

TIPOS POLINICOS DE LA TRIBU CARDUEAE EN LA PENINSULA IBERICA

Rafael Tormo Molina ¹ y José Luis Ubera Jiménez ²

¹ Unidad de Botánica, Departamento de Biología y Producción de los Vegetales,
Facultad de Ciencias, Universidad de Extremadura (UEX), Badajoz

² Departamento de Biología Vegetal y Ecología,
Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba

(Manuscrito recibido el 15 de Junio de 1990, aceptado el 14 de Febrero de 1991)

RESUMEN. Se describen 20 tipos polínicos en la tribu *Cardueae* Cass. (*Compositae*) basándose en un estudio de 339 muestras de 200 taxones (28 géneros) de la Península Ibérica. Las observaciones se han efectuado a MO, MEB y MET. Las descripciones incluyen 14 caracteres cualitativos y mediciones para 14 caracteres cuantitativos. La separación de los tipos se realiza fundamentalmente en función de los caracteres del sistema apertural y la estructura de la exina. Se presenta una clave analítica para la identificación de los tipos descritos.

PALABRAS CLAVE: Cardueae, Compositae, Tipos polínicos, Morfología polínica.

ABSTRACT. A total of 339 samples from 200 taxa (28 genera) from the Iberian Peninsula belonging to the Tribe *Cardueae* Cass. (*Compositae*) were studied with LM, SEM and TEM to determine 20 pollen types. Descriptions include observations for 14 qualitative characters and measurements of 14 quantitative ones. The different types were distinguished on the apertural system and exine structure. A key has been prepared for the identification of these types described is carried out.

KEY WORDS: Cardueae, Compositae, pollen types, pollen morphology.

INTRODUCCION

SITUACION TAXONOMICA

La tribu *Cardueae* formada por 2725 especies, agrupadas en 79 géneros (TURNER, 1977), representa el 12.5 % de uno de los grupos mas numerosos de las Angiospermas, la familia *Compositae*. Es la más extensa en el Hemisferio Norte del Viejo Mundo, incluyendo algunas especies que escapan de este área y que llegan al otro lado del océano Atlántico o del Ecuador (BENTHAM, 1873a).

Algunas tribus de *Compositae*, como *Cardueae*, fueron ya reconocidas por autores prelinneanos (fide SMALL, 1919), pero el establecimiento y delimitación de éstas dentro de la familia fué realizado por CASSINI (1817), quién además hizo una revisión general de toda la familia, publicada en los 60 volúmenes del "Dictionnaire des Sciences Naturelles" de Cuvier y sus "Opuscules Phytologiques" durante los años 1816-1834, y reunidos en la excelente compilación de KING & DAWSON (1975). Este autor fue el primero en asignarle un nombre legítimo a este grupo (fide SOLBRIG, 1963), aunque LESSING (1832) lo

sustituyó ilegítimamente por el de *Cynareae*, nombre que fue utilizado por numerosos autores (DE CANDOLLE, 1838; BENTHAM, 1873b; BOISSIER, 1875; etc.).

El grupo fue inicialmente caracterizado por su estilo engrosado o con una articulación peluda de ramas muy cortas y por la ausencia de flores radiales liguladas. En general, se distinguen por su peculiar hábito espinoso; la presencia de brácteas involucrales en varias filas; capítulos homogamos, ocasionalmente con una corona externa de flores estériles o femeninas; receptáculo a menudo engrosado, frecuentemente cubierto de pelos o páleas y aquenios generalmente gruesos, nunca alados o picudos. Aunque es necesario decir que estos caracteres no son muy constantes de un género a otro y no hay un límite neto en la tribu (BENTHAM, 1873a).

ANTECEDENTES PALINOLOGICOS

La búsqueda de nuevos caracteres taxonómicos ha motivado numerosos trabajos palinológicos, pero ninguno de ellos abarca toda la tribu *Cardueae* por completo.

Uno de los primeros estudios polínicos fue el de MOHL (1835), en el que estudió a microscopía óptica (MO) granos suspendidos en agua de 83 especies de la familia *Compositae* y separó a los diez géneros que observó de la tribu *Cardueae* en tres grupos: elipsoidales (*Centaurea* y *Xeranthemum*), ovoides y espinosos (*Cirsium*, *Carduus*, *Carthamus*, *Cyanopsis*, *Zoegea*, *Serratula* y *Arc-tium*) y prismático-triangu-lares (*Echinops*).

