.*, 2005), especie con una distribución similar a *S. vermiculata*. Sin embargo la existencia de poblaciones diploides en el N de África (REESE, 1967), con probables similitudes ecológicas con las localidades estudiadas en Canarias, nos hace ser cautos a la hora de proponer una posible mayor resistencia a la sequía de las plantas canarias. Otra posible explicación al fenómeno de poliploidía observado podría ser el resultado de un mecanismo favorecedor de la poliploidía como un proceso de adquisición de diversidad (SOLTIS & SOLTIS 2000; WENDEL, 2000) asociado al cuello de botella ocasionado tras el evento de colonización insular, si bien este caso es más bien raro en floras oceánicas (STUESSY & CRAWFORD, 1998; ARDEVOL *et al.*, 1993). También se ha apuntado que la poliploidización puede estar inducida por stress ambiental (físico, nutricional, alteración ambiental), fluctuaciones climáticas, etc., pudiendo favorecer el potencial invasor de las especies (BEEST *et al.*, 2012). Este hecho puede ser interesante a la hora de comprender la gran capacidad de expansión que presentan en concreto *S. vermiculata* y *S. tetrandra* en los ambientes alterados de las islas orientales.

Los marcadores *ISSR* utilizados en la caracterización genética de las tres especies de *Salsola* han mostrado una alta capacidad de detección de polimorfismos, siendo por tanto adecuados en el estudio de la variabilidad genética dentro de este género. Las especies analizadas mostraron valores altos de diversidad genética, con índices de *Shannon* por encima de 0,40, superiores a los valores medios calculados para especies perennes ( $I = 0,25$ ) y para especies alógamas ( $I = 0,27$ ), en trabajos de revisión de parámetros de diversidad genética (HAMRICK & GODT, 1989; NYBOM & BARTISH, 2000; NYBOM, 2004). Si tenemos en cuenta la distribución de las especies tratadas, *S. divaricata* mostró un valor de diversidad superior a la media esperada en especies endémicas ( $I = 0,20$ ), mientras que las dos especies restantes, con una amplia distribución continental, presentaron en Canarias niveles superiores a los calculados para especies de amplia distribución ( $I = 0,22$ ).

Los altos valores de diversidad genética detectados podrían estar relacionados con una mayor capacidad de adaptación de estas especies a una gran cantidad de ambientes diferentes (HEDRICK, 1986; NEVO, 2001), hecho reforzado por la gran variabilidad morfológica intrapoblacional detectada en la caracterización morfológica. Sin embargo, la naturaleza neutral de los marcadores *ISSR* utilizados hace que éstos no sean los más adecuados para ratificar esta afirmación. Además, hay autores que argumentan que la evolución adaptativa está más bien basada en características poligenéticas y no en un único polimorfismo (LYNCH, 1996).

En el caso de *S. divaricata*, su menor nivel de diversidad concuerda como ya se ha comentado con su carácter endémico, si bien sus índices de diversidad pueden considerarse como ligeramente elevados si tenemos en cuenta los hallados en otros endemismos canarios (CAUJAPÉ *et al.*, 2008a, 2008b; GONZÁLEZ-PÉREZ *et al.* 2009b). Por otro lado, la menor diversidad detectada con respecto a las otras dos especies analizadas, a pesar del mayor número de

individuos muestreados, puede deberse a su propia autoecología más limitada. La asociación de esta especie a los ambientes aerohalófilos hace que su distribución potencial esté restringida en general a la escasa superficie de las franjas costeras, dificultando por tanto la conservación de toda la diversidad genética capaz de generarse dentro de la especie. Otra posible explicación a la relativamente baja variabilidad encontrada consistiría en el menor nivel de ploidía hallado en *S. divaricata* con respecto a *S. vermiculata* y *S. tetrandra*. Por último, en *S. vermiculata* su gran variabilidad genética puede explicarse por su asociación al gran proceso expansivo que han experimentado sus efectivos con la alteración de las comunidades potenciales de las islas por parte de actividades humanas.

Es ampliamente aceptado que la estructura genética poblacional de una especie es afectada por diversos factores evolutivos, los cuales incluyen su sistema de apareamiento, flujo de genes, modo de dispersión, así como diferentes aspectos de su historia evolutiva como pueden ser cambios en su distribución, fragmentación del hábitat, y aislamiento demográfico, así como procesos de selección natural (HAMRICK & GODT, 1989). En este sentido, los análisis AMOVA realizados en todas las especies mostraron valores inferiores al 20 % de variabilidad genética entre las poblaciones, así como valores de escasa diferenciación genética entre islas, nunca superiores al 4 % del total encontrado. De igual modo, en general los análisis de agrupamiento efectuados para las poblaciones no han mostrado grupos basados en el aislamiento geográfico, así como tampoco conjuntos asociados a unas determinadas características ecológicas, al contrario de lo observado en otros *taxa* estudiados en Canarias, con agrupamiento de la mayor parte de sus poblaciones por isla de procedencia, como por ejemplo *Chamaecytisus proliferus* (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1993) *Lobularia canariensis* (DC.) L. Borgen (BORGEN, 1996), complejo dentro del género *Bencomia caudata-exstipulata* (GONZÁLEZ-PÉREZ *et al.*, 2009c), entre otros. Por último, es preciso indicar que las poblaciones del S de Fuerteventura no resultaron diferenciadas con respecto al resto de poblaciones estudiadas, lo cual se muestra en desacuerdo con las diferencias detectadas en la caracterización morfológica.

Los datos de  $\phi_{st}$  obtenidos en todas las especies son valores comunes a *taxa* con reproducción cruzada (NYBOM & BARTISH, 2000; NYBOM, 2004) e indican una escasa diferenciación entre las poblaciones de *S. tetrandra* y una divergencia moderadamente alta para las poblaciones de *S. vermiculata* y *S. divaricata* considerando  $\phi_{st}$  un parámetro análogo a  $F_{st}$  y siguiendo lo indicado en HARTL & CLARK (1997). Este hecho resultó corroborado por los diferentes análisis de agrupamiento de individuos realizados en estas dos últimas especies, en los cuales los individuos de la misma población quedaron encuadrados en un mismo grupo. La alta variación intrapoblacional y escasa diferenciación interpoblacional encontrada en *S. tetrandra* podría deberse a la escasa dispersión de sus semillas, la cual favorecería la conservación de la diversidad genética generada dentro de sus límites poblacionales, así como una colonización de nuevos territorios no relacionada con numerosos y sucesivos cuellos de botella en las poblaciones. A todo ello se uniría el hecho de una posible colonización más tardía de las islas Canarias de este elemento propio de la región sahariana, asociado a los periodos de

mayor aridificación y/o expansión de la desertización experimentados en Canarias en un tiempo geológico reciente (MECO *et al.*, 2006), lo cual explicaría la escasa diferenciación detectada tanto interpoblacional como interinsular para dicha especie. Un dato que apoya esta idea es el hecho que las dos poblaciones más diferenciadas en *S. tetrandra* fueron las poblaciones de La Graciosa Norte (GRAn-L) y La Graciosa Sur (GRAs-L), en donde a mediados del siglo XX sus poblaciones sufrieron un drástico cuello de botella debido a la eliminación prácticamente total de la cubierta vegetal de la isla, por lo tanto al muestrear los extremos de la población actual se detectan las diferencias interpoblacionales de este evento.

Sin embargo, las ligeras diferencias interpoblacionales encontradas en *S. divaricata* y *S. vermiculata* no parecen concordar con la mayor capacidad dispersiva de sus frutos, ya que ello debiera actuar como fuerza cohesionadora entre las distintas poblaciones. Esta diferenciación poblacional quizás esté evidenciando un gran éxito en la dispersión a larga distancia de dichos frutos pero por parte de pocos individuos, lo cual llevaría implícito numerosos cuellos de botella que generarían diferenciación entre poblaciones y harían que la homogeneización esperada debido a la alogamia en estas especies encuentre en las reducciones del tamaño poblacional una fuerza antagónica. Además este hecho se vería agravado en *S. divaricata* por la escasa superficie de su hábitat óptimo. Lo que si parece cierto es que las barreras geográficas intra insulares tienen una mayor importancia dentro de esta especie.

En el caso de *S. vermiculata*, su nivel superior de diferenciación interpoblacional con respecto a *S. tetrandra* parece indicar una colonización menos reciente de las islas en concordancia con una llegada temprana de elementos de origen mediterráneo a la flora canaria. Por un lado, una posible explicación a esta diferenciación podría consistir en el papel que juega esta especie en comunidades de vegetación secundarias, con una gran expansión de sus individuos no debida a la entrada masiva de efectivos de diferentes ambientes degradados, sino a unos pocos individuos que se expanden rápidamente por una área geográfica amplia, lo cual implicaría cuellos de botella pequeños y muy repetidos en el tiempo, y podría acelerar una pequeña pero temprana diferenciación interpoblacional. A esto habría que añadir el efecto de otras actividades antrópicas como el transporte de suelo y picones en estas islas, el cual puede explicar el agrupamiento de la población de Tefía (TEF-F) y de Cruce Teguisse-Guatiza (TEG-L). Otra posibilidad estaría en el hecho de que el muestreo llevado a cabo no haya sido del todo adecuado para esta especie, debido a la dificultad encontrada en establecer los límites poblacionales tanto en Fuerteventura como en Lanzarote, donde prácticamente los individuos de cada isla podrían estar funcionando como una única población. Esto puede haber provocado que en las diferentes localidades se muestreara individuos con un mismo origen debido al modo de dispersión, provocando una infravalorización de los datos de diversidad genética total por población y la consecuente sobrevalorización de la diversidad interpoblacional. También la mayor generación de polen abortado más ligero en esta especie reduciría la posibilidad de intercambio genético a larga distancia (FERNÁNDEZ-ILLESCAS *et al.*, 2010). En todo caso sería necesario ampliar el estudio de la producción de polen a *S. tetrandra* y *S. divaricata*, a fin de comprobar que este fenómeno sólo esté influyendo en *S. vermiculata*.

Con respecto a la conservación *ex situ* de las especies estudiadas, la mayor variabilidad intrapoblacional con respecto a la interpoblacional detectada permite estar de acuerdo con lo expresado por HADDIOUIDI *et al.* (2001), ORTIZ-DORDA *et al.* (2005), GAO *et al.* (2009) y WU *et al.* (2010) y defender un enfoque de la misma centrado en la recolección de germoplasma de muchos individuos en pocas poblaciones, eligiendo aquellas localidades que presentaron mayor diversidad. Así pues, las poblaciones de *S. vermiculata* con mayor interés para su conservación son Cruce Teguisse Guatiza (TEG-L) para la isla de Lanzarote y Aguas Verdes (AV-F) para Fuerteventura. En el caso de *S. divaricata* las poblaciones más diversas serían Teno (TEN-TF), Agaete (AGA-GC), El Cotillo (COT-F) y Subida a Femés (FEM-L) para Tenerife, Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote respectivamente, mientras que en *S. tetrandra* las poblaciones con mayor variabilidad correspondieron a Pechiguera (PEC-L) en Lanzarote y Esquinzo (ESQ-F) en Fuerteventura.

Por último, cabe comentar que el uso de marcadores moleculares tipo *AFLP* y análisis de secuencias de ADN parecen ser los más adecuados a la hora de proseguir con la caracterización genética de estas especies, debido al carácter poliploide detectado en todas ellas y las dificultades documentadas en el estudio con marcadores codominantes en plantas poliploides (TRAPNELL *et al.*, 2011; SILVA *et al.*, 2012). En este sentido, el uso combinado de marcadores dominantes y comparaciones de regiones de ADN ha dado buenos resultados tanto en el estudio de la variabilidad génica poblacional como en la delimitación de *taxa* en grupos de quenopodiáceas afines (ORTÍZ *et al.*, 2005). Además, dichos marcadores permitirían investigar si los altos números cromosómicos detectados son originados o no por autopoliploidía, debido a que la alopoliploidía suele dejar normalmente signos moleculares de divergencia en el genoma nuclear o cloroplástico (LOMONOSOVA *et al.*, 2008).

### Germinación

Las tres especies de *Salsola* estudiadas manifestaron una moderada tolerancia a la salinidad, con un descenso del porcentaje germinativo asociado a un aumento de la concentración salina, comportamiento similar en general al detectado para otras especies del género, como por ejemplo *S. chandharyi* L. (AL-KHATEEB, 2002), *S. affinis* C. A. Meyer (WEI *et al.*, 2008), *S. imbricata* Forssk. (ZAMAN *et al.*, 2010), etc. El descenso más acusado del porcentaje de germinación se halló para *S. tetrandra*, mientras que el factor temperatura afectó de manera desigual a las distintas especies.

La interacción entre temperatura y salinidad juega un importante papel en determinar la respuesta germinativa y el establecimiento exitoso de halófitos en hábitats salinos (UNGAR, 1995), lo cual puede relacionarse con las regiones ecológicas del mundo donde se desarrollan (KHAN & GUL, 2006). En nuestro estudio esta interacción sólo resultó estadísticamente significativa para *S. vermiculata*. En esta especie el régimen térmico de 10-20 °C se mostró como el más favorable para su germinación, coincidiendo con las condiciones climáticas

imperantes en el momento de la dispersión de las semillas durante el otoño y el invierno, en coincidencia con el periodo de lluvias (Noviembre a Febrero). Por tanto, en esta época las semillas están expuestas a menores temperaturas y una baja salinidad en el suelo, lo cual favorece su germinación. Por otra parte, en la especie *S. divaricata* se observó un pequeño repunte, aunque no significativo estadísticamente, del porcentaje de recuperación en el termoperiodo 15-25 °C, pudiendo tal vez estar relacionado con la fructificación más tardía de esta especie y por tanto unas temperaturas más altas en su periodo dispersivo. Por lo tanto, los factores que regulan la germinación de semilla en el interfaz de suelo parecen co-actuar con la variación estacional de la temperatura para determinar el modelo temporal de la germinación, de acuerdo a lo afirmado por KHAN & GUL (2006).

La velocidad de germinación resultó muy similar en *S. vermiculata* y *S. divaricata* e inferior para *S. tetrandra*. Los valores obtenidos son similares a los calculados para otras especies de *Salsola* (ASSAEED, 2001; KHAN *et al.*, 2002; EL-KEBLAWY *et al.*, 2007) así como para otras especies de quenopodiáceas (*Kochia scoparia* (L.) Schrad. -ORLOVSKY *et al.*, 2011-, *Suaeda fruticosa* -HAMEED, 2009-). Se ha demostrado que la estructura morfológica de la semilla en diversos halófitos está relacionada con una estrategia a la tolerancia salina (KHAN & QAISER, 2006; SHARMA & SEN, 1989; SONG *et al.*, 2005). Las especies de *Salsola* poseen semillas con embriones enrollados en espiral cubiertos solo por el pericarpo, lo cual favorece que el embrión se desenrolle inmediatamente después del contacto con el agua y una alta velocidad de elongación celular después de la imbibición, factores ambos relacionados con una rápida germinación (con valores máximos de 50 en la especie *S. divaricata*). Este mismo fenómeno se observó cuando las semillas no germinadas expuestas a salinidad fueron transferidas a agua destilada, produciéndose la germinación en pocas horas. Este fenómeno ha sido descrito para, entre otras especies, *Haloxylon stocksii* (Boiss.) Benth. & Hook. y *H. salicornicum* (Moq.) Bunge ex Boiss. (SHARMA & SEN, 1989). Esta importante estrategia ecofisiológica adaptativa proporciona a las plantas la capacidad de un rápido establecimiento en aquellos ambientes donde las condiciones favorables para su germinación y desarrollo pueden durar un escaso periodo de tiempo (KHAN & QAISER, 2006).

El regimen térmico tiene un efecto sustancial en la recuperación de la germinación y semillas de la mayoría de los halófitos, las cuales se mantienen viables por largos periodos expuestas a condiciones hipersalinas, germinando sólo cuando las condiciones son favorables (KHAN & UNGAR, 1997). Esto ha sido demostrado en varias especies de Chenopodiaceae como *Haloxylon recurvum* (KHAN y UNGAR, 1996), *Suaeda fruticosa* (KHAN y UNGAR, 1997), *Salsola iberica* (KHAN *et al.*, 2002) y *S. imbricata* (EL-KEBLAWY *et al.*, 2007). Todas las especies estudiadas presentaron dicha capacidad tras ser sometidas a un ambiente salino. Este comportamiento sólo estuvo afectado significativamente por la interacción de la temperatura y la salinidad en *S. vermiculata* y *S. divaricata*. Para la primera de ellas los resultados sugieren que altas temperaturas y exposición a la salinidad podrían provocar daños irreversibles en las semillas debidos a la toxicidad causada por el Na<sup>+</sup> en estas condiciones (KHAN & UNGAR, 1997; MEHRUN-NISA *et al.*, 2007). Sin embargo, los datos obtenidos para *S. divaricata* muestran un

aumento de la recuperación asociado a la concentración salina con un régimen óptimo de recuperación óptimo a 15-25 °C, lo cual indica una mayor resistencia a dicha toxicidad y su mejor adaptación a condiciones más salinas, hecho refrendado en los resultados acerca de su autoecología. Por último, cabe señalar que la especie con la mayor tasa de recuperación detectada fue *Salsola tetrandra*, con altos porcentajes incluso a concentraciones salinas muy elevadas (1000 mM). Estos resultados podrían estar relacionados, al igual que la especie anterior, con las características ecológicas detectadas para *S. tetrandra*, la cual crece en general en suelos más salinos a los ocupados por *S. vermiculata* y *S. divaricata*.

Otros aspectos a tener en cuenta con respecto a la germinación de las especies de *Salsola* es la posible pérdida de viabilidad de las semillas en un periodo de tiempo relativamente corto (ZANAM *et al.*, 2010). Estos autores estudiaron las condiciones óptimas de conservación de las semillas, señalando el uso de temperaturas entre -18 y 4 °C como un método eficaz para prolongar la viabilidad de las mismas. Por otro lado, lo comentado por OSMAN & GHASSMAN (1997), sobre el papel que juegan los tépalos en dificultar la germinación de las semillas, no concuerda con nuestras observaciones sobre la detección de semillas germinadas sobre la misma planta en el caso de *S. divaricata*. En este sentido estamos más de acuerdo con WEI *et al.* (2008) los cuales señalan que las alas del periantio probablemente no contienen inhibidores de la germinación ni suponen una barrera para la imbibición de la semilla, sino que actúan como una barrera mecánica para la penetración de la radícula.

Finalmente y sobre la base a todo lo comentado anteriormente, la complejidad del mecanismo de tolerancia a la salinidad, asociado a la gran variedad de ambientes donde las especies halófitas se desarrollan y las diversas respuestas que estas especies poseen al crecimiento en condiciones de salinidad creciente, hace necesario más estudios sobre los mecanismos específicos implicados en dicha tolerancia así como sobre las interacciones con otras variables ambientales.

### 3.3.2. Género *Suaeda* Forssk. ex J.F. Gmelin

#### Morfología

La caracterización morfológica del género *Suaeda* ha revelado la escasez de caracteres diagnóstico dentro del género. Con respecto a los caracteres cualitativos considerados, la presencia o no de pecíolo se tornó como la principal diferencia para discriminar las especies pertenecientes a la sección *Salsina* (*S. fruticosa* y *S. mollis*) del resto de especies presentes en Canarias (*S. vera* y *S. ifniensis*). Otro carácter relevante incluyó la presencia de pelos en las zonas de crecimiento de las plantas en todas las especies a excepción de *S. vera*. El número de flores por glómulo se mostró como un carácter bastante variable, incluso en la especie *S. ifniensis*, donde se detectó en inflorescencias muy desarrolladas la presencia de más de una flor por bráctea. La existencia de un mayor número de flores podría estar relacionada con unas condiciones ecológicas más favorables para las plantas, hecho refrendado por la presencia de flores en ramas de tercer año en *S. fruticosa*, especie con unas disponibilidades hídricas superiores a su semejante *S. mollis*.

Dentro de los caracteres cuantitativos estudiados, la altura de la planta y el tamaño de las hojas y brácteas se mostraron como los más variables. Tal y como se ha comentado con el número de flores, la naturaleza suculenta de los tejidos foliares provoca una estrecha relación entre el tamaño de estos órganos y las condiciones ecológicas o incluso microedafológicas donde crecen las plantas. En general, se ha observado una mayor constancia en la mayoría de los caracteres florales estudiados con respecto al género *Salsola*, a excepción del número de estigmas por flor. En lo referente a éste último carácter destacar la presencia de estigmas irregulares y soldados en la base a modo de copa característicos de *Suaeda vera* frente a los estigmas subulados, subiguales y libres de las otras tres especies.

En los estudios taxonómicos dentro del género se ha potenciado el reconocimiento de especies diferentes con diferencias basadas en un número de caracteres escaso (grupo de *S. corniculata*, etc.). En este caso, desconocemos la variabilidad total de *S. fruticosa* y *S. mollis* en su amplio rango de distribución. Según Helmut Freitag (*comm. pers.*) la distribución para *S. fruticosa* correspondería a plantas con distribución peri sahariana, mientras que *S. mollis* sería un *taxon* genuinamente desértico, con escaso solapamiento entre las mismas. El avance en el estudio de otras variables micromorfológicas (morfología polínica, cubierta de las semillas) podría aportar datos de interés en el conocimiento de la taxonomía del género en Canarias y de estas especies en general.

#### Genética

Todas las especies de *Suaeda* analizadas, a excepción de *S. mollis*, han resultado ser poliploides. Dentro del género se encuentran casos contradictorios de asociación de gran



variabilidad morfológica sin diferencias citológicas (LOMONOSOVA *et al.*, 2008) caso compartido por muchos endemismos canarios (*Argyranthemum* Webb ( $2n= 18$ ), *Echium* L. ( $2n= 16$ ), *Sonchus* L. subgénero *Dendrosonchus* Webb ex Sch. Bip. ( $2n= 18$ ), *Parolinia* Webb ( $2n= 22$ ), etc.) o escasas diferencias morfológicas con números cromosómicos diferentes (JENA & DAS, 2006). Tal y como se comentó con respecto al género *Salsola*, en general la presencia de poliploidía puede ser debida a una estrategia de estas especies para la adquisición de diversidad genética tras haber atravesado un cuello de botella en la colonización insular. A diferencia de lo sugerido para las especies de *Salsola*, en la que la poliploidía podría estar relacionada con una mayor resistencia a ambientes áridos, *Suaeda mollis*, con un carácter diploide, está sin embargo mejor adaptada a estas condiciones que la poliploide *S. fruticosa* la cual crece en hábitats más húmedos. Sería interesante establecer si estos poliploides en quenopodiáceas derivan recientemente de poliploides continentales o bien se han originado en Canarias a partir de razas diploides continentales. Por todo ello, sería interesante en un futuro ampliar el muestreo de las poblaciones de estas especies tanto en Canarias como en el continente. Cabe señalar por último que el carácter poliploide de las plantas canarias puede favorecer los fenómenos de aneuploidía documentados para especies de *Suaeda* (EBRAHIMZADEH *et al.*, 1994), aunque es reconocida la resistencia existente en la familia a la consolidación de este tipo de fenómeno (SANDERSON *et al.*, 1994).

Todas las especies mostraron valores de diversidad genética muy elevados (índices de Shannon por encima de 0,40) superiores a los propios de especies perennes y de reproducción cruzada ( $I= 0,27$ ) (NYBOM, 2004). En concreto, destaca la alta variabilidad encontrada en *S. fruticosa*, especie con un pequeño número de subpoblaciones y con muy pocos individuos. Una posible explicación a esta alta diversidad genética podría ser que el número de individuos de esa especie fue más grande en el pasado (CRAWFORD *et al.*, 2001; PROHENS *et al.*, 2007; GONZÁLEZ-PÉREZ *et al.*, 2009c). De cualquier modo, ha sido demostrado en otras especies que la distribución geográfica restringida y el tamaño poblacional pequeño no determinan necesariamente niveles bajos de variabilidad genética, como encontramos por ejemplo para Canarias en el género *Parolinia* Webb (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2004). La asociación de un alto nivel de diversidad genética basado en la poliploidía no estaría de acuerdo con los resultados cromosómicos de *S. mollis*, especie que mostró los mismos niveles que el resto poseyendo si bien un carácter diploide.

Todas las especies de *Suaeda* mostraron un nivel alto de estructuración genética, con una variación intrapoblacional elevada, por encima del 75%, datos acordes con los obtenidos para otras especies del género (WANG *et al.*, 2003; PRINZ *et al.*, 2009). Al igual que ocurrió en el género *Salsola*, la diferenciación genética interinsular resultó poco apreciable, con valores por debajo del 5 % hecho que sustentan una posible colonización reciente para las especies estudiadas.

En todas las especies el nivel de diversidad insular es alto, pero la diferencia entre islas es baja, lo cual es otro dato que reafirma la homogeneidad de las poblaciones. En el caso de *S.*

*ifniensis*, destacamos la inesperada similitud que muestra la única población de esta especie en Tenerife con el resto de localidades, a pesar de encontrarse bastante aislada geográficamente. Ésto podría sugerir un origen antrópico reciente de esta población, más que un establecimiento natural.

Los resultados obtenidos en los análisis de agrupamiento de individuos en general refuerzan las conclusiones derivadas del análisis AMOVA sobre el carácter extremadamente variable de las poblaciones en todas las especies, no detectándose grupos de individuos con aislamiento geográfico ni asociación de las poblaciones a unas determinadas características ecológicas, en contra de algunos estudios llevados a cabo en otros *taxa* estudiados en Canarias.

Como ha sido comentado anteriormente en *Salsola*, el conocimiento de la estructura genética de las poblaciones permite desarrollar estrategias de recolección tendentes a salvaguardar la variabilidad contenida en el acervo genético de las especies en bancos de germoplasma (VILCHES *et al.*, 2004), así como la elaboración de programas de mejora que impliquen un uso eficiente de los recursos genéticos. Con respecto a la predicción de la cantidad de poblaciones necesarias para conseguir salvaguardar correctamente la diversidad genética contenida en este grupo de especies en Canarias los valores obtenidos en los análisis AMOVA permiten afirmar que debería acometerse en el futuro recolecciones focalizadas en pocas poblaciones pero con alto número de individuos. Por tanto, la relación de poblaciones de mayor interés desde el punto de vista de su conservación consiste en la localidad de Juzgados de Arona (JA-T) en Tenerife para *S. fruticosa*; Majanicho (MAJ-F) en Fuerteventura y Llanos del Rubicón (RUB-L) en Lanzarote para *S. ifniensis*; las poblaciones Cardón-Marcos Sánchez (CMS), Llanos del Rubicón (RUB-L) y Salinas de Tenefé (ST-GC) para Fuerteventura, Lanzarote y Gran Canaria respectivamente en lo que concierne a *S. mollis*; y por último para *S. vera* las localidades con mayor interés para su preservación corresponden a Punta Mujeres (MUJ-L) en Lanzarote, Majanicho (MAJ-F) en Fuerteventura y Castillo del Romeral (ROM-GC) en Gran Canaria.

Por último, cabe señalar tal y como se comentó para el género *Salsola*, la idoneidad de la utilización de marcadores moleculares tipo AFLP y secuenciación de ADN a la hora de continuar con la caracterización genética de las especies de *Suaeda* analizadas.

### **Germinación.**

En general, si comparamos los resultados obtenidos con otros trabajos (KHAN & UNGAR 1997; HAMMED, 2009) nos percatamos que nuestras especies presentan porcentajes de germinación muy bajos. De igual modo, se ha detectado una disminución en el porcentaje germinativo asociada a la salinidad, la cual no se corresponde a lo hallado en otras especies halófitas del género (*S. physophora*, *S. salsa*, *S. acuminata* Moq., *S. aralocaspica*) en las cuales se detectan valores de hasta un 60 % de germinación a concentraciones de 600 mM (SONG *et al.*, 2005; DUAN *et al.*, 2007; WANG *et al.*, 2008). En todos los *taxa* examinados la germinación

decaió bruscamente a partir de concentraciones de 200 mM. Los diferentes regímenes térmicos testados no han tenido efecto sobre el porcentaje germinativo en ninguna de las especies, lo cual tampoco corresponde a lo comentado para, entre otras, *S. acuminata* en donde la germinación mostró un mejor comportamiento a altas temperaturas (WANG *et al.*, 2008), ni para *S. fruticosa* (KHAN & UNGAR, 1997) con una mejor germinación a bajas temperaturas. Los resultados sobre la velocidad de germinación muestran igualmente valores bastante por debajo de los aportados en la bibliografía (WANG *et al.*, 2008; HAMMAED *et al.*, 2009).

Tal y como ha sido expuesto para el género *Salsola*, la recuperación de las semillas es un fenómeno ampliamente documentado para especies halófilas asociado a la capacidad, tras un periodo de estrés salino, de poder iniciar la germinación cuando la concentración salina disminuye, criterio que distingue a los halófitos de los glicófitos (KHAN & UNGAR, 1984; KHAN & GUL, 2006). Nuestros resultados mostraron que las semillas de *Suaeda fruticosa* y *S. ifniensis* tuvieron porcentajes de germinación peores cuando resultaron expuestas a altas temperaturas. Este mismo patrón se repitió en *S. mollis* aunque sólo para aquellas semillas sometidas a bajas concentraciones de NaCl, mientras que las semillas de *S. fruticosa* manifestaron similares capacidades de recuperación en todas las concentraciones salinas. Una posible explicación a estos resultados sería la relación para las dos primeras especies la toxicidad del ión Na<sup>+</sup> a altas temperaturas (KHAN & UNGAR, 1997).

Relacionado con esto último, cabe señalar que los porcentajes de germinación obtenidos, casi siempre por debajo del 40 %, parecen indicar más una dormición de las semillas que un efecto de altas temperaturas y salinidad desencadenante de la muerte de las mismas (WANG *et al.*, 2008). En este sentido, son varios los trabajos que se han ocupado de la dormición dentro de la familia, con varios métodos utilizados para mejorar la germinación como son el uso de compuestos químicos, estratificación por frío, escarificación de la semilla, etc. (para revisión consultar KHAN & GUL, 2006). Por ello, es importante destacar la necesidad de añadir estudios de otros parámetros que puedan facilitar la rotura de dicha dormición de las semillas, con el fin de lograr diseñar futuros protocolos de germinación más eficaces.

Además sería interesante constatar posibles diferencias germinativas existentes entre las semillas dimórficas (pequeñas/grandes) detectadas en los *taxa* estudiados, ya que el diferente comportamiento germinativo entre semillas heteromórficas ha sido puesto de relevancia en otras especies del género (WETSON *et al.*, 2008; WANG *et al.*, 2008; WANG *et al.*, 2011).

### 3.3.3. Autoecología de las especies arbustivas de *Salsola* y *Suaeda* en Canarias

El estudio de autoecología de las especies de *Salsola* y *Suaeda* mediante el método fitosociológico nos ha permitido encuadrarlas en 13 asociaciones, 5 subasociaciones, 9 variantes y 4 comunidades fitosociológicas. Con el objetivo de verificar la robustez de dicho esquema sintaxonómico se ha llevado a cabo un análisis de agrupamiento mediante la técnica *K-means*. La visualización de los resultados de agrupamiento se ha efectuado mediante un análisis *PCoA* de 437 inventarios con un total de 82 especies, tras eliminar aquellos *taxa* con baja presencia. Finalmente se eligió una división en siete grupos para el análisis *K-means*, debido a que este resultó el número mínimo de grupos con la mejor consistencia florística dentro del marco sintaxonómico considerado. El resultado del análisis conjunto del *K-means* y *PCoA* se muestra en la figura 92, eligiendo para la representación gráfica del *PCoA* aquellos dos ejes que recogieron la mayor variabilidad detectada (un 26% del total).

Se detectaron cinco grupos que se corresponden con las siguientes asociaciones fitosociológicas:

- 1 *Chenoleoideo-Salsoletum vermiculatae*
- 2 *Chenoleoideo-Suaedetum mollis*
- 3 *Traganetum moquinii*
- 4 *Frankenio-Suaedetum verae*
- 5 *Suaedo-Tamaricetum canariensis*

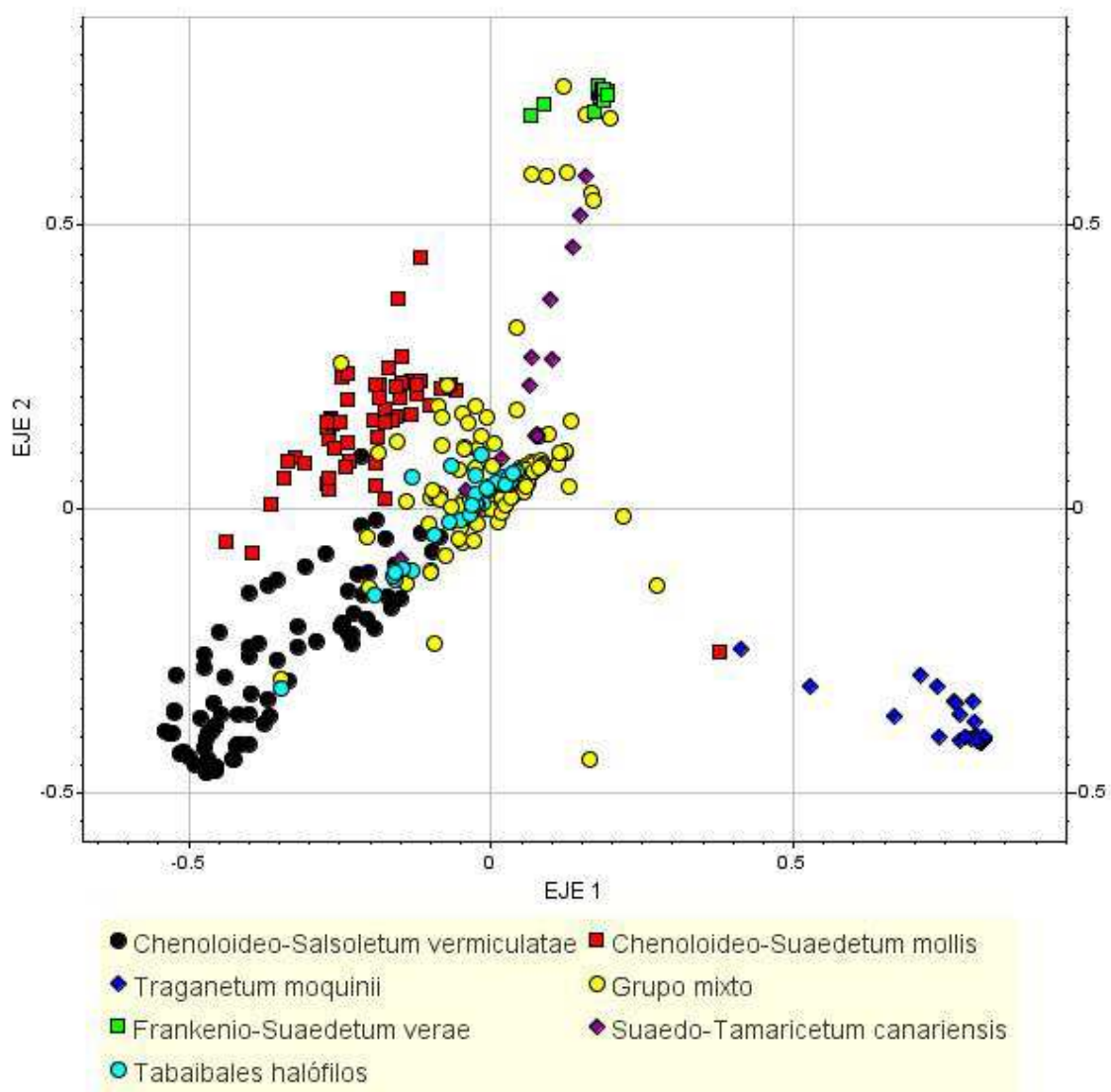
Un sexto grupo correspondió a un conjunto de inventarios representativos de las distintas comunidades de tabaibales dulces aerohalófilos en las que participan las especies de *Salsola* y *Suaeda* estudiadas (*Euphorbietum balsamiferae* var. aerohalófila, *Periploco-Euphorbietum canariensis euphorbietosum balsamiferae*, *Asterisco-Euphorbietum balsamiferae* var. típica y var. aerohalófila). Estas variantes no se diferenciaron al aumentar el número de grupos en el análisis de agrupamiento, indicando así una escasez de especies diferenciales necesarias para permitir dicha diferenciación.