Curiosamente el primer estudio en profundidad del polen de esta tribu (WAGENITZ, 1955), ha sido el más extenso y completo realizado hasta la actualidad. WAGENITZ (1955) estudió a MO más de 350 especies del género *Centaurea* y otros géneros relacionados, estableciendo ocho ti-

pos morfológicos y desarrollando las líneas filogenéticas por las que habrían evolucionado cada uno de ellos. Estableció como básico el tipo *Serratula*, y los demás, *Crupina*, *Centaureum*, *Jaceea*, *Scabiosa*, *Dealbata*, *Montana* y *Cyanus*, derivados de éste. Indicó también dos líneas generales de evolución que podrían haber aparecido varias veces dentro del grupo: reducción de espinas y reducción de las columelas internas.

STIX (1960) realizó un estudio palinológico, a MO de luz UV, de 225 taxones de toda la familia. Describió 43 tipos polínicos, de los cuales *Carduus*, *Carlina*, *Cirsium*, *Echinops*, *Jurinea*, *Saussurea*, *Centaurea* y *Serratula*, corresponden a la tribu *Cardueae*. Los ocho tipos de WAGENITZ (l.c.) se incluyen en los dos últimos. Hay que señalar, que a diferencia de WAGENITZ (l.c.), esta autora estudió sólo 11 especies pertenecientes a los 8 géneros en los que basó sus tipos polínicos.

ERDTMAN, BERGLUND & PRAGLOWSKI (1961) recogen los tres tipos polínicos de WAGENITZ (l.c.) *Cyanus*, *Jaceea* y *Scabiosa* para el género *Centaurea* y además describe el tipo *Cirsium* para una especie del mismo género de la flora escandinava.

STIX (1964) estudió específicamente el polen de *Echinops banaticus* mediante el microscopio de polarización, profundizando en la estructura interna de su exina.

ERDTMAN (1966) expone una visión general del polen de la familia *Compositae*. Destaca, después de observar el polen de cuatro géneros (*Carduus*, *Cirsium*, *Centaurea* y *Echinops*) que, entre otras tribus, esta presenta los granos más grandes (más de 60 µm sin medir las espinas), y que, como regla general, aparece un estrato externo de la sexina a menudo dividido en varios estratos distintos. Posteriormente (ERDTMAN,

1969), señaló que el polen de la familia Compositae presenta un amplio campo de estudio.

STIX (1970) de nuevo en *Echinops banaticus* estudió el desarrollo de la exina midiendo comparativamente el engrosamiento de ésta en el mesocolpio y apocolpio.

ASSEMIEN (1966) estudió a MO una especie de *Centaurea* de Africa Occidental, describiendo su sistema apertural con relativo detalle.

PARRA (1969) estudió el polen de siete especies pertenecientes a tres géneros chilenos de la tribu, realizando palinogramas de sus observaciones a MO.

DIMON (1971) estudió 71 especies de 8 tribus de la familia Compositae de las que 33 pertenecen a la tribu Cardueae. Entre los caracteres descritos, y atribuyéndolos a toda la familia, destacó la presencia de un sistema apertural triple formado por: ectoapertura, mesoapertura y endoapertura.

GREUTER (1973) en un completo estudio del género *Ptilostemon* incluye la palinología a MO de 14 especies.

GREUTER & DITTRICH (1973) estudiaron el género *Lamyropsis* y sus relaciones con *Cirsium*, incluyendo algunos comentarios del polen observado a MO.

INCEOGLU & KARAMUSTAFA (1977) realizaron un estudio general del polen de Compositae a MO de los alrededores de Ankara, en el que observaron 46 especies de 6 tribus, de las cuales 14 pertenecían a Cardueae. Estos autores describieron 9 tipos polínicos basándose en las características de su exina.

SKVARLA et al. (1977), pioneros en el empleo de la microscopía electrónica de transmisión (MET) en el estudio del polen de Compositae, realizaron un amplio estudio describiendo cuatro ti-

pos polínicos básicos, y en el que a diferencia de sus trabajos anteriores (SKVARLA & LARSON, 1965; SKVARLA & TURNER, 1966; etc.) tratan por primera vez la tribu Cardueae. Para SKVARLA et al. (1977) los miembros de esta tribu presentan un modelo polínico básicamente "Anthemioideo", señalando además, que sería muy interesante un estudio a MET del género *Centaurea*.

NORDENSTAM & EL-GHAZALY (1978) estudiaron a MET tres especies de *Centaurea* y una de *Amberboa*, estableciendo conexiones con otros caracteres macromorfológicos, como son el collar del filamento y los cristales del ovario.

SHARMA (1981) analiza detalladamente a MO y MEB el polen de diversos cultivares de *Carthamus tinctorius*, destacando la gran variabilidad del sistema apertural.