Por último, se generó un séptimo grupo que engloba a distintas comunidades de diversa índole y que hemos denominado como grupo mixto.

Dentro de cada uno de estos grupos, además de estar incluidos los inventarios considerados previamente como pertenecientes a dichas asociaciones, aparecen otras unidades de distinta naturaleza. Así, dentro del grupo correspondiente al *Chenoleoideo-Suaedetum mollis* se integraron los inventarios correspondientes a la comunidad de *Schizogyne sericea* y *Bassia tomentosa* descrita para Tenerife. Este hecho refuerza en nuestra opinión que esta comunidad se trata de una representación finícola de la alianza *Chenoleoidion tomentosae* hacia el

occidente canario. Sin embargo, resultó inesperado que las variantes aerohalófilas del *Chenoloideo-Suaedetum mollis* queden ubicadas en el grupo mixto.

De igual modo, el inventario 386 (véase tabla fitosociológica en el CD adjunto) correspondiente a la asociación *Traganetum moquinii* quedó incluido dentro del *Chenoloideo-Suaedetum mollis* debido tal vez al alto índice de *Bassia tomentosa* (3) y que refleja en nuestra opinión una situación de ecotono para este inventario.



**Fig. 91.** Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) de todos los inventarios estudiados. Se muestra la partición en siete grupos generada por el *K-means*, El Eje 1 explica el 14% y el eje 2 el 12% de la varianza total.

El grupo mixto reunió una serie de inventarios de diversa índole, hecho reflejado por la disposición muy dispersa de sus integrantes y la relación más o menos estrecha que mantienen con el resto de grupos. Algunos de estos inventarios parecen corresponder a zonas de contacto entre dos comunidades o bien a degradación de éstas (p.e. inv. 59 correspondiente a un tarajal degradado). En este sentido, quedaron ubicados inventarios considerados previamente dentro

del *Chenoleoideo-Suaedetum mollis* (inv. 45, 49, 50, 52, 53), en los cuales la vegetación estudiada puede interpretarse como situaciones de ecotono, algo bastante frecuente en el trabajo del autor de los mismos (véase SUNDING, 1972). Por otro lado, un inventario asignado inicialmente a la asociación *Traganetum moquinii* (inv. 2) también ha quedado encuadrado en este grupo, debido probablemente a los altos índices de abundancia de *Atriplex glauca* L. subsp. *ifniensis* (Caball.) Rivas-Martínez *et al.* y *Launaea arborescens* (Batt.) Murb. que indican una alteración del hábitat arenoso propio de esta comunidad. Asimismo algunos inventarios del *Ceropegio-Euphorbietum balsamiferae* quedaron encuadrados en este grupo (inv. 199, 200, 223, 224), debido probablemente al bajo valor de abundancia-dominancia de *Euphorbia balsamifera* Ait.

La ubicación en este grupo de algunos inventarios con predominancia de *Suaeda ifniensis* y también en menor medida de *Salsola tetrandra* y *Atractylis preauxiana* Sch. Bip., correspondientes en un principio a las variantes aerohalófilas del *Chenoleoideo-Suaedetum mollis* (inv. 60-62, 64-66, 68-71, 236 y 282) y del *Chenoleoideo-Salsoletum vermiculatae* (inv. 106-108, 111-113 y 116) puede deberse a la singularidad manifiesta que estas especies de marcado carácter aerohalófilo imprimen a estas comunidades dotándolas de una entidad propia.

Además, en este grupo mixto han quedado reunidos una serie de inventarios de comunidades y asociaciones con escasa representación en el conjunto de inventarios analizados (menos de 10 inventarios en la mayoría de las mismas) y de muy heterogénea composición florística, como son las asociaciones *Astydamio-Euphorbietum aphyllae*, *Kickxio-Euphorbietum handiensis*, *Ceropegio-Euphorbietum aphyllae*, *Zygophyllo-Arthrocnemetum*, *Periploco-Euphorbietum canariensis salsoletosum divaricatae*, *Frankenio-Zygophylletum fontanesii suaedetosum verae* y las comunidades de *S. divaricata* en arcillas o en arenas y la variante de *S. vera* del *Artemisio-Rumicetum lunariae*. Los inventarios pertenecientes al *Frankenio-Zygophylletum fontanesii suaedetosum verae* mostraron una situación intermedia entre el *Chenoleoideo-Suaedetum mollis* y el *Frankenio-Suaedetum verae*, indicando un posible carácter ecotónico para dicha comunidad.

La interpretación de los ejes del PCoA se ha realizado de la siguiente manera:

Eje 1 (14 % de la varianza total): estado de degradación de las comunidades. Esta interpretación resulta verosímil respecto a la posición que ocupan las comunidades de vegetación potencial del *Suaedetum verae* y tabaibales halófilos con respecto a las dos comunidades de sustitución de la alianza *Chenoleoideoidion tomentosae*. Sin embargo, la posición de menor degradación de la asociación *Traganetum moquinii* con respecto al resto presenta más problemas a la hora de su interpretación. Por nuestra parte, nos hemos decantado por una explicación basada en el carácter más definido que posee esta comunidad respecto a las demás, caracterizada casi exclusivamente por la presencia de *Traganum moquinii*.

Eje 2 (12 % de la varianza total): halofilia. Esta interpretación explica la distribución del *Suaedetum verae* y del *Traganetum moquinii* como las comunidades más diferenciadas con respecto a esta variable. En este sentido, al marcado carácter halófilo de *Suaedetum verae* hay que anteponer que si bien *Traganetum moquinii* es una asociación definida por su carácter salino, las propiedades de textura arenosa de los suelos donde se asientan le confieren a éstos una mayor capacidad de lavado y por tanto una menor proporción de sales.

En vista de los resultados obtenidos, el análisis *K-means* permite la identificación y caracterización de 5 de las asociaciones en donde se localizan principalmente las especies de *Salsola* y *Suaeda* estudiadas. Este análisis apoya la validez de las asociaciones de sustitución *Chenoleoideo-Suaedetum mollis* y *Chenoleoideo-Salsoletum vermiculatae*, las cuales quedan definidas por diferencias ecológicas reflejadas sobre todo en los porcentajes de cobertura de las especies integrantes en la misma, y la mayor relación del *Chenoleoideo-Suaedetum mollis* con condiciones de mayor alteración del terreno y halofilia. Ambas comunidades representan la mayor parte del área de distribución de las especies arbustivas de *Salsola* y *Suaeda* ocupando una extensión conjunta de unas 152.571 ha (ARCO AGUILAR *et al.*, 2010).

**CONCLUSIONES**



## 4. CONCLUSIONES

1. La caracterización de las especies arbustivas de los géneros *Salsola* y *Suaeda* ha permitido reconocer para las islas Canarias la presencia de tres especies de *Salsola* (*S. divaricata* Mass. ex Link in Buch., *S. tetrandra* Forssk. y *S. vermiculata* L.) y cuatro especies de *Suaeda* (*S. fruticosa* Forssk. ex J.F. Gmel., *S. ifniensis* Caball. in Maire, *S. mollis* (Desf.) Del. y *S. vera* Forssk. ex J.F. Gmel.).
2. Dentro del complejo *Salsola longifolia* Forssk., se reconoce para Canarias la presencia de una única especie (*S. divaricata*), con gran similitud con *S. verticillata* Schousb. y *S. gymnomaschala* Maire, ambas distribuidas por la franja litoral del sur de Marruecos. Son necesarias futuras investigaciones con el fin de dilucidar la independencia taxonómica de estos taxa.
3. Dentro del complejo de *Salsola vermiculata*, los resultados de la caracterización morfológica y genética no permiten discriminar distintas microespecies para Canarias.
4. Los estudios cariológicos y el análisis de marcadores *ISSR* determinan la validez de *S. mollis* como especie independiente de *S. fruticosa* en Canarias.
5. En el género *Salsola* existe gran variación intrapoblacional en la mayoría de los caracteres morfológicos analizados lo cual contrasta con la mayor homogeneidad observada en *Suaeda*.
6. Todas las especies estudiadas, a excepción de *Suaeda mollis*, mostraron una naturaleza poliploide. Se han obtenido los primeros datos de recuentos cromosómicos en *Salsola divaricata*, *S. tetrandra*, *Suaeda ifniensis* y *S. mollis*.
7. Los marcadores *ISSR* han sido eficaces en la detección de variabilidad en las poblaciones de las diferentes especies analizadas.
8. La mayor proporción de la diversidad genética se encuentra distribuida a nivel intrapoblacional en todas las especies.
9. Todas las especies de *Salsola* estudiadas son tolerantes a la salinidad. *Salsola vermiculata* fue la especie que mostró un mejor comportamiento germinativo. El bajo porcentaje de germinación obtenido para las especies del género *Suaeda* hace necesario profundizar en el análisis de sus requerimientos germinativos.
10. El estudio de la autoecología de las especies de *Salsola* y *Suaeda* puso de relieve la gran importancia de las mismas en las comunidades vegetales de sustitución de las zonas bajas de las islas centro-orientales, lo cual las hace apropiadas para su uso en programas de revegetación de estos territorios. Los análisis *K-means* han refrendado la validez de las dos

comunidades caracterizadas por arbustos de los géneros *Salsola* y *Suaeda* más importantes en extensión: *Chenoleoideo-Suaedetum mollis* y *Chenoleoideo-Salsoletum vermiculatae*.

**11.** Para la conservación *ex situ* de las especies analizadas y sobre la base de la estructuración genética observada, se propone una estrategia de recolección de germoplasma basada en un número menor de poblaciones y un tamaño de muestra mayor, centrándose en aquellas localidades donde se halló una mayor diversidad genética.

## BIBLIOGRAFÍA

## 5. BIBLIOGRAFÍA

- ACEBES GINOVÉS, J.R., M.J. DEL ARCO AGUILAR, A. GARCÍA GALLO, M.C. LEÓN ARENCIBIA, P.L. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ DELGADO & W. WILDPRET DE LA TORRE (2001). Pteridophyta & Spermatophyta, pp. 98-140. *In*: IZQUIERDO, I., J.L. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHAULETA (eds.). *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias.
- ACEBES GINOVÉS, J.R., M.C. LEÓN ARENCIBIA, M.L. RODRÍGUEZ NAVARRO, M.J. DEL ARCO AGUILAR, A. GARCÍA GALLO, P.L. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ DELGADO, V.E. MARTÍN OSORIO & W. WILDPRET DE LA TORRE (2009). Pteridophyta & Spermatophyta, pp. 119-172. *In*: IZQUIERDO, I., J.L. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHAULETA (eds.). *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias.
- ACEBES GINOVÉS, J.R., M.J. DEL ARCO AGUILAR, A. GARCÍA GALLO, M.C. LEÓN ARENCIBIA, P.L. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ DELGADO, W. WILDPRET DE LA TORRE, V.E. MARTÍN OSORIO, M.C. MARRERO GÓMEZ & M.L. RODRÍGUEZ NAVARRO (2004). Pteridophyta & Spermatophyta, pp. 96-143. *In*: IZQUIERDO, I., J.L. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHAULETA (eds.). *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias.
- AKHANI, H. & D. PODLECH (1997). *Suaeda* Scop. (Chenopodiaceae), pp. 133-152. *In*: RECHINGER, K.H. (ed.). *Flora Iranica* 172. Akademische Druck- U. Verlagsanstalt, Graz.
- AKHANI H., P. TRIMBORN & H. ZIEGLER (1997). Photosynthetic pathways in Chenopodiaceae from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance. *Pl. Syst. Evol.* 206:187-221.
- AKHANI, H., M. GHOBADNEJHAD & S.M. HASHEMI (2003). Ecology, biogeography and pollen morphology of *Bienertia cycloptera* Bunge (Chenopodiaceae), an enigmatic C<sub>4</sub> plant without Kranz anatomy. *Pl.. Biol.* 5: 167–178.
- AKHANI, H., G.E. EDWARDS & E.H. ROALSON (2007). Diversification of the old world Salsoleae s.l. (Chenopodiaceae): molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification. *Int. J. Plant Sci.* 168 (6): 931–956.
- AL-ANI, N.K., F.S. AL-ZUBAIDI & R.H. MOHAMAD (2011). Effect of *Suaeda aegyptiaca* extracts on some microorganisms *in vivo* and *in vitro*. *J. Bio. Life Sci.* 2 (1):16-21.
- ALFONSO, C. (2005). Desertificación: problemática y soluciones. Un proceso de degradación alarmante. *Ambienta* 47: 22-25.
- AL-KHATEEB, S.A. (2002). Differential response of *Seidlitzia rosmarinus* L. and *Salsola chandharyi* L. to NaCl induced salinity under eastern Saudi Arabian conditions. *Pak J. Agri. Res.* 17: 81-87.

- ALONSO, M.A. & A. DE LA TORRE (2002). Las comunidades fruticosas de *Suaeda* Forsskal ex J.F. Gmelin en la Península Ibérica e islas Baleares. *Lazaroa* 23: 95-105.
- ÁLVAREZ ESCOBAR, A. (2012). *Contribución al estudio etnobotánico de la isla de Tenerife*. Tesis doctoral (inéd.). Facultad de Biología, Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Universidad de La Laguna. 903 pp.
- ARAFEH, R.M. (2005). Molecular phylogeography of the European coastal plants *Crithmum maritimum* L., *Halimione portulacoides* (L.) Aellen, *Salsola kali* L. and *Calystegia soldanella* (L.) R. Br. Dissertation zur Erlangung des Grades "Doktor der Naturwissenschaften". Universität Mainz. 84 pp.
- ARCO AGUILAR, M.J. DEL & W. WILDPRET DE LA TORRE (1991). Contribución al conocimiento de la vegetación litoral del Archipiélago Canario. I. Las comunidades de *Ruppia maritima*, *Salsola oppositifolia*, *Zygophyllum fontanesii* y *Z. gaetulum*, pp: 97-116. In: Homenaje al Profesor Dr. Telesforo Bravo I. Secretariado Publicaciones Universidad La Laguna, La Laguna.
- ARCO AGUILAR, M.J. DEL, R. GONZÁLEZ GONZÁLEZ, V. GARZÓN-MACHADO & B. PIZARRO-HERNÁNDEZ (2010). Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodivers. Conserv.* 19: 3089-3140.
- ARCO AGUILAR, M.J. DEL, M. SALAS, J.R. ACEBES GINOVÉS, M.C. MARRERO, J.A. REYES-BETANCORT, & P.L. PÉREZ DE PAZ (2002). Bioclimatology and climatophilous vegetation of Gran Canaria (Canary Islands). *Ann. Bot. Fennici.* 39: 15-41.
- ARCO AGUILAR, M.J. DEL, P.L. PÉREZ DE PAZ, J.R. ACEBES GINOVÉS, J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO, J.A. REYES-BETANCORT, J.A. BERMEJO, S. DE ARMAS & R. GONZÁLEZ GONZÁLEZ (2006). Bioclimatology and climatophilous vegetation of Tenerife (Canary Islands). *Ann. Bot. Fennici* 43: 167-192.
- ARCO AGUILAR, M.J. DEL, O. RODRÍGUEZ DELGADO, J.R. ACEBES GINOVÉS, P.L. PÉREZ DE PAZ, A. GARCÍA GALLO, J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO, R. GONZÁLEZ GONZÁLEZ & V. GARZÓN-MACHADO (2009). Bioclimatology and climatophilous vegetation of Gomera. *Ann. Bot. Fennici* 46: 161-191.
- ARCO AGUILAR, M.J. DEL, W. WILDPRET DE LA TORRE, P.L. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ DELGADO, J.R. ACEBES GINOVÉS, A. GARCÍA GALLO, V.E. MARTÍN OSORIO, J.A. REYES-BETANCORT, M. SALAS PASCUAL, M.A. DÍAZ, J.A. BERMEJO DOMÍNGUEZ, R. GONZÁLEZ GONZÁLEZ, M.V. CABRERA LACALZADA & S. GARCÍA ÁVILA (2006). *Mapa de vegetación de Canarias*. GRAFCAN, Santa Cruz de Tenerife. 550 pp.
- ARDÉVOL, J.F., L. BORGÉN & P.L. PÉREZ DE PAZ (1993). Checklist of chromosome numbers counted in Canarian vascular plants. *Sommerfeltia* 18: 1-59.
- ARÉVALO, J.R., L. AFONSO, A. NARANJO & M. SALAS (2010). Invasion of the Gran Canaria ravines ecosystems (Canary Islands) by the exotic species *Acacia farnesiana*. *Plant Ecol.* 206:185-193.

- ARIF, I.A., M.A. BAKIR, H.A. KHAN, A.H. AL FARHAN, A.A. AL HOMAIDAN, A.H. BAHKALI, M. AL SADOON & M. SHOBRAC (2010). A brief review of molecular techniques to assess plant diversity. *Int. J. Mol. Sci.* 11: 2079-2096.
- ASSAEED, A. (2001). Effect of temperature and water potential on germination of *Salsola villosa* Del. ex Roem. et Schult. *Assiut J. Agric. Sci.* 32: 173-183.
- AYRES, D., F.J. RYAN, E. GROTKOPP, J. BAILEY & J. GASKIN (2008). Tumbleweed (*Salsola*, section *Kali*) species and speciation in California. *Biol. Invas.* 11 (5):1175-1187.
- BATTHACHARYA, S.S., M.M. KHALIFA & I.I. CHAUDRI (1971). Reports. In: LÖVE, Å. (ed.). IOPB chromosome number reports XXXII. *Taxon* 20: 349-350.
- BENTHAM, G. & J.D. HOOKER (1880). *Genera plantarum*, vol. 3, pp. 43-78. Reeve, London.
- BEEST, M. TE, J.J. LE ROUX, D.M. RICHARDSON, A.K. BRYSTING, J. SUDA, M. KUBESOVÁ & P. PYSEK (2012). The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Ann. Bot.* 109: 19-45.
- BIONDI, E., M. ALLEGREZZA, F. TAFFETANI & W. WILDPRET DE LA TORRE (1994). La vegetazione delle coste basse sabbiose delle isole di Fuerteventura e Lanzarote (Isole Canarie, Spagna). *Fitosociologia* 27: 107-121.
- BLACKWELL, W.H. & M.J. POWELL (1981). A preliminary note on pollination in the Chenopodiaceae. *Ann. Missouri Gard.* 68: 524-526.
- BLANCA, G., B. CABEZUDO, M. CUETO, C. SALAZAR & C. MORALES TORRES (eds.) (2009). *Flora Vasculare de Andalucía Oriental*. vol. 2, Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. 492 pp.
- BOISSIER, P.E. (1879). *Flora Orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum*. Vol. 4 (2). H. Georg, Genève/Basel.
- BOLLE, C. (1892). Florula insularum olim Purpurariarum, nunc Lanzarote et Fuertaventura cum minoribus Isleta de Lobos et la Graciosa in Archipelago Canariensi. *Bot. Jahrb.* 14 (3): 230-257.
- BORGEN, L. (1996). Genetic differentiation in endemic *Lobularia* (Brassicaceae) in the Canary Islands. *Nord. J. Bot.* 16: 487-503.
- BORGER, C.P.D., M. WALSH, J.K. SCOTT & S.B. POWLES (2007). Tumbleweeds in the eastern Australian cropping system: seed dispersal characteristics of *Salsola australis*. *Weed Res.* 47: 406-414.
- BORNMÜLLER, J. (1904). Ergebnisse zweier botanischer Reisen nach Madeira und den Canarischen Inseln. *Bot. Jahrb.* 33: 387-492.
- BORNET, B. & M. BRANCHARD (2002). Nonanchored Inter Simple Sequence Repeat (ISSR) markers: reproducible and specific tools for genome fingerprinting. *Plant Mol. Biol. Rep.* 19: 209-215.