BLANCA (1981) estudió a MO y MEB la palinología de *Centaurea* sect. *Willkommia* (*Acrocentroides*). Según sus observaciones existe un único tipo morfológico para todo el grupo.

TORMO et al. (1984) estudiaron el polen de las especies de la Península Ibérica de *Atractylis* y *Carlina* a MO, MEB y MET, destacando las diferencias del polen de *A. cancellata* frente al resto de las especies de ese género, todos ellos con un modelo polínico semejante al de *Carlina*.

LEONARDIS et al. (1984) estudiaron ocho especies de *Centaurea* de distribución siciliana, describiendo su morfología polínica a MO y MEB. Los datos obtenidos a MO fueron analizados siguiendo las técnicas de Taxonomía Numérica.

TORMO et al. (1986) en un estudio comparativo de los sistemas tribales clásicos de la familia y los grupos obtenidos a partir de los caracteres polínicos, incluyeron 5 géneros de la tribu Cardueae: *Xeranthemum*, *Atractylis*, *Carlina*, *Stae-*

TABLA 1

| | A | B | C | D | E |
|-----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| 1. <i>Arctium</i> L. | 4 | 4 | 0 | 4 | 6 |
| 2. <i>Atractylis</i> L. | 4 | 4 | 2 | 4 | 7 |
| 3. <i>Carduncellus</i> Adanson | 6 | 6 | 5 | 6 | 9 |
| 4. <i>Carduus</i> L. | 19 | 25 | 20 | 21 | 29 |
| 5. <i>Carlina</i> L. | 6 | 9 | 4 | 7 | 10 |
| 6. <i>Carthamus</i> L. | 3 | 4 | 0 | 4 | 9 |
| 7. <i>Centaurea</i> L. | 80 | 119 | 95 | 77 | 14 |
| 8. <i>Cheirolophus</i> Cass. | 3 | 3 | 1 | 3 | 4 |
| 9. <i>Cirsium</i> Miller | 24 | 28 | 16 | 23 | 32 |
| 10. <i>Cnicus</i> L. | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 11. <i>Crupina</i> (Pers.) Cass. | 2 | 2 | 0 | 2 | 3 |
| 12. <i>Cyanopsis</i> Cass. | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 13. <i>Cynara</i> L. | 6 | 6 | 3 | 5 | 8 |
| 14. <i>Echinops</i> L. | 4 | 4 | 0 | 3 | 9 |
| 15. <i>Galactites</i> Moench. | 2 | 2 | 0 | 2 | 7 |
| 16. <i>Jurinea</i> Cass. | 3 | 3 | 1 | 3 | 8 |
| 17. <i>Leuzea</i> Cass. | 4 | 4 | 3 | 4 | 6 |
| 18. <i>Mantiscalca</i> Cass. | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 |
| 19. <i>Notobasis</i> Cass. | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 20. <i>Onopordum</i> L. | 7 | 9 | 4 | 7 | 12 |
| 21. <i>Picnomon</i> Adanson | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 |
| 22. <i>Ptilostemon</i> Cass. | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 |
| 23. <i>Saussurea</i> DC. | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 24. <i>Serratula</i> L. | 7 | 11 | 4 | 11 | 15 |
| 25. <i>Silybum</i> Adanson | 2 | 2 | 0 | 2 | 3 |
| 26. <i>Staezelina</i> L. | 2 | 2 | 1 | 2 | 3 |
| 27. <i>Tyrimnus</i> (Cass.) Cass. | 1 | 1 | 0 | 1 | 3 |
| 28. <i>Volutaria</i> Cass. | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 |
| 29. <i>Xeranthemum</i> L. | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| Totales | 199 | 258 | 161 | 200 | 339 |

A, número de especies en la Península Ibérica. B, número de taxones. C, número de endemismos. D, número de taxones estudiados. E, número de muestras estudiadas.

helina y *Crupina*, concluyendo que dicha tribu presenta una alta heterogeneidad polínica.

GEORGIADIS (1985) estudió a MO y MEB las especies griegas de *Centaurea* sect. *Acrolophus*, estableciendo una relación de los caracteres polínicos con caracteres florales.

DIEZ (1987) en un estudio a MO y MEB de la familia Compositae describe 17 tipos polínicos, de los que 6 incluyen 61 taxones de la tribu Cardueae, los tipos son: *Carthamus lanatus*, *Centaurea calcitrapa*, *Crupina vulgaris*, *Echinops strigosus*, *Picnomon acarna* y *Senecio vulgaris*.