- BOTSCHANTZEV, V. (1969). Genus *Salsola* L.-concise history of its development and dispersal. *Bot. Zhurm.* 54 (7): 989-1001. (En ruso).
- BOTSCHANTZEV, V. (1972). Species subsectionis *Tetragona* Botsch. sectionis *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl generis *Salsola* L. *Novosti Syst. Vyss. Rast.* 9: 140-154. (En ruso).
- BOTSCHANTZEV, V. (1975). Species subsectionis *Vermiculatae* Botsch. sectionis *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl generis *Salsola* L. *Novosti Syst. Vyss. Rast.* 12: 160-194. (En ruso).
- BOTSCHANTZEV, V. (1975). New species of *Salsola*. *Bot. Zhurm.* 60 (4): 498-505. (En ruso).
- BOTSCHANTZEV, V. (1976). Conspectus specierum sectionis *Coccosalsola* Fenzl generis *Salsola* L. *Nov. Syst. Pl. Vasc. (Lenin.)* 13: 74-102. (En ruso).
- BOULOS, L. (1999). *Flora of Egypt. 1. Azollaceae-Oxalidaceae*. Al Hadara Publishing, Cairo. 417 pp.
- BOYD, C.N., V.R. FRANCESCHI, S.D.X. CHUONG, H. AKHANI, O. KIRATS, M. SMITH & G.E. EDWARDS (2007). Flowers of *Bienertia cycloptera* and *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae) complete the life cycle performing single-cell C<sub>4</sub> photosynthesis. *Func. Plant Biol.* 34: 268-281.
- BRAMWELL, D. & Z. BRAMWELL (2001). *Flores silvestres de las Islas Canarias*. (4ª edición). Ed. Rueda. Madrid. 437 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde*. Springer-Verlag, Wien and New York. 865 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1979). *Fitosociología Vegetal. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. H. Blume, Madrid. 820 pp.
- BRULLO, S. (1982). Notes on the genus *Salsola* (Chenopodiaceae). 1. The *Salsola oppositifolia* and *S. longifolia* groups. *Willdenowia* 12: 241-247.
- BRULLO, S. (1984). Taxonomic condideration on the genus "*Darniella*" (Chenopodiaceae). *Webbia* 38: 301-328.
- BUCH, L. v. (1828). *Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln*. Hofdruckerei der Königlichen Akademie, Berlin. I-XIV+388 pp.
- CABALLERO, A. (1936). Plantas de Ifni. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* 36: 139-149.
- CABALLERO RUANO, M. & M.C. CID BALLARÍN (1992). Adaptación al cultivo como planta ornamental de *Canarina canariensis* (L.) Vatke. II. Estudio sobre la germinación de semillas. *Bot. Macaron.* 19-20: 27-38.
- CABALLERO RUANO, M., A. LÁZZARO GABRIELLI & M.C. CID BALLARÍN (coords.) (2010). *Memoria anual 2010, Instituto Canario de Investigaciones Agrarias, Memoria Científico-Técnica*. ICIA, Santa Cruz de Tenerife. 136 pp.

- CÁCERES, M. DE (2005). *La classificació numèrica de la vegetació basada en la composició florística*. Tesis doctoral (inéd.). Universitat de Barcelona. 378 pp.
- CÁCERES, M. DE, X. FONT, R. GARCÍA & F. OLIVA (2003). VEGANA, un paquete de programas para la gestión y análisis de datos ecológicos, pp. 1484-1497. *VII Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre*. Barcelona, Julio 2003.
- CANDOLLE, A.P. DE (ed.) (1849). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Vol 13 (2), pp. 41–219. Masson, Paris.
- CAROLIN, A. (1983). The trichomes of the Chenopodiaceae and the Amaranthaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 103: 451-466.
- CAROLIN, R.C., S.W.L. JACOBS & M. VESK (1975). Leaf structure in Chenopodiaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 95: 226–255.
- CASTROVIEJO, S. (1982). Números cromosómicos de plantas occidentales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 39 (2): 525-531.
- CASTROVIEJO, S. & LAGO, E. (1992). Datos acerca de la hibridación en el género *Sarcocornia* (Chenopodiaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 50 (2): 163-170.
- CASTROVIEJO, S. & LUCEÑO, M. (1992). *Salsola marujae*, sp. nov., de las islas Canarias. *Anales Jard. Bot. Madrid* 50 (2): 259-260.
- CASTROVIEJO, S., M. LAÍNZ, G. LÓPEZ GONZÁLEZ, P. MONTSERRAT, F. MUÑOZ GARMENDIA, J. PAVIA & L. VILLAR (eds.) (1990). *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. 2: Platanaceae-Plumbaginaceae (p.p.)* Real Jardín Botánico, Madrid. 897 pp.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., Á. MARRERO-RODRÍGUEZ, M. BACCARANI-ROSAS, N. CABRERA-GARCÍA & B. VILCHES-NAVARRETE (2008a). Population genetics of the endangered Canarian endemic *Atractylis arbuscula* (Asteraceae): implications for taxonomy and conservation. *Plant Syst. Evol.* 274: 99–109.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., J. NARANJO-SUÁREZ, I. SANTANA, M. BACCARANI-ROSAS, N. CABRERA-GARCÍA, M. MARRERO, E. CARQUÉ & R. MESA (2008b). Population genetic suggestions to offset the extinction ratchet in the endangered Canarian endemic *Atractylis preauxiana* (Asteraceae). *Plant Syst. Evol.* 273: 191–199.
- CAVANILLES, A. (1796). In *Salsolam et Anabasidem observationes*. *Icon. Descr. Pl.* 3: 43-47.
- CEBALLOS, L. & F. ORTUÑO (1951). *Vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid. 465 pp.
- CHRIST, H. (1888). *Spicilegium Canariense*. *Bot. Jahrb.* 9: 86-172.
- CORREAL, E. (1982). *La introducción de especies pratenses y forrajeras en zonas áridas: los arbustos forrajeros*. *Actas del seminario sobre zonas áridas*, 173-197 pp. Inst. Estudios Almerienses. Diputación Provincial, Almería.



- CORREAL, E., P. SANCHEZ & F. ALCARAZ (1987). *Woody species (trees and shrubs) of multiple values for the arid and semiarid zones of northern mediterranean E.E.C. countries. Les espèces ligneuses a usages multiples des zones arides méditerranées*. Seminaire Sur. I.A.M.Z., Zaragoza, España.
- CRAWFORD D.J., E. RUIZ, T.F. STUESSY, E. TEPE, P. AQEVEQUE, F. GONZALEZ, R.J. JENSEN, G.J. ANDERSON, G. BERNARDELLO, M. BAEZA, U. SWENSON & M.O. SILVA (2001). Allozyme diversity in endemic flowering plant species of the Juan Fernandez Archipelago, Chile: ecological and historical factors with implications for conservation. *Am. J. Bot.* 88: 2195–2203
- DANIN, A., I. BAKER & H.G. BAKER (1978). Cytogeography and taxonomy of the *Portulaca oleracea* L. polyploid complex. *Israel J. Bot.* 27: 177-211.
- DEBNATH S.C., S. KHANIZADEH, A.R. JAMIESON & C. KEMPLER (2008). Inter Simple Sequence Repeat (ISSR) markers to assess genetic diversity and relatedness within strawberry genotypes. *Can. J. Plant Sci.* 88: 313-322.
- DEHGHANI, M. & H. AKHANI (2009). Pollen morphological studies in subfamily *Suaedoideae* (Chenopodiaceae). *Grana* 48: 79–101.
- DEMPSEY, R.E., R.J. GORNALL & J.P. BAILEY (1994). Contributions to a cytological catalogue of the British and Irish flora, 4. *Watsonia* 20: 63–66.
- DESFONTAINES, R. (1798). *Flora Atlantica*. 2 vols. L.G. Desgranges, Paris. 458 pp.
- DÍAZ-PÉREZ A., M. SEQUEIRA, A. SANTOS-GUERRA & P. CATALÁN (2008). Multiple colonizations, in situ speciation, and volcanism-associated stepping-stone dispersals shaped the phylogeography of the Macaronesian Red Fescues (*Festuca* L., Gramineae). *Syst. Biol.* 57 (5):732–749.
- DICE, L.R. (1945). Measures of the amount of ecological association between species. *Ecology* 26: 297-302.
- DJE, Y., C.G. TAHI, A.I. ZORO BI, J.-P. BAUDOIN & P. BERTIN (2010). Use of ISSR markers to assess genetic diversity of African edible seeded *Citrullus lanatus* landraces. *Sci. Hortic.* 124: 159–164.
- DOYLE, J. J. & J.L. DOYLE (1987). Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Phytochem. Bull.* 12: 13-15.
- DUAN, D., W. LI, X. LIU & P. AN (2007). Seed germination and seedling growth of *Suaeda salsa* under salt stress. *Ann. Bot. Fennici* 44: 161–169.
- DUVIGNEAUD, J. (1974). *Salsola tetrandra* Forssk. aux Canaries. *Soc. Ech. Pl. Vasc. Eur. Bass. Médit. Bull.* 15 (2): 93-94.

- EBRAHIMZADEH, H., A. ATAEI-AZIMI, H. AKHANI & M.R. NOORI-DALOOI (1994). Studies on the cariology of some species of the genus *Suaeda* (Chenopodiaceae) in Iran. *J. Sci .I.R. Iran* 5 (3): 81-88.
- EL-KEBLAWY, A., F. AL-ANSARI, N. HASSAN & N. AL-SHAMSII (2007). Salinity, temperature and light affect germination of *Salsola imbricata*. *Seed Sci. Technol.* 35: 272-281.
- ERDTMAN, G. (1969). *Handbook of Palynology*. Munksgaard, Copenhagen.
- ERIKSSON, O., A. HANSEN & P. SUNDING (1974). *Flora of Macaronesia. Check-list of vascular plants*. Department of Biology, University of Umea, Suecia. 66 pp.
- ERIKSSON, O., A. HANSEN & P. SUNDING (1979). *Flora of Macaronesia. Check-list of vascular plants*. 2ª ed. revisada por A. Hansen & P. Sunding. Univ. of Oslo, Norway. 148 pp.
- ESPINAR, J. L. (2009). 1420 Matorrales halófilos mediterráneos y termoatlánticos (*Sarcocornetea fruticosi*). In: VV.AA. *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 96 pp.
- EXCOFFIER, L., P.E. SMOUSE & J.M. QUATTRO (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- EXCOFFIER, L. & H.E. LISCHER (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10: 564-567.
- FAHN, A. (1986). Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* 57(5): 631-637.
- FAO/IPGRI (1994). *Genebanks standards*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, International Plant Genetic Institute.
- FEBLES, R. & J. ORTEGA (1984). Estudio citogenético del género *Pulicaria* Gaertn. (Compositae- Inuleae) en las islas Canarias. *Bot. Macaron.* 10: 41-47.
- FENNANE, M., M. IBN TATTOU, J. MATHEZ, A. OUYAHYA & J. EL OUALIDI (eds.) (1999). *Flora pratique du Maroc. Manuel de détermination des plantes vasculaires. Vol. I: Pteridophyta, Gymnospermae, Angiospermae (Lauraceae-Neuradaceae)*. Institut Scientifique, serie botanique, nº36. Université Mohammed V, Agdal, Rabat.
- FERNÁNDEZ ARROYO, J. (2010). *Estudio citogenético DAPI e ISSR para la determinación del estatus de conservación y la toma de medidas de protección de la especie botánica Scilla obtusifolium (Poiret)*. Editorial "Investigación y Educación", Sevilla, España. 111 pp.
- FERNÁNDEZ-ILLESCAS F., F.J.J. NIEVA, B. MÁRQUEZ-GARCIA & A.F. MUÑOZ-RODRÍGUEZ (2010). Pollen production in halophytic species of the Chenopodiaceae in a Mediterranean marsh. *Grana* 49 (4): 300-307.

- FERNÁNDEZ-ILLESCAS, F., F.J.J. NIEVA, M.A. DE LAS HERAS & A.F. MUÑOZ RODRÍGUEZ (2011). Dichogamy in Salicornieae species: establishment of floral sex phases and evaluation of their frequency and efficacy in four species. *Plant Syst. Evol.* 296: 255–264.
- FERNÁNDEZ, M. & A. SANTOS-GUERRA (1984). La vegetación del litoral de Canarias I. *Arthrocnemetea. Lazaroa* 5: 143-155.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES & J. CAUJAPÉ CASTELLS (2004). Diversidad genética en *Parolinia*: *P. glabriuscula* y *P. platypetala* (Brassicaceae: Matthioleae). *Bot. Macaron.* 25: 143-160.
- FERREN, W.R. & H.J. SCHENK (2003). *Suaeda* Forsskal ex J. F. Gmelin, pp. 390-398. In: FNA EDITORIAL COMMITTEE (eds.). *Flora of North America, North of Mexico, vol. 4, Magnoliophyta: Caryophyllidae, part 1*. Oxford University Press, New York.
- FISHER, D.D., H.J. SCHENK, J.A. THORSCH & W.R. FERREN (1997). Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) in North America. *Amer. J. Bot.* 84 (9): 1198-1210.
- FORSSKAL, P. (1775). *Flora Aegyptiaco-Arabica*. C. Niebuhr, Copenaghen.
- FRAGA I ARGUIMBAU, P. (2009). *Jardinería mediterránea sin especies invasoras. Manuales técnicos, 1*. Generalitat Valenciana, Consellería de Medio Ambiente, Agua, Urbanismo y Vivienda, Valencia. 208 pp.
- FRANCISCO-ORTEGA, J. (1993). Numerical analyses of RAPD data highlight the origin of cultivated tagasaste (*Chamaecytisus proliferus* subsp. *palmensis*) in the Canary Islands. *Theor. Appl. Genet.* 87 (1/2): 264-270.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., M.T. JACKSON, A. SANTOS-GUERRA & M. FERNANDEZ-GALVÁN (1990). Genetic resources of the fodder legumes tagasaste and escobon (*Chamaecytisus proliferus* (L. fil.) Link *sensu lato*). *FAO/IBPGR Pl. Genet. Resources Newsl.* 81-82: 27-32.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., SANTOS-GUERRA, A., KIM, S.-C. & CRAWFORD, D.J. (2000). Plant genetic diversity in Canary Islands: a conservation perspective. *Amer. J. Bot.* 87 (7): 909-919.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, R. MESA-COELLO, E. GONZÁLEZ-FERIA & D.J. CRAWFORD (1996). Genetic resource conservation of the endemic genus *Argyranthemum* Sch. Bip. (Asteraceae: Anthemideae) in the Macaronesian Islands. *Genet. Resour. Crop Evol.* 43 (1): 33-39.
- FREITAG, H. (1989). Contributions to the chenopod flora of Egypt. *Flora* 183: 149-173.
- FREITAG, H. (1991). The *Chenopodiaceae* of Pakistán - an assesment of present knowledge, pp. 73-93. In: ALI S.I. & A. GHAFAR (eds.). *Plant life of South Asia*. Shamin Press, Karachi.
- FREITAG, H. (1997). *Salsola* L., pp. 154-371. In: RECHINGER, K.H. (ed.). *Flora Iranica* 172. Akademische Druck- U. Verlagsanstalt, Graz.

- FREITAG, H. (2001). *Suaeda*, pp. 104-126. In: ALI, S. I. & M. QAISER (eds.). *Flora of Pakistan* 204. Karachi & St Louis.
- FREITAG, H. & C. STICHLER (2000). A remarkable new leaf type with unusual photosynthetic tissue in a central asiatic genus of Chenopodiaceae. *Plant Biol.* 2: 154–160.
- FREITAG, H. & C. STICHLER (2002). *Bienertia cycloptera* Bunge ex Boiss., Chenopodiaceae, another C<sub>4</sub> plant without Kranz tissues. *Plant Biol.* 4: 121–131.
- FREITAG, H. & M. LOMONOSOVA (2006). Typification and identity of *Suaeda crassifolia*, *S. prostrata* and *S. salsa*, three often confused species of *Suaeda* sect. *Brezia* (Chenopodiaceae, Suaedoideae). *Willdenowia* 36 (Special Issue): 21-36.
- FRITZSCH, K. & D. BRANDES (1999). Flora und vegetation salzbeeinflussteter habitate auf Fuerteventura, pp. 205-219. In: BRANDES, D. (ed.). *Vegetation salzbeeinflussteter habitate im Binnenland*. Braunschweiger Geobotanische Arbeiten, 6, Braunschweig.
- GAO, T.P., H.N. GAO, Y. ZHANG, S.J. XU & L.Z. AN (2009). Genetic diversity of *Salsola passerina* populations in northwestern China based on inter-simple sequence repeat (ISSR). *J. Lanzhou Univ. Nat. Sci.* 45 (2): 66-74.
- GASKIN J.F., G.F. HRUSA & J.P. LONDO (2006). Genotype diversity of *Salsola tragus* and potential origins of a previously unidentified invasive *Salsola* from California and Arizona. *Madroño* 53: 246-253.
- GEHU, J.M. & S. RIVAS-MARTINEZ (1981). Notions fondamentales de phytosociologie, pp. 5-33. In DIERSCHKE, H. (ed.). *Syntaxonomie*. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. J. Cramer, Vaduz.
- GÓMEZ FERRERAS, C. & J. PEDROL (1987). Estudio palinológico del género *Suaeda* (Chenopodiaceae) en la Península Ibérica e islas Baleares. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44 (2): 275-283
- GÓMEZ-CAMPO, C. Y COLS. (1996). *Libro Rojo de las especies vegetales amenazadas de Canarias*. Gobierno de Canarias, Consejería de Política Territorial, Tenerife. 672 pp.
- GONZÁLEZ, A. & X. AGUIRRE (2007). Inter Simple Sequence Repeats (ISSRs), pp. 567-571. In: EGUIARTE, L., V. SOUZA & X. AGUIRRE (eds.). *Ecología molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- GONZÁLEZ-ANDRÉS, F. & J.M. PITA VILLAMIL (2001). *Conservación y caracterización de recursos filogenéticos*. INEA, Valladolid. 279 pp.
- GONZÁLEZ-PÉREZ, M.A., P.A. SOSA & F.J. BATISTA (2009a). Genetic variation and conservation of the endangered endemic *Anagyris latifolia* Brouss. ex Willd. (Leguminosae) from the Canary Islands. *Plant Syst. Evol.* 279 (1-4): 59-68.

- GONZÁLEZ PÉREZ, M.A., P.A. SOSA, E.A. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, A. BAÑARES, M. MARRERO, E. CARQUE & M. POLIFRONE (2009b). *Gnaphalium teydeum* and *Gnaphalium luteo-album*: two taxa of the Canary Islands with different genetic histories. *Plant Syst. Evol.* 276 (1-2): 39-49.
- GONZÁLEZ-PÉREZ, M.A., M.D. LLEDÓ, C. LEXER, M. FAY, M. MARRERO, A. BAÑARES-BAUDET, E. CARQUÉ & P.A. SOSA (2009c). Genetic diversity and differentiation in natural and reintroduced populations of *Bencomia exstipulata* and comparisons with *B. caudata* (Rosaceae) in the Canary Islands: an analysis using microsatellites. *Bot. J. Linn. Soc* 160: 429–441.
- GOWER, J.C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 315-328.
- GUMA, I.R. (2001). *Estudio de la variabilidad y la estructura genética en poblaciones de Avena barbata de Argentina*. Tesis Doctoral (ined.). Dpto. de Ecología, Genética y Microbiología (Genética). Univ. de León. 167 pp.
- GUMA, I.R., M.A. PADRÓN-MEDEROS, A. SANTOS-GUERRA & J.A. REYES-BETANCORT (2009). Effect of temperature and salinity on germination of *Salsola vermiculata* L. (Chenopodiaceae) from Canary Islands. *J. Arid Environ.* 74: 708–711.
- GUMA, I.R., M.A. PADRÓN-MEDEROS, A. SANTOS-GUERRA, J.A. REYES-BETANCORT, P. MÉNDEZ & R. GONZÁLEZ-MONTELONGO (2011). Perennial forage legumes endemic to the Canary Islands: collection and *ex situ* conservation. *Genet. Resour. Crop Evol.* 58(2): 181-187.
- GUPTA, S., M. SRIVASTAVA, G. P. MISHRA, P.K. NAIK, R.S. CHAUHAN, S.K. TIWARI, M. KUMAR & R. SINGH (2008). Analogy of ISSR and RAPD markers for comparative analysis of genetic diversity among different *Jatropha curcas* genotypes. *Afr. J. Biotech.* 7 (23): 4230-4243.
- HADDIOUI, A. & M. BAAZIZ (2001). Genetic diversity of natural populations of *Atriplex halimus* L. in Morocco: An isoenzyme-based overview. *Euphytica* 121: 99–106.
- HAMEED A., M.Z. AHMED, S. GULZAR & M.A. KHAN (2009). Effect of disinfectants in improving seed germination of *Suaeda fruticosa* under saline conditions. *Pak. J. Bot.*, 41(5): 2639-2644.
- HAMRICK, J.L. & M.J. GODT (1989). Alloenzyme diversity in plant species, pp. 43-63. In: BROWN, A.H.D., M.T. CLEGG, A.L. KAHLER & B.S. WEIR (eds.). *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer Associates Inc, Massachusetts.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1985). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 3. rev. ed. *Sommerfeltia* 1: 1-167.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1993). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 4. rev. ed. *Sommerfeltia* 17: 1-295.
- HARTL, D.L. & A.G. CLARK (1997). *Principles of population genetics*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- HEDRICK, P.W. 1986. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 535-566.

- HENSEN, I. (1999). Las estrategias de vida de las plantas semidesérticas: mecanismos de dispersión y reproducción en la comunidad de matorral termomediterráneo *Anabasio-Euzomodendretum bourgaeani*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 57 (1): 63-79.
- HRUSA, G.F. & J.F. GASKIN (2008). The *Salsola tragus* complex in California (Chenopodiaceae): characterization and status of *Salsola australis* and the autochthonous allopolyploid *Salsola ryanii* sp. nov. *Madroño* 55 (2): 113–131.
- ILJIN, M.M. (1936a). Chenopodiaceae, pp. 4–272. In: KOMAROV, V.L. & B. K. SHISHKIN (eds.). *Flora of the U.S.S.R., vol. VI, Centrospermae (English translation, 1970, by N. Landau)*. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem.
- ILJIN, M.M. (1936b). On the systematics of the genus *Suaeda* Forssk. and the tribe Suaedeae Rchb. *Sovietskaja Bot.* 5: 39–49. (En ruso).
- ILJIN, M.M. (1954). De genere *Seidlitzia* Bge. Notae criticae. *Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS* 15: 88-90. (En ruso).
- JACCARD, P. (1901). Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura. *Bull. Soc Vaud Sci. Nat.* 37: 547–579.
- JACOBS, S. (2001). Review of leaf anatomy and ultrastructure in the Chenopodiaceae (Caryophyllales). *J. Torrey Bot. Soc.* 128 (3): 236-253.
- JAFRI, S.M.H. & F.B. RATEEB (1978). Chenopodiaceae, pp. 1-109. In: JAFRI, S.M.H. & A. EL-GADI (eds.). *Flora of Libya*. Al Faateh University, Tripoli.
- JARVIS, C. (2007). *Order out of chaos. Linnaean plant names and their types*. The Linnean Society of London & The Natural History Museum, London. 1016 pp.
- JENA, S.N. & A.B. BAS (2006). Inter-population variation of chromosome and RAPD markers of *Suaeda nudiflora* (Willd.) Moq. a mangrove species in India. *Afr. J. Agr. Res.* 1 (4): 137-142.
- JOHNSON, C., T.A. CULLIS, M.A. CULLIS & C.A. CULLIS (2009). DNA markers for variety identification in date palm (*Phoenix dactylifera* L.). *J. Hort. Sci. & Biotech.* 84 (6): 591–594.
- KADEREIT, G. & H. FREITAG (2011). Molecular phylogeny of Camphorosmeae (Camphorosmoideae, Chenopodiaceae): implications for biogeography, evolution of C<sub>4</sub>-photosynthesis and taxonomy. *Taxon* 60 (1): 51–78.
- KADEREIT, G., L. MUCINA & H. FREITAG (2006). Phylogeny of Salicornioideae (Chenopodiaceae): diversification, biogeography, and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *Taxon* 55 (3): 617-642.
- KADEREIT, G., T. BORSCH, K. WEISING & H. FREITAG (2003). Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Int. J. Plant. Sci.* 164 (6): 959-986.

- KANBAR, A. (2011). Discriminating between Barley (*H. vulgare* L.) genotypes using morphological and ISSR markers. *Am.-Eur.J. Sustain. Agricult.* 5 (3): 318-324.
- KAPRALOV, M.V., H. AKHANI, E.V. VOZNESENSKAYA, G.E. EDWARDS, V.R. FRANCESCHI & E.H. ROALSON (2006). Phylogenetic relationships in the Salicornioideae / Suaedoideae / Salsoloideae s.l. (Chenopodiaceae) clade and a clarification of the phylogenetic position of *Bienertia* and *Alexandra* using multiple DNA sequences. *Syst. Bot.* 31 (3): 571-585.
- KHAN, M.A. & B. GUL (2006). Halophyte seed germination, pp. 11-30. In: KHAN, M.A. & D.J. WEBER (eds.). *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants*. Springer, Netherlands.
- KHAN, M. A. & M. QAISER (2006). Halophytes of Pakistan: characteristics, distribution and potential economic usages, pp. 129-153. In: KHAN, M.A., B. BÖER, G.S. KUST & H.J. BARTH (eds.). *Sabkha Ecosystems II: West and Central Asia*. Springer, Netherlands.
- KHAN, M.A. & I.A. UNGAR (1984). The effect of salinity and temperature on germination of polymorphic seeds and growth of *Atriplex triangularis* Willd. *Amer.J. Bot.* 71: 481-489.
- KHAN, M.A. & I.A. UNGAR (1996). Influence of salinity and temperature on the germination of *Haloxylon recurvum* Bunge ex. Boiss. *Ann. Bot.* 78: 547-551.
- KHAN, M.A. & I.A. UNGAR (1997). Effects of thermoperiod on recovery of seed germination of halophytes from saline conditions. *Amer. J. Bot.* 84: 279-283.
- KHAN, M.A., B. GUL & D.J. WEBER (2002). Seed germination in the Great Basin halophyte *Salsola iberica*. *Can. J. Bot.* 80: 650-655.
- KHATOON, S. & S.I. ALI (1993). *Chromosome Atlas of the Angiosperms of Pakistan*. Department of Botany, University of Karachi, Karachi.
- KLOPPER, R.R. & A.E. VAN WYK (2001). The genus *Salsola* (Chenopodiaceae) in southern Africa: Systematic significance of leaf anatomy. *S. Afr. J. Bot.* 67: 540-551.
- KOTEVA, N.K., E.V. VOZNESENSKAYA, J.O. BERRY, S.D.X. CHUONG, V.R. FRANCESCHI & G.E. EDWARDS (2011). Development of structural and biochemical characteristics of C<sub>4</sub> photosynthesis in two types of Kranz anatomy in genus *Suaeda* (family Chenopodiaceae). *J. Exp. Bot.* 62 (9): 3197–3212.
- KÜHN, U., V. BITTRICH, R. CAROLIN, H. FREITAG, I.C. HEDGE, P. UOTILA & P.G. WILSON (1993). Chenopodiaceae, pp. 253-281. In: KUBITZKI, K., J.G. ROHWER & V. BITTRICH (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants 2*. Springer Verlag, Berlin, Germany.
- KUMAR, V. & B. SUBRAMANIAN (1986). *Chromosome atlas of flowering plants of the Indian subcontinent, Vol. I Dicotyledones*. Botanical Survey of India.
- KUNKEL, G. (1970). Novedades en la flora canaria. *Cuad. Bot. Can.* 8: 10-14.
- KUNKEL, G. (1970-1971). *Las plantas alimenticias y especieras de las islas Canarias*. Imprenta Pérez Galdós. Las Palmas de Gran Canaria. 39 pp.

- KUNKEL, G. (1977). Las plantas vasculares de Fuerteventura (islas Canarias) con especial interés de las forrajeras. *Naturalia Hispanica* 8: 1-130. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza.
- KUNKEL, G. (1982). Los Riscos de Famara (Lanzarote, Islas Canarias). Breve descripción y guía florística. *Naturalia Hispanica* 22: 1-118. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza.
- KUNKEL, G. & M.A. KUNKEL (1978). *Flora de Gran Canaria. III. Las plantas suculentas*. Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria. pp.121.
- KUNTZE, O. (1891). *Revisio genera plantarum*. Vol. 2, pp. 375-1011. A. Felix, Leipzig.
- LABADIE, J. (1976). *Contribution à l'étude caryosystematique des espèces halophiles du littoral languedocien (plus précisément, espèces appartenant à la classe des Salicornietea)*. These, Université du Languedoc, France. 222 pp.
- LAGO CANZOBRE, M.A. (1989). Números cromosómicos de plantas occidentales, 521-526. *Anales Jard. Bot. Madrid* 45 (2): 501-504.
- LEBRUN, J.P. (1998). Catalogue des plantes vasculaires de la Mauritanie et du Sahara occidental. *Boissiera* 55: 1-322.
- LE HOUÉROU, H. (1991). *Environmental aspects of fodder trees and shrubs plantation in the Mediterranean Basin*. C.E.E. Workshop: Fodder trees and shrubs. Optimization of an intensified Husbandry in the Mediterranean production systems. Thessaloniki, Grecia.
- LEMS, K. (1960). Floristic botany of the Canary Islands. *Sarracenia* 5: 1-97.
- LEWONTIN, R.C. (1972). The apportionment of human diversity. *Evol. Biol.* 6: 381-398.
- LINNEO, C. (1753). *Species Plantarum*. Vol. 1. Impensis Laurentii Salvii, Estocolmo. 560 pp.
- LOIZZO, M.R., R. TUNDIS, G.A. STATTI, N.G. PASSALACQUA, L. PERUZZI & F. MENICHINI (2007). In vitro angiotensin converting enzyme inhibiting activity of *Salsola oppositifolia* Desf., *Salsola soda* L. and *Salsola tragus* L. *Nat. Prod. Res.* 21 (9): 346-351.
- LOMONOSOVA, M. & H. FREITAG (2003). A new species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) from the Altai, Central Asia. *Willdenowia* 33: 139-147.
- LOMONOSOVA, M., R. BRANDT & H. FREITAG (2008). *Suaeda corniculata* (Chenopodiaceae) and related new taxa from Eurasia. *Willdenowia* 38: 81-109.
- LOUW, A. & P. SWART (1999). *Salsola tuberculiformis* Botsch. and an Aziridine precursor analog mediate the in vitro increase in free corticosterone and decrease in corticosteroid-binding globulin in female wistar rats. *Endocrinology* 140 (5): 2044-2052.
- LU, J.J., H.Y. ZHAO, N.N. SUO, S. WANG, B. SHEN, H.Z. WANG & J.J. LIU (2012). Genetic linkage maps of *Dendrobium moniliforme* and *D. officinale* based on EST-SSR, SRAP, ISSR and RAPD markers. *Sci. Hort.* 137: 1-10.



- LYNCH, M. (1996). A quantitative-genetic perspective on conservation issues, pp. 471–501. In: AVISE, J.C. & J.L. HAMRICK (eds.). *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Chapman and Hall, New York, USA.
- MAIRE, R. (1938). Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord (Fascicule 26). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 29: 403-458.
- MAIRE, R. (1962). *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. 8. Paul Lechevalier, Paris. 303 pp.
- MECO, J., J.F. BALLESTER, A. CILLEROS, S. SCAILLET, H. GUILLOU, J.C. CARRACEDO, A. LOMOSCHITZ, N. PETIT-MARIE, A.G.J. RAMOS, N. PERERA & J.M. MECO (2006). *Paleoclimatología del Neógeno en las Islas Canarias. Geliense, Pleistoceno y Holoceno*. Ministerio de Medio Ambiente y Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 203 pp.
- MEHRUN-NISA, M.A. KHAN & D.J. WEBER (2007). Dormancy, germination and viability of *Salsola imbricata* seeds in relation to light, temperature and salinity. *Seed Sci. & Technol.* 35: 595-606.
- MÉNDEZ, M.P. (2001). *Estudio ecofisiológico de las plantas C<sub>4</sub> en el archipiélago canario*. Tesis Doctoral (inéd.). Facultad de Biología, Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Universidad de La Laguna. 243 pp.
- MÉNDEZ, P., A. SANTOS-GUERRA, E. CORREAL & S. RÍOS (2006). Agronomic traits as forage crops of nineteen population of *Bituminaria bituminosa*. *Grassland Science in Europe*, Vol. 2: 300-302. Vol. 8: 229 - 231.
- MEYER, C.A. (1829). Generae Chenopodearum pp. 370–371. In: LEDEBOUR, C.F. (ed.). *Flora Altaica*, Vol. 1. Reimer, Berlin.
- MILLIGAN, B.G., J. LEEBENS-MACK & A.E. STRAND (1994). Conservation genetics: beyond the maintenance of marker diversity. *Mol. Ecol.* 3: 423–435.
- MOLERO, J. & J.M. MONTSERRAT (2006). Quenopodiáceas nuevas o raras para la flora de Marruecos. *Lagascalia* 26: 7-24.
- MOQUIN-TANDON, A. (1840). *Chenopodearum monographica enumeratio*. Loss, Paris. 182 pp.
- MORENO, J.C. (coord.) (2008). *Lista roja 2008 de la Flora Vascular española*. Dirección General de Medio Natural y política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas), Madrid. 86 pp.
- MORERA, M. (1991). La tradición del camello en Canarias. *Anuar. Est. Atlán.* 37: 167-204.
- MOSYAKIN, S.L. (2003). *Salsola*, pp. 398-403. In: FNA EDITORIAL COMMITTEE (eds.). *Flora of North America Vol. 4 (Magnoliophyta: Caryophyllidae Part 1)*. Oxford Univ. Press, New York.
- MOTA POVEDA, J.F., J.A. GARRIDO BECERRA & E.V. CAÑADAS SÁNCHEZ (2009). 1430 Matorrales halonitrófilos (*Pegano-Salsoletea*). In: VV.AA. *Bases ecológicas preliminares para la*

- conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 80 pp.
- MUELLER, U.G. & R. WOLFENBARGER (1999). AFLP genotyping and fingerprinting. *Tree* 14 (10): 389-394.
- MÜLLER, K. & TH. BORSCH (2005). Phylogenetics of Amaranthaceae based on matK/trnK sequences data – evidence from parsimony, likelihood, and bayesian analyses. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 92: 66-102.
- NAGAOKA, T. & Y. OGIHARA (1997). Applicability of inter-simple sequence repeat polymorphism in wheat for use as DNA markers in comparison to RFLP and RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 94: 597-602.
- NEVO, E. (2001). Evolution of genome-phenome diversity under environmental stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 6233-6240.
- NOWICKE, J.W. (1975). Pollen morphology in the order Centrospermae. *Grana* 15: 51–77.
- NOWICKE, J.W. & J.J. SKVARLA (1979). Pollen morphology: the potential influence in higher order systematic. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 633-700.
- NYBOM, H. (2004). Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Mol. Ecol.* 13: 1143–1155.
- NYBOM H. & I. BARTISH (2000). Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 3 (2): 93–114.
- ORLOVSKY N.S., U.N. JAPAKOVA, I. SHULGINA & S. VOLIS (2011). Comparative study of seed germination and growth of *Kochia prostrata* and *Kochia scoparia* (Chenopodiaceae) under salinity. *J. Arid Environ.* 75: 532-537.
- ORTÍZ-DORDA, J., C. MARTÍNEZ-MORA, E. CORREAL, B. SIMÓN & J.L. CENIS (2005). Genetic structure of *Atriplex halimus* populations in the Mediterranean Basin. *Ann. Bot.* 95: 827-834.
- OSMAN, A.E. & F. GHASSALI (1997). Effects of storage conditions and presence of fruiting bracts on the germination of *Atriplex halimus* and *Salsola vermiculata*. *Expl. Agric.* 33: 149-155.
- OSMAN, A.E., F. BAHHADY, N. HASSAN, F. GHASSALI & T. AL IBRAHIM (2006). Livestock production and economic implications from augmenting degraded rangeland with *Atriplex halimus* and *Salsola vermiculata* in northwest Syria. *J. Arid Environ.* 65: 474-490.
- QUESLATI, M.H., H. BEN JANNET, Z. MIGHRI, J. CHRIAA & P.M. ABREU (2006). Phytochemical constituents from *Salsola tetrandra*. *J. Natl. Prod.* 69: 1366-1369.
- PADRÓN MEDEROS, M.A., I.R. GUMA, A. SANTOS-GUERRA & J.A. REYES-BETANCORT (2009a). Genetic resources of *Atriplex*, *Salsola* and *Suaeda* shrubby species from Canary Islands: a taxonomic survey for agronomic purposes. *Bocconea* 23: 253-260.

- PADRÓN MEDEROS, M.A., I.R. GUMA, A. SANTOS-GUERRA & J.A. REYES-BETANCORT (2009b). Apuntes florísticos y taxonómicos para la flora de las islas Canarias. *Act. Bot. Malacit.* 34: 1-9.
- PALUDOSI, S., P. EYZAQUIRRE & T. HODKIN (1999). Challenges and strategies in promoting conservation and use of neglected and underutilized crop species, pp. 140-145. In: JANICK, J. (ed.). *Perspective on new crops and new uses*. ASHS Press, Alexandria.
- PASTOR, J., J.C. DIOSDADO, C.S. BÁRBARA, J. VIQUE & E. PÉREZ (1990). Números cromosómicos para la flora española. 556–591. *Lagascalia* 15: 269–282.
- PEDROL, J. (1992). Proposal to amend 2261 *Suaeda* nom. cons. (Chenopodiaceae). *Taxon* 41: 337-338.
- PEDROL, J. & S. CASTROVIEJO (1988). A propósito del tratamiento taxonómico y nomenclatural del género *Suaeda* Forssk. ex Scop. (Chenopodiaceae) en "Flora Ibérica". *Anales Jard. Bot. Madrid* 45 (1): 93-102.
- PERERA LÓPEZ, J. (2005). *La toponimia de La Gomera: un estudio sobre los nombres de lugar, las voces indígenas y los nombres de plantas, animales y hongos de La Gomera*. AIDER-La Gomera.
- PÉREZ COLLAZOS E. & P. CATALÁN (2007). Genetic diversity analysis and conservation implications for the Iberian threatened populations of the irano-turanian relict *Krascheninnikovia ceratoides* (Chenopodiaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 92: 419–429.
- PÉREZ DE PAZ, J. (2002). Biología reproductiva en la Biología de conservación. Importancia y tipos de estudio, pp. 71-130. In: BAÑARES BAUDET, A. (coord.). *I Seminario de la Conservación de Plantas Amenazadas*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid, España.
- PÉREZ PRIETO, D. & X. FONT (2005). Revisión sintaxonómica a nivel de subalianza del orden *Helianthemetalia guttatii* en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Act. Bot. Malacit.* 30: 139-156.
- PERUZZI, L. & G. CESCO (2004). Chromosome numbers of flowering plants from Calabria, S Italy, II. *Willdenowia* 34: 353-360.
- PINAR, N.M. & Ö. INCEOGLU (1997). Pollen morphology of some Turkish Chenopodiaceae: II *Suaeda* L. *Hacettepe Bull. Nat. Sci. Engin.* 27: 15–25.
- PITARD, J. & L. PROUST (1908). *Les Îles Canaries. Flore de l'Archipel*. Paris. 502 pp.
- PRATT, D.B. (2003). *Phylogeny and morphological evolution of the Chenopodiaceae–Amaranthaceae alliance*. Ph.D. Thesis, Iowa State University, Ames.
- PREVOST, A. & M.J. WILKINSON (1999). A new system of comparing PCR primers applied to ISSR fingerprinting of potato cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 98: 107-112.

- PRINZ, K., K. WEISING & I. HENSEN (2009). Genetic structure of coastal and inland populations of the annual halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dumort. in Central Europe, inferred from amplified fragment length polymorphism markers. *Plant Biol.* 11: 812–820.
- PROHENS, J., G.J. ANDERSON, F.J. HERRAIZ, G. BERNARDELLO, A. SANTOS-GUERRA, D. CRAWFORD & F. NUEZ (2007). Genetic diversity and conservation of two endangered eggplant relatives (*Solanum verperilio* Aiton, and *Solanum lidii* Sunding) endemic to the Canary Islands. *Genet. Resour. Crop Evol.* 54:451–464
- PYANKOV, V.I., E.V. VOZNESENSKAYA, A.V. KONDRATSCHUK & C.C. BLACK (1997). A comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola* (Chenopodiaceae) species with and without a Kranz type leaf anatomy: a possible reversion of C<sub>4</sub> to C<sub>3</sub> photosynthesis. *Amer. J. Bot.* 84 (5): 597-606.
- PYANKOV, V.I., E.V. VOZNESENSKAYA, A.N. KUZ'MIN, M.S.B. KU, E. GANKO, V.R. FRANCESCHI, C.C. BLACK & G.E. EDWARDS (2000). Occurrence of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis in cotyledons and leaves of *Salsola* species (Chenopodiaceae). *Photosynth. Res.* 63: 69–84.
- PYANKOV, V.I., C.C. BLACK, W. STICHLER & H. ZIEGLER (2001a). Photosynthesis in *Salsola* species (Chenopodiaceae) from Southern Africa relative to their C<sub>4</sub> syndrome origin and their African-Asian arid zone migration pathways. *Plant Biol.* 4: 62-69.
- PYANKOV, V.I., H. ZIEGLER, A. KUZ'MIN & G.E. EDWARDS (2001b). Origin and evolution of photosynthesis in the tribe Salsoleae (Chenopodiaceae) based on anatomical and biochemical types in leaves and cotyledons. *Plant Syst. Evol.* 230: 43-74.
- PYANKOV, V.I., E.G. ARTYUSHEVA, G.E. EDWARDS, C.C. BLACK & P.S. SOLTIS (2001c). Phylogenetic analysis of tribe Salsoleae (Chenopodiaceae) based on ribosomal ITS sequences: implications for the evolution of photosynthesis types. *Amer. J. Bot.* 88 (7): 1189-1198.
- QUÉZEL, P. (1965). *La végétation du Sahara*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 333 pp.
- RANNEY, T.G. (2006). Polyploidy: from evolution to new plant development. *Combined Proceedings International Plant Propagators Society* 56: 137-142.
- REASER, J.K., L.A. MEYERSON, Q. CRONK, M. DE POORTER, L.G. ELDRIGE, E. GREEN, M. KAIRO, P. LATASI, R.N. MACK, J. MAUREMOOTOO, D. O' DOWD, W. ORAPA, S. SASTROUTOMO, A. SAUNDERS, C. SHINE, S. THRAINSSON & L. VAIUTU (2007). Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environ. Conserv.* 34 (2): 98–111.
- REDDY, M.P., N. SARLA & E.A. SIDDIQ (2002). Inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism and its application in plant breeding. *Euphytica* 128: 9–17.
- REESE, G. (1957). Über die polyploidiespektren in der nordsaharischen wüstenpflanzen. *Flora* 144: 598-634.
- REYES-BETANCORT, J.A. (1998). *Flora y vegetación de la isla de Lanzarote (Reserva de la Biosfera)*. Tesis Doctoral (inéd.). Dpto. Biología Vegetal (Botánica), Univ. de La Laguna. 599 pp.

- REYES-BETANCORT, J.A. & S. SCHOLZ (2005). Neófitos en las Islas Canarias: El caso de *Atriplex semilunaris* (Chenopodiaceae). *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 16 (4): 101-104.
- REYES-BETANCORT, J.A., M.C. LEÓN ARENCIBIA & W. WILDPRET DE LA TORRE (2000). Adiciones a la flora vascular de la Isla de Lanzarote (islas Canarias). III. *Vieraea* 28: 39-49.
- REYES-BETANCORT, J.A., W. WILDPRET DE LA TORRE & M.C. LEÓN ARENCIBIA (2001). The vegetation of Lanzarote (Canary Islands). *Phytocoenologia* 31 (2): 185-247.
- REZNIK, H. (1975). Betalaine. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 88: 179-190.
- RILKE, S. (1999). Species diversity and polymorphism in *Salsola* sect *Salsola* sensu lato (Chenopodiaceae). *Syst. Geogr. Pl.* 68: 305-314.
- RÍOS MESA, D. (2006). El Centro de la Conservación de la Biodiversidad Agrícola de Tenerife. Una apuesta por los cultivos tradicionales. *Rincones del Atlántico*: 258-261.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., F. FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, J. LOIDI, M. LOUSÁ & A. PENAS (2001). Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobot.* 14: 5-341.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., T.E. DÍAZ GONZÁLEZ, F. FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, J. IZCO, J. LOIDI, M. LOUSÁ & A. PENAS (2002). Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. *Itinera Geobot.* 15(1 y 2). 922 pp.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., W. WILDPRET DE LA TORRE, M. J. DEL ARCO AGUILAR, O. RODRÍGUEZ DELGADO, P.L. PÉREZ DE PAZ, A. GARCIA GALLO, J.R. ACEBES GINOVÉS, T.E. DÍAZ GONZÁLEZ, & F. FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ (1993). Las comunidades vegetales de la isla de Tenerife (islas Canarias). *Itinera Geobot.* 7: 169-374.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. & COAUTORES (2011). Mapa de series, geoserias y geopermaseries de vegetación de España. Parte II. *Itinera Geobot.* 18 (1): 5-424.
- RODRÍGUEZ DELGADO, O., A. GARCÍA-GALLO & J.A. REYES-BETANCORT (2001). Estudio fitosociológico de la vegetación actual de Fuerteventura (islas Canarias). *Vieraea* 28: 61-98.
- RODRÍGUEZ DELGADO, O., A. GARCÍA-GALLO & M.V. MARRERO GÓMEZ (2005). El bioclima y la biogeografía, pp. 91-100. In: RODRÍGUEZ DELGADO, O. (coord. y ed.). *Patrimonio Natural de la Isla de Fuerteventura*. Excmo. Cabildo de Fuerteventura, Gobierno de Canarias y Centro de la Cultura Popular Canaria.
- RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ, A. (2001). Erosión y desertificación, pp. 317-321. In: FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & J.L. MARTÍN-ESQUIVEL (dir. y coord.). *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. Ed. Publicaciones Turquesa, S/C de Tenerife.
- RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ, A., J.L. MORA, C. ARBELO & J. BORDÓN (2005). Plant sucesión and soil degradation in desertified areas (Fuerteventura, Canary Islands, Spain). *Catena* 59: 117-131.

- RYAN, F.J. & D.R. AYRES (2000). Molecular markers indicate two cryptic, genetically divergent populations of Russian thistle (*Salsola tragus*) in California. *Can. J. Bot.* 78 (1): 59–67.
- RYAN, F.J., S.L. MOSYAKIN & M.J. PITCAIRN (2007). Molecular comparisons of *Salsola tragus* from California and Ukraine. *Can. J. Bot.* 85: 224-229.
- SANDERSON S.C., E.D. MCARTHUR & H.C. STUTZ (1989). A relationship between polyploidy and habitat in western shrub species. *USDA Forest Services General Technical Report 256*: 23-30.
- SANKARY, M.N. (1986). Chromosome number Reports 91. *Taxon* 35: 404.
- SANTA BÁRBARA, C., J. VIOQUE, R. JUAN, J. PASTOR & J.C. DIOSDADO (1994). Números cromosómicos para la flora española, 720-747. *Lagascalia* 17 (2): 367-379.
- SANTANA PÉREZ, G. (1996). *El comercio interinsular de Lanzarote, 1635-1665*. Cabildo de Lanzarote y Servicio de Publicaciones de la ULPGC. Las Palmas de Gran Canaria. 221 pp.
- SANTOS-GUERRA, A. (2007). Notas macaronésicas en el diario del viaje al Congo del profesor Christen Smith (1816). pp. 187-199. *In*: RELANCIO MELENDEZ, A. & M. RUIZ PACHECO (coord.). *Canarias, territorio de exploraciones científicas*. Fundación Canaria de Historia de la Ciencia, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y Ministerio de Educación y Ciencia, Santa Cruz de Tenerife.
- SANTOS-GUERRA, A. & M. FERNÁNDEZ GALVÁN (1979). *Plantae in loco natali ab Eric R. Sventenius inter annos MCMXLIII-MCMLXXI lectae, in herbario ORT Instituto Nationalis Investigationum Agrarium (Hortus Acclimatationis Plantarum Arautapae) sunt*. *Index Sem. Hort. Acclim. Plant. Arautapae* 4: 58-99.
- SANTOS-GUERRA, A., CH.E. JARVIS, M. CARINE, M. MAUNDER & J. FRANCISCO-ORTEGA (2011). Late 17th century herbarium collections from the Canary Islands: The plants collected by James Cuninghame in La Palma. *Taxon* 60 (6): 1734-1753.
- SCHENK, H.J. & W.R. FERREN (2001). On the sectional nomenclature of *Suaeda* (Chenopodiaceae). *Taxon* 50: 857-873.
- SCHOLZ, S. (2005). Las plantas vasculares. Catálogo florístico, pp. 241-280. *In*: RODRÍGUEZ DELGADO, O. (coord. y ed.). *Patrimonio Natural de la isla de Fuerteventura*. Excmo. Cabildo de Fuerteventura, Gobierno de Canarias y Centro de la Cultura Popular Canaria.
- SCHOUSBOE, P.K.A. (1800). *Iagltag. Vextrig. Marokko*, pp. 123-124. Trykt for Forfatteren hos K.H. Seidelin, Copenhagen.
- SCHÜTZE, P., H. FREITAG & K. WEISING (2003). An integrated molecular and morphological study of the subfamily Suaedoideae Ulbr. (Chenopodiaceae). *Plant Syst. Evol.* 239: 257-286.
- SHARMA, S.K. & D.N. SEN (1989). A new report of abnormally fast germinating seeds of *Haloxylon* spp-an ecological adaptation to saline habitat. *Curr. Sci.* 58: 382-385.

- SHENG, Y., W.H. ZHENG, K.Q. PEI & K.P. MA (2004). Population genetic structure of a dominant desert tree, *Haloxylon ammodendron* (Chenopodiaceae), in the southeast gurbantunggut desert detected by RAPD and ISSR Markers. *Act. Bot. Sin.* 46 (6): 675-681.
- SILVA, D.C., L.S. COSTA DUARTE, J. MESSIAS DOS SANTOS, G.V. DE SOUZA BARBOSA & E.C. ALMEIDA (2012). DNA fingerprinting based on simple sequence repeat (SSR) markers in sugarcane clones from the breeding program RIDESA. *Afr. J. Biotech.* 11 (21): 4722-4728.
- SKVARLA, J.J. & J.M. NOWICKE (1976). Ultrastructure of pollen exine in centrospermous families. *Plant Syst. Evol.* 126: 55-78.
- SKHUHRAVÁ, M., J. BLASCO-ZUMETA & V. SKUHRAVY (1993). Gall midges (Diptera, Cecydomidae) of Aragon (Spain). A review of species found in the period 1890-1990 with new records for the Monegros region. *Zapateri, Rev. Arag. Ent.* 3: 27-36.
- SMITH, M.E., N.K. KOTEYEVA, T.W. OKITA, E.V. VOZNESENSKAYA & G.E. EDWARDS (2009). Photosynthetic features of non-Kranz type C<sub>4</sub> versus Kranz type C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> species in subfamily Suaedoideae (Chenopodiaceae). *Funct. Pl. Biol.* 36: 770–782.
- SOBHIAN R., F.J. RYAN, A. KHAMRAEV, M.J. PITCAIRN & D.E. BELL (2003). DNA phenotyping to find a natural enemy in Uzbekistan for California biotypes of *Salsola tragus* L. *Biol. Control* 28: 222–228.
- SOLTIS D.E. & P.S. SOLTIS (1993). Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Critical Rev. Plant Sci.* 12: 243-273.
- SOLTIS, P.S. & D.E. SOLTIS (2000). The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97 (13): 7051–7057.
- SONG, J., G. FENG, C. TIAN & F. ZHANG (2005). Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed-germination stage. *Ann. Bot.* 96: 399-405.
- SONG, B. & Z. ZHANG (2007). Measuring morphology and genetic biodiversity of the *Suaeda salsa* population in the Huanghe River Delta. *Russ. J. Ecol.* 38 (4): 277–284.
- SOSA, P.A., M.A. GONZÁLEZ-PÉREZ, C. MORENO & J.B. CLARKE (2010). Conservation genetics of the endangered endemic *Sambucus palmensis* Link (Sambucaceae) from the Canary Islands. *Conserv. Genet.* 11:2357–2368.
- STEBBINS, G.L. (1985). Polyploidy, hybridization, and invasion of new habitats. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 72:824–832.
- STUESSY, T.F. & D. CRAWFORD (1998). Chromosomal stasis during speciation in angiosperms of oceanic islands, pp. 307–324. In: STUESSY, T.F. & M. ONO (eds.). *Evolution and speciation of island species*. Cambridge University Press. Cambridge.

- SUKHORUKOV, A.P. (2008). Fruit anatomy of the genus *Anabasis* (Salsoloideae, Chenopodiaceae). *Aust. Syst. Bot.* 21: 431–442.
- SUNDING, P. (1972). *The vegetation of Gran Canaria*. Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi 1 Oslo, Universitetsforlaget Oslo. 186 pp.
- THIERS, B. (2012). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/> [acceso el 22-4-2012].
- TODERICH, K.N. (2008). *Genus Salsola of the Central Asian Flora; Its structure and adaptive evolutionary trends*. Doctorate Thesis. Tokyo University of Agriculture and Technology. 196 pp.
- TODERICH K.N., E.V. SHUYSKAYA, M. OZTURK, A. JUYLOVA & L. GISMATULINA (2010). Pollen morphology of some asiatic species of genus *Salsola* (Chenopodiaceae) and its taxonomic relationships. *Pak. J. Bot.* 42: 155-174.
- TORKELSON, A.R. (1996) *Cross name of index to medicinal plant*. (CRC) publisher, London 622 pp.
- TRAPNELL, D.W., J.L. HAMRICK, K.C. PARKER, K.W. BRAUNGART & T.C. GLENN (2011). Evaluating the utility of microsatellites for investigations of autopolyploid taxa. *J. Hered.* 102 (4): 473-478.
- TUNDIS, R., M.R. LOIZZO, G.A. STATTI & F. MENICHINI (2007). Inhibitory effects on the digestive enzyme  $\alpha$ -amylase of three *Salsola* species (Chenopodiaceae) in vitro. *Pharmazie* 62: 473-475.
- TUTIN, T.G., V.H. HEYWOOD, N.A. BURGESS, D.M. MOORE, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS & D.A. WEBB (eds.) (1964, 1968, 1972, 1976, 1980). *Flora Europaea* 1: (Lycopodiaceae-Platanaceae). 464 pp. + map., 1964; 2: (Rosaceae-Umbelliferae) 469 pp., 1968; 3: (Diapensiaceae-Myoporaceae). 370 pp. + map., 1972.; 4: (Plantaginaceae-Compositae & Rubiaceae). 505 pp. +map, 1976; 5: (Alismataceae-Orchidaceae). 452 pp. +map, 1980. Cambridge University Press.
- ULBRICH, E. (1934). Chenopodiaceae, pp. 379–584. In: ENGLER, A. & K. PRANTL (eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Vol 16. Engelmann, Leipzig.
- UNGAR, I.A. (1995). Seed germination and seed-bank ecology of halophytes, pp. 529–544. In: KIEGEL, J. & G. GALILI (eds.). *Seed Development and Germination*. Marcel and Dekker Inc., New York.
- UOTILA, P. (2011). *Chenopodiaceae (pro parte majore)*. In: *Euro+Med Plantbase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Published on the Internet <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> [5-11-2011].
- VILA, M., F. VALLADARES, A. TRAVESET, L. SANTAMARÍA & P. CASTRO (2010). *Invasiones biológicas*. Colección divulgación. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. 215 pp.



- VILCHES, B., A. ROCA, J. NARANJO, B. NAVARRO, D. BRAMWELL & J. CAUJAPÉ-CASTELLS (2003). Estructura espacial de la variación genética de *Erysimum albescens* (Cruciferae) en Gran Canaria: implicaciones para la conservación *ex situ* en bancos de germoplasma. *Bot. Macaron.* 25: 15-30.
- VOLKENS, G. (1893). Chenopodiaceae, pp. 36–91. In: ENGLER, A. & K. PRANTL (eds). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Tiel 3, abt 1a. Engelmann, Leipzig.
- VOZNESENSKAYA, E.V., V.R. FRANCESCHI, V.I. PYANKOV & G.E. EDWARDS (1999). Anatomy, chloroplast structure and compartmentation of enzymes relative to photosynthetic mechanisms in leaves and cotyledons of species in the tribe Salsoleae (Chenopodiaceae). *J. Exp. Bot.* 50 (341): 1779-1795.
- VOZNESENSKAYA, E.V., E.G. ARTYUSHEVA, V.R. FRANCESCHI, V.I. PYANKOV, O. KIIRATS, M.S.B. KU & G.E. EDWARDS (2001). *Salsola arbusculiformis*, a C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> Intermediate in Salsoleae (Chenopodiaceae). *Ann. Bot.* 88: 337-348.
- VOZNESENSKAYA, E.V., V.R. FRANCESCHI, E.G. ARTYUSHEVA, C.C. BLACK, V.I. PYANKOV & G.E. EDWARDS (2003). Development of the C<sub>4</sub> photosynthetic apparatus in cotyledons and leaves of *Salsola richteri* (Chenopodiaceae). *Int. J. Plant Sci.* 164 (4):471–487.
- WALKER, D.J., I. MOÑINO, E. GONZÁLEZ, N. FRAYSSINET & E. CORREAL (2005). Determination of ploidy and nuclear DNA content in populations of *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 147: 441-448.
- WANG, H.L., L. WANG, C.Y. TIAN & Z.Y. HUANG (2011). Germination dimorphism in *Suaeda acuminata*: a new combination of dormancy types for heteromorphic seeds. *S. Afr. J. Bot.* 78: 270–275.
- WANG L., Z. HUANG, C.C. BASKIN, J.M. BASKIN & M. DONG (2008). Germination of dimorphic seeds of the desert annual halophyte *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae), a C<sub>4</sub> Plant without Kranz Anatomy. *Ann. Bot.* 102 (5): 757–769.
- WANG X., L. XU, L. ZHANG, M. YUE, G. ZHAO, F. GU & X. PAN (2003). Genetic structure and differentiation of *Suaeda acuminata* population in oasis-desert transitional zone in Fukang, Xinjiang, China. pp. 151-159. In: PAN, X., W. GAO, H. GLANTZ, H. MICHAEL & Y. HONDA (eds.). *Ecosystems Dynamics, Ecosystem-Society Interactions, and Remote Sensing Applications for Semi-Arid and Arid Land*. Proceedings of the SPIE, Internacional Society for the Optical Engineering, Volume 4890. Hangzhou, China.
- WEBB P.B. & S. BERTHELOT (1846). *Histoire Naturelle des Iles Canaries (Botanique)* vol. 3 (2) : *Phytographia Canariensis*. Sectio 3, pp: 196-212. Béthune, Paris.
- WEBER, D.J., R. ANSARI, B. GUL & M.A. KHAN (2007). Potential of halophytes as source of edible oil. *J. Arid. Environ.* 68 (2): 315-321.
- WEI, Y., M. DONG, Z. HUANG & D. TAN (2008). Factors influencing seed germination of *Salsola affinis* (Chenopodiaceae), a dominant annual halophyte inhabiting the deserts of Xinjiang, China. *Flora* 203: 134–140.

- WEISING, K. & H. FREITAG (2007). Phylogeography of halophytes from european coastal and inland habitats. *Zool. Anz.* 246: 279–292.
- WEN, Z. & M.L. ZHANG (2011). Anatomical types of leaves and assimilating shoots and carbon  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  isotope fractionation in Chinese representatives of *Salsoleae* s.l. (Chenopodiaceae). *Flora* 206: 720–730.
- WEN, Z., M.L. ZHANG, G.L. ZHU & S.C. SANDERSON (2010). Phylogeny of *Salsoleae* s.l. (Chenopodiaceae) based on DNA sequence data from ITS, psbB–psbH, and rbcL, with emphasis on taxa of northwestern China. *Plant Syst Evol.* 288: 25–42.
- WENDELL, J.F. (2000). Genome evolution in polyploids. *Plant Mol. Biol.* 42: 225–249.
- WETSON, A.M., C. CASSANITI & T.J. FLOWERS (2008). Do conditions during dormancy influence germination of *Suaeda maritima*?. *Ann. Bot.* 101 (9): 1319-1327.
- WRIGHT, S. (1965). The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395-420.
- WILLKOMM, H.M. (1852). *Die Strand und Steppen gebiete der Iberischen Halbinsel*. Friedrich Fleischer, Leipzig. 275 pp.
- WODEHOUSE, R.P. (1935). *Pollen Grains*. McGraw-Hill, New York.
- WOLFE, A. D. & A. LISTON (1998). Contributions of PCR-based methods to plant systematics and evolutionary biology, pp. 3-86. In: SOLTIS, E., P.S. SOLTIS & J.J. DOYLE (eds.). *Plant Molecular Systematics II D*. Kluwer, Boston.
- WOLFF, P. & M. ROSINSKI (1999). Nuevas e interesantes plantas vasculares en las islas Canarias. *Vieraea* 27: 11-21.
- WU J.B., Y.B. GAO, X.Y. BAO, H. GAO, M.Q. JIA, J. LI & N.X. ZHAO (2010). Genetic diversity of *Stipa grandis* P.Smirn populations across the species range in the Inner Mongolia Plateau of China. *Biochem. Syst. Ecol.* 38: 471–477.
- YEH F.C., R.C. YANG, T.B.J. BOYLE, Z.H. YE & J.X. MAO (1999). *PopGene Version 3.2: the user-friendly shareware for population genetic analysis*. Molecular Biology and Biotechnology Center, University of Albert, Edmonton.
- ZAMAN, S., S. PADMESH & H. TAWFIQ (2010). Seed germination and viability of *Salsola imbricata* Forssk. *Inter. J. Biod. Conserv.* 2 (12): 388-394.
- ZHU G.L., S.L. MOSYAKIN & S.E. CLEMANTS (2003). *Suaeda*, pp. 389-384. In: FLORA OF CHINA EDITORIAL COMMITTEE (eds.). *Flora of China*, vol. 5. Science Press, Beijing, China.
- ZIETKIEWICZ, E., J.A. RAFALSKI & D. LABUDA (1994). Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR) - anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics* 20: 176-183.

ZOHARY, M. (1966). *Flora Palaestina*, vol. 1. Israel Academy for Science and Humanities, Jerusalem.

**ANEXOS**

**ANEXO I:** Tabla fitosociológica sintética. Además de los realizados a lo largo del presente trabajo, en la elaboración de la presente tabla se han incluido inventarios presentes en las siguientes obras: SUNDING (1972); RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 1993; BIONDI *et al.* (1994); REYES-BETANCORT *et al.* (2001); RODRÍGUEZ DELGADO *et al.* (2001).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Salsola divaricata</i> Mass. ex Link in Buch	V	V	II	.	I	.	.	4	.	.	IV	2	2	2	V	V	III	.	V	.	I	.	IV	.	.	.
<i>Salsola tetrandra</i> Forssk.	.	.	III	I	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salsola vermiculata</i> L.	.	I	IV	V	I	II	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	III	III	.	.	I	III	.	.	.	.
<i>Suaeda mollis</i> (Desf.) Del.	.	.	.	.	V	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	I	I	.	I	.	.
<i>Suaeda ifniensis</i> Caball. in Maire	.	V	.	I	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Suaeda vera</i> Forssk. ex J.F. Gmel.	.	.	.	I	.	I	2	.	.	V	III	1	.	.	.	.	I	I	.	V	V	III	.	I	.	.
<i>Suaeda fruticosa</i> Forssk. ex J.F. Gmel.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	4
<i>Bassia tomentosa</i> (Lowe) Maire & Weiller in Maire	.	I	IV	III	V	IV	.	.	.	.	V	2	.	.	.	.	II	I	I	II	I	I	.	I	.	.
<i>Traganum moquinii</i> Webb ex Moq. in DC.	.	II	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.
<i>Atriplex ifniensis</i> (Caball.) Rivas-Mart. <i>et al.</i>	I	III	I	I	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	II	II	II	.	IV	II	.	2
<i>Frankenia ericifolia</i> C. Sm. ex DC.	III	II	.	I	I	I	.	.	.	.	II	1	.	.	III	II	.	I	IV	.	I	I	.	.	2	.
<i>Schizogyne sericea</i> (L. f.) DC.	III	III	.	.	II	I	2	.	.	.	II	1	2	+	III	II	.	.	IV	.	I	.	II	.	2	2
<i>Reichardia ligulata</i> (Vent.) G. Kunkel & Sunding	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Argyranthemum frutescens</i> (L.) Sch. Bip.	II	I	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	I	II	.	II	.	I	.	.	.	.	.	.	+	.	.	II	.	.	II	.	.	.	.	.	+	.
<i>Neochamaelea pulverulenta</i> (Vent.) Erdtman	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	II	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
<i>Euphorbia broussonetii</i> Willd. ex Link	II	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	1	.	III	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Kleinia neriifolia</i> Haw.	III	I	II	I	.	I	2	1	.	.	.	.	+	+	III	IV	III	II	II	.	.	.	.	.	1	.
<i>Aeonium holochrysum</i> Webb & Berthel.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubia fruticosa</i> Ait.	I	.	I	I	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	V	II	II	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lavandula canariensis</i> Mill.	II	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Limonium pectinatum</i> (Ait.) Kuntze	III	II	.	.	II	I	.	.	.	.	II	1	.	.	III	II	.	.	IV	.	I	.	.	.	2	.
<i>Drimia hesperia</i> (Webb & Berthel.) J.C.Manning & Goldblatt	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Plocama pendula</i> Ait.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus sessilifolius</i> DC.	I	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	IV	I	.	.
<i>Polycarpha divaricata</i> (Ait.) Poir.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Euphorbia balsamifera</i> Ait.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	II	1	3	3	V	.	V	V	V	.	I	.	.	.	.	+	.
<i>Lycium intricatum</i> Boiss.	I	I	III	III	II	II	2	1	1	.	II	.	2	1	V	IV	V	V	I	.	I	II	.	.	.	.
<i>Scilla haemorrhoidalis</i> Webb & Berthel.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
<i>Withania aristata</i> (Ait.) Pauquy	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bosea yerbamora</i> L.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Artemisia thuscula</i> Cav.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Allagopappus canariensis</i> (Willd.) Greuter	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Pennisetum setaceum</i> (Forssk.) Chiov.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ceballosia fruticosa</i> (L.f.) G. Kunkel		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Asparagus umbellatus</i> Link		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Patellifolia procumbens</i> (C. Sm. ex Hornem.) A. J. Scott, Ford-Lloyd & J. T. Williams		.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Astydamia latifolia</i> (L. f.) Baill.			.	.	.	.	.	2	.	.	V	1	1	1	.	.	.	.		.		.	.		.	.	
<i>Opuntia dilenii</i> (Ker-Gawl.) Haw.		.	.		.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	V	.	.	.		.		.	.	.	.	.	
<i>Euphorbia aphylla</i> Brouss. ex Willd.		.	.	.	.	.	.	+	2	.	.	3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Aeonium manriqueorum</i> Bolle		.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Heliotropium bacciferum</i> Forssk. subsp. <i>erosum</i> (Lehm) Sauv. & Vindt.	.	IV		II	III	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			.	.	.	.		IV	.	2	1
<i>Polycarpaea nivea</i> (Ait.) Webb	.	IV	II	II	IV		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			.	II		.	IV		.	.	
<i>Launaea arborescens</i> (Batt.) Murb.	.	III	III	III	II	II	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	III	IV	II	.		IV	IV	II	.	1	
<i>Pennisetum purpureum</i> Schum.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus lancerottensis</i> Webb & Berthel.	.				.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	.	II	.		.		.	.	
<i>Frankenia capitata</i> Webb & Berthel.	.			II	V	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	IV		.	.	.	.	.	
<i>Helianthemum canariense</i> (Jacq.) Pers.	.	III	II	II	.		.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	II	III		.	.	.	.	.	.	.	
<i>Zygophyllum fontanesii</i> Webb & Berthel.	.	III	.		III		.	.	.	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	II		II	III	.	.	
<i>Eremopogon foveolatus</i> (Del.) Stapf	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ajuga iva</i> (L.) Schreb.	.				.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Fagonia cretica</i> L.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ononis tournefortii</i> Coss.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Plantago aschersonii</i> Bolle	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Artemisia reptans</i> C. Sm. <i>in</i> Buch	.	II	.	.		.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Limonium papillatum</i> (Webb & Berthel.) Kuntze	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II		.	.	.	.	
<i>Mesembryanthemum nodiflorum</i> L.	.	.			.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Stipa capensis</i> Thunb.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Carrichtera annua</i> (L.) DC.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Euphorbia regis-jubae</i> Webb & Berthel.	.	.	III				.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	III	III	.	.		.	.	.	.	.	
<i>Asteriscus schultzei</i> (Bolle) Pit. & Proust	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Asteriscus intermedius</i> (DC.) Pit. & Proust	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	
<i>Gymnocarpus decandros</i> Forssk.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	
<i>Asphodelus fistulosus</i> L.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Salvia aegyptiaca</i> L.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Phagnalon rupestre</i> (L.) DC.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Atriplex halimus</i> L.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		II	.	.	.	.	.		.	.	
<i>Lavandula pinnata</i> L.f.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.		.	.	.	.	.	
<i>Lobularia marginata</i> (Webb) L. Borgen	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Nicotiana glauca</i> Gram.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.		.	.	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Forsskaolea angustifolia</i> Retz.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ononis hesperia</i> (Maire) H. Förther & D. Podlech	.	.	.		.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.
<i>Pallenis hierochuntica</i> (Michon) Greuter	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Kickxia heterophylla</i> (Schousb.) Dandy	.	.			II		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.	.	.		.	.	.	.
<i>Phagnalon purpurescens</i> Sch. Bip.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sonchus pinnatifidus</i> Cav.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spergularia fimbriata</i> Boiss. & Reut.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.
<i>Androcymbium psammophilum</i> Svent.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Reseda scoparia</i> Brouss. ex Willd.	.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus holosericeus</i> Webb & Berthel.	.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Convolvulus caput-medusae</i> Lowe	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Aizoon canariense</i> L.	.	.	.	.	III		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Launaea nudicaulis</i> (L.) Hook. f.	.	.	.	.	III		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus leptophyllus</i> (Lowe) K.Larsen	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Atractylis preauxiana</i> Sch. Bip.	.	.	.	.	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Patellifolia patellaris</i> (Moq.) A. J. Scott, Ford-Lloyd & J. T. Williams	.	.	.	.			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.
<i>Herniaria fontanesii</i> Gay	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Mesembryanthemum nodiflorum</i> L.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eragrostis barrelierii</i> Daveau	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salsola tragus</i> L.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.
<i>Limonium tuberculatum</i> (Boiss.) Kuntze	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.
<i>Schizogyne glaberrima</i> DC.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.
<i>Tamarix canariensis</i> Willd.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		V	V	.	.
<i>Ononis serrata</i> L.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Euphorbia paralias</i> L.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.
<i>Lotus glinoides</i> Del.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Euphorbia canariensis</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	II	.	.	.	.	.	.	+
<i>Piptatherum miliaceum</i> (L.) Coss.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Rumex lunaria</i> L.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bituminaria bituminosa</i> (L.) C. H. Stirt.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Euphorbia handiensis</i> Burchard	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (Moric.) Moris in Moris & Delponte	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Seseli webbi</i> Coss.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arisarum simorrhinum</i> Durieu	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ceropegia fusca</i> Bolle	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Periploca laevigata</i> Ait.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	V	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ceropegia dichotoma</i> Haw.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Aeonium urbicum</i> (C. Sm. ex Buch) Webb & Berthel.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Euphorbia lamarckii</i> Sweet	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	II	.	.	.	.	.	1	.	
<i>Phagnalon saxatile</i> (L.) Cass.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Asparagus scoparius</i> Lowe	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Aeonium lindleyi</i> Webb & Berthel.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Asparagus nesiotetes</i> Svent.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Asparagus arborescens</i> Willd.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Asphodelus tenuifolius</i> Cav.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Tetrapogon villosus</i> Desf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	+	
<i>Argyranthemum gracile</i> Sch. Bip.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	
<i>Asphodelus ramosus</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	
<i>Hyparrhenia sinaica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	
<i>Aristida coerulescens</i> (Desf.) Bourreil, Trouin, Auquier & J. Duvign.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	+	
<i>Reichardia crystallina</i> (Sch. Bip.) Bramwell	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	
<i>Atriplex semibaccata</i> R. Br.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.	.	.	.	
<i>Crithmum maritimum</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	
<i>Suaeda spicata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	
<i>Dittrichia viscosa</i> (L.) Greuter	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.	.	.	.	
<i>Polypogon x ascendens</i> Guss. ex Bertol.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	
<i>Juncus acutus</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	
<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	
<i>Polygonum maritimum</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	
<i>Senecio crassifolius</i> Willd.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	
<i>Cakile maritima</i> Scop.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	
<i>Echium triste</i> Svent.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	
<i>Datura innoxia</i> Mill.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	
<i>Cistanche phelipaea</i> (L.) Cout.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	

1 Com. *Salsola divaricata* sustrato arenoso; 2 Com. *Salsola divaricata* sustrato arcilloso; 3 *Chenoleo-Salsoletum vermiculatae* var. halófilo; 4 *Chenoleo-Salsoletum vermiculatae*; 5 *Chenoleo-Suaedetum mollis* var. halófila; 6 *Chenoleo-Suaedetum mollis*; 7 Com. *Suaeda vera*; 8 *Astydamio-Euphorbietum aphyllae*; 9 *Kickxio-Euphorbietum handiensis*; 10 *Zygophyllo-Arthrocnemum macrostachyi*; 11 Com. *Schizogyne sericeae-Bassia tomentosa*; 12 *Ceropegio-Euphorbietum aphyllae*; 13-14 *Euphorbietum balsamiferae* var. halófila; 15 *Periploco-Euphorbietum euphorbietosum* var. halófila; 16 *Kleinio-Euphorbietum salsoletosum*; 17 *Asterisco-Euphorbietum balsamiferae* var. halófila; 18 *Asterisco-Euphorbietum balsamiferae*; 19 *Ceropegio-Euphorbietum salsoletosum*; 20 *Frankenio-Zygophylletum suaedetosum*; 21 *Suaedetum verae*; 22 *Suaedo-Tamaricetum canariensis*; 23 *Atriplici-Tamaricetum canariensis*; 24 *Traganetum moquinii*. 25 S. *Launaeo-Schizogynetum sericeae* 26. Com. *S. fruticosa*.

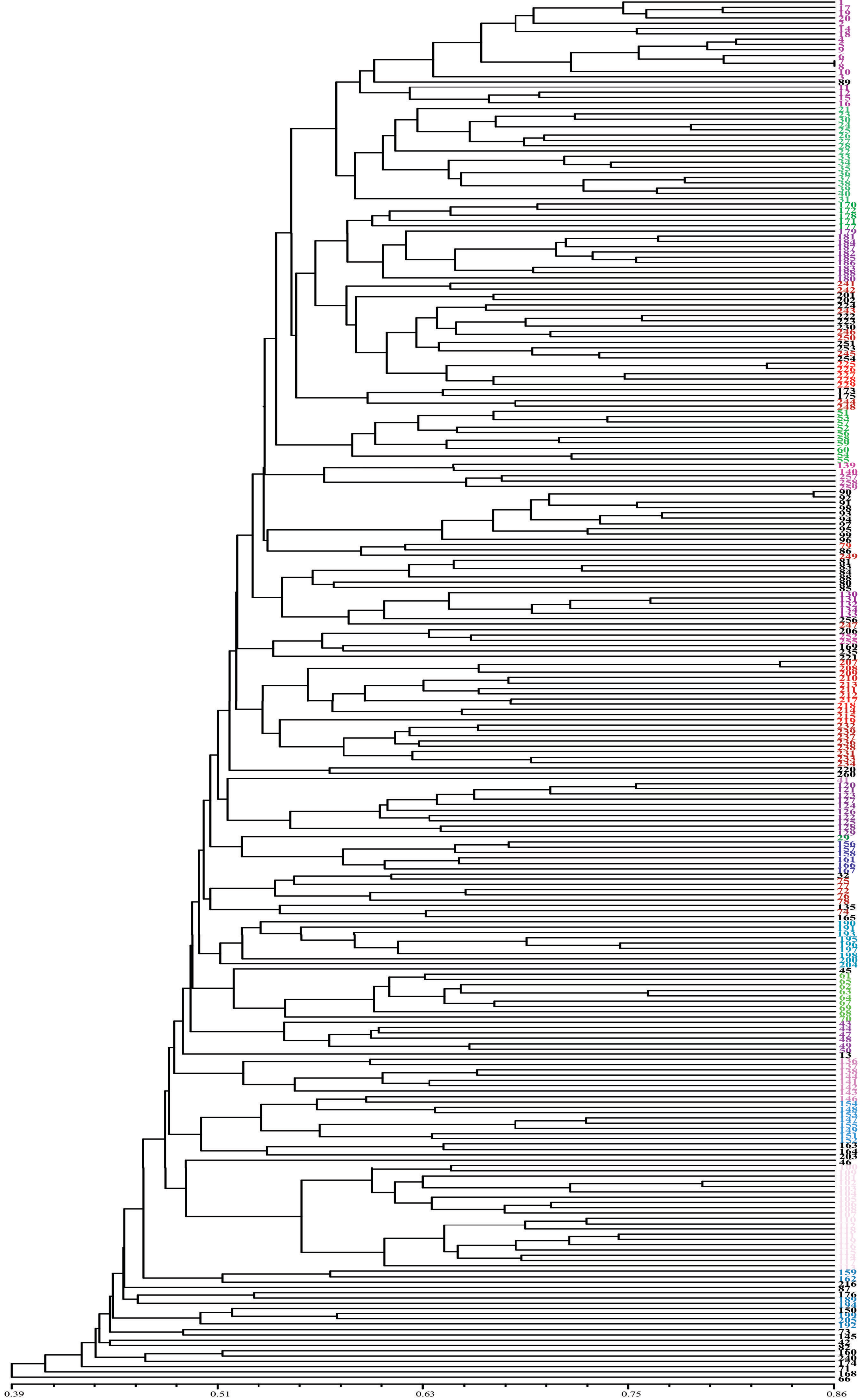


## **ANEXO II:** Listado de documentos

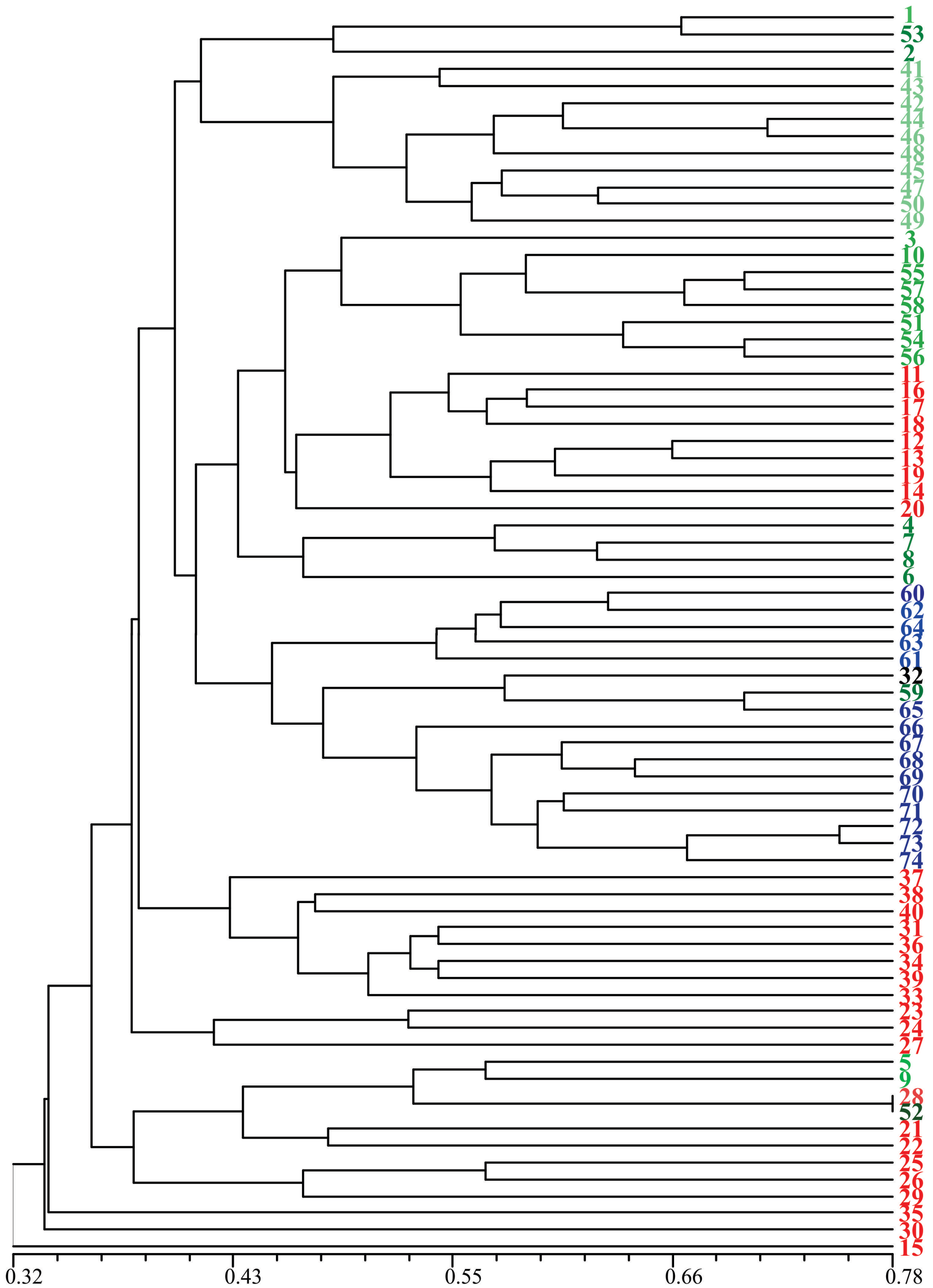
\* Análisis de agrupamiento a partir del *Índice de Jaccard* de los individuos de *Salsola divaricata* estudiados.

\* Análisis de agrupamiento a partir del *Índice de Jaccard* de los individuos de *Suaeda vera* estudiados.

\*Tabla fitosociológica con todos los inventarios analizados mediante la técnica *k-means*.



Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *S. divaricata* analizados utilizando el índice de similitud de *Jaccard*. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, verdes-Gran Canaria, morados-Tenerife, negro-La Gomera. Eje X: índice de *Jaccard*.



Fenograma obtenido a partir del agrupamiento de los individuos de *Suaeda vera* analizados utilizando el índice de similitud de *Jaccard*. Cada gama de color indica la isla de procedencia: rojos-Lanzarote, azules-Fuerteventura, verdes-Gran Canaria. Eje X: índice de *Jaccard*.

## A

1	<i>Artemisia ramosa</i> C. Sm. in Buch
2	<i>Andryala pinnatifida</i> Ait. subsp. <i>buchiana</i> (Sch. Bip.) Reyes Betancort & Santos
3	<i>Anacyclus radiatus</i> Loisel. subsp. <i>coronatus</i> (Murb.) Humphries
4	<i>Campylantus salsoloides</i> (L. f.) Roth
5	<i>Caralluma burchardii</i> N. E. Br.
6	<i>Carlina salicifolia</i> (L. f.) Cav. subsp. <i>lancerottensis</i> Kunkel
7	<i>Carrichtera annua</i> (L.) DC.
8	<i>Cuscuta planiflora</i> Ten.
9	<i>Cyperus capitatus</i> Vand.
10	<i>Dipcadi serotinum</i> (L.) Medik.
11	<i>Helianthemum thymiphyllum</i> Svent.
12	<i>Micromeria rupestris</i> (Webb & Berthel.) P. Pérez
13	<i>Onopordon nogalesii</i> Svent.
14	<i>Pancratium maritimum</i> L.
15	<i>Pericallis echinata</i> (L. f.) B. Nord.
16	<i>Plantago aschersonii</i> Bolle
17	<i>Reseda scoparia</i> Brouss. ex Willd.
18	<i>Rutheopsis herbanica</i> (Bolle) A. Hansen & G. Kunkel
19	<i>Sonchus congestus</i> Willd.
20	<i>Sonchus leptcephalus</i> L.f.
21	
22	<b>Autoría de los taxa que no aparecen en la tabla fitosociológica sintética (Anexo I)</b>































	GD	GE	GF	GG	GH	GI	GJ	GK	GL	GM	GN	GO
82	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
83	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
84	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
85	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
86	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
87	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
88	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
89	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
90	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
91	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
92	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
93	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
94	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
95	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
96	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
97	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
98	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
99	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
101	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
102	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
103	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
104	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
105	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
106	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
107	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
108	.	.	.	1	.	.	1	+	1	2	1	1
109	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
110	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
111	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
112	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
113	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
114	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
115	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
116	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
117	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
118	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
119	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
120	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
121	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
122	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
123	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
124	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
125	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
126	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
127	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
128	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
129	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
130	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
131	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
132	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
133	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
134	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
135	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
136	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
137	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
138	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
139	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
140	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
141	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
142	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
143	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
144	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
145	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
146	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
147	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
148	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
149	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
150	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
151	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
152	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
153	.	.	2	.	2	.	.	.	.	.	.	.
154	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
155	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
156	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
157	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
158												
159												
160												
161												
162	50	90	300	200	30	30	35	30	100	20	35	250



















	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
82	<i>Aeonium manriqueorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
83	<i>Launaea nudicaulis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
84	<i>Cynodon dactylon</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
85	<i>Forsskaolea angustifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
86	<i>Ononis hesperia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
87	<i>Cyperus capitatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
88	<i>Pallenis hierochuntica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
89	<i>Campylantus salsoloides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
90	<i>Pipthapterum miliacium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
91	<i>Echium triste</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
92	<i>Datura inoxia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
93	<i>Phagnalon purpurecens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
94	<i>Asparagus nesiotes</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
95	<i>Asphodelus tenuifolius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
96	<i>Dipcadi serotinum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
97	<i>Asteriscus schultzei</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
98	<i>Pinus halepensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
99	<i>Rumex lunaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
100	<i>Bituminaria bituminosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
101	<i>Pennisetum purpureum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
102	<i>Asphodelus fistulosus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
103	<i>Onopordon nogalesii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
104	<i>Suaeda sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
105	<i>Dittrichia viscosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
106	<i>Juncus acutus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
107	<i>Foeniculum vulgare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
108	<i>Spergularia fimbriata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
109	<i>Heliotropium curassavicum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
110	<i>Polypogon x ascendens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
111	<i>Salsola kali</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
112	<i>Juncus sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
113	<i>Limonium tuberculatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
114	<i>Ononis tournefortii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
115	<i>Euphorbia paralias</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
116	<i>Patellifolia patellaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
117	<i>Polygonum maritimum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
118	<i>Pancratium maritimum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
119	<i>Senecio crassifolius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
120	<i>Cakile maritima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
121	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
122	<i>Cistanche phelpiae</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
123	<i>Aizoon canariense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
124	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
125	<i>Lotus glinoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
126	<i>Hyparrhenia sinaica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
127	<i>Reseda scoparia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
128	<i>Mesembryanthemum nodiflorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
129	<i>Artemisia reptans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
130	<i>Plantago aschersonii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
131	<i>Artemisia ramosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
132	<i>Argyranthemum gracile</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
133	<i>Asphodelus aestivus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
134	<i>Phagnalon saxatile</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
135	<i>Asparagus scoparius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
136	<i>Ononis serrata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
137	<i>Lotus holosericeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
138	<i>Schizogyne glaberrima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
139	<i>Lotus leptophyllus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
140	<i>Eragrostis barrelierii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
141	<i>Androcymbium psammophilum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
142	<i>Asteriscus intermedius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
143	<i>Lavandula pinnata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
144	<i>Phagnalon rupestre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
145	<i>Sonchus pinnatifidus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
146	<i>Stipa capensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
147	<i>Lobularia marginata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
148	<i>Carrichtera annua</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
149	<i>Aeonium lancerottense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
150	<i>Andryala buchiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
151	<i>Micromeria rupestris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
152	<i>Carlina lancerottensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
153	<i>Caralluma burchardii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
154	<i>Helianthemum thymiphyllum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
155	<i>Rutheopsis herbanica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
156	<i>Cuscuta planiflora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
157	<i>Anacyclus coronatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
158		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
159	<b>Altitud (m.s.m.)</b>	20	10	15	15	20	5	10	2	2	50	55	20	20	10	5	15	2	5	7	10
160	<b>Pendiente (°)</b>	60	10	5	5	5	5	10	2	2	2	45	1	1	30	2	2	1	2	2	10
161	<b>Orientación</b>	NE	NE	NE	E	E	O	NO	SO	SO	O	S	N	N	NE	E	E	E	E	N	NE
162	<b>Superficie (m<sup>2</sup>)</b>	100	100	100	100	100	100	100	100	100	150	100	150	100	100	50	100	50	100	65	25





























































