Aparte de estos trabajos parciales, sólo algunas tribus de Compositae han sido estudiadas a nivel ultraestructural, destaquemos Heliantheae (SKVARLA & LARSON, 1965; SKVARLA & TURNER, 1966), Cichorieae (TOMB, 1975; EL-GHAZALY, 1980 y BLACKMORE, 1982a,b), Calenduleae (PRAGLOWSKY & GRAFSTRÖM, 1980). Sin embargo no conocemos ningún trabajo que incluya a la tribu Cardueae completa.

Nuestro propósito ha sido realizar un estudio de la palinología de Cardueae en la Península Ibérica utilizando para este fin, además de la MO, la microscopía electrónica (MET y MEB). Con nuestras observaciones a MEB y MET se completan los datos existentes en la bibliografía de Cardueae, la mayoría de ellos solo a MO y además se aportan nuevos datos para numerosos taxones no descritos hasta ahora.

MATERIAL Y METODOS

La elección del grupo de trabajo partió de un estudio previo (TORMO et al. 1986), donde se puso de manifiesto el carácter estenopalino de Tubiflorae a excepción de Cardueae y Heliantheae. La euripalinidad, la distribución eurasiática, con una fuerte predominancia mediterránea y el elevado número de endemismos en Cardueae, nos llevó a la elección de ésta como tema de investigación.

Una de las características de esta tribu es la singular distribución del número de taxones den-

tro de cada género. Solo tres géneros, *Centaurea*, *Cirsium* y *Carduus*, abarcan más del 66% de los taxones en el área elegida poseyendo cada uno de los restantes entre 1 y 11 taxones.

El número de especies contabilizadas en la Península Ibérica, exceptuando híbridos, se eleva a 199 (Tabla 1, A), repartidas en 29 géneros. Este número se eleva a 258 si incluimos todos los taxones (especies y subespecies, Tabla 1, B). De estos se han estudiado un total de 200 (Tabla 1, D), que abarcan todos los géneros excepto el género *Saussurea*, con una sola especie representada en el área de estudio restringida a los Pirineos). El número total de especies estudiadas ha sido de 188, que comprenden más del 96% de las existentes en el área elegida. El número de muestras estudiadas (preparaciones medidas a MO) ha sido de 339 (Tabla 1, C), aunque el número real de las tratadas ha sido superior. Esta cantidad ha venido restringida tanto por las condiciones en que se encontraba el material de herbario como por el alto índice de endemismos presentes en el grupo (Tabla 1, C), más del 63 %, y muy elevado en ciertos géneros tales como *Centaurea* (84 %), *Carduus* (68 %) y *Cirsium* (57 %). La catalogación de endemismo se ha basado en MOORE (1976) y SAINZ & HERNANDEZ-BERMEJO (1981).

El material polínico ha procedido de recolecciones propias y de los herbarios consultados: MA (Jardín Botánico A. J. Cavanilles, Madrid); SEV (Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Sevilla); MGC (Departamento de Biología Vegetal, Málaga) y COFC (Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Córdoba).

Todo el material utilizado ha sido revisado por los autores siguiendo diversas monografías (cf. TORMO, 1987), la nomenclatura adoptada está basada fundamentalmente en la obra de MOORE (1976) con algunas adiciones para los

géneros *Centaurea* (FERNANDEZ-CASAS et SUSANNA, 1985), *Onopordum* (CASTROVIEJO et al., 1980), *Serratula* (CANTO, 1984) y *Carduncellus* (LOPEZ-GONZALEZ, 1982). Del material de herbario se han tomado flores cerradas de un capítulo, para evitar contaminaciones, y se han introducido en una solución acuosa con humectador fotográfico. Se han rasgado las flores bajo la lupa y el polen dispersado en la solución acuosa ha sido posteriormente filtrado por una malla metálica de 100 μm de luz, excepto los granos del género *Echinops*, pues pueden ser algo mayores de 100 μm .

El material fresco recolectado en el campo ha procedido también de flores cerradas de un capítulo, que han sido fijadas en glutaraldehído al 3 % tamponado con cacodilato sódico y conservadas en etanol al 70 %. La obtención de los granos de polen ha seguido el mismo curso que para el material de herbario.

Normalmente la abundancia de granos de polen y las características del pseudanto de la familia, han hecho posible la obtención de material suficiente a partir de unos pocos flósculos de un solo capítulo, pero en algunos casos, como en los géneros *Crupina*, *Xeranthemum* y *Stahelina*, donde es muy reducido el número de flores por capítulo, se han tomado flores de varios capítulos.

Los granos de polen así obtenidos se han sometido a distintos tratamientos según las tres técnicas microscópicas empleadas.

MICROSCOPIA OPTICA (MO)

Los granos de polen han sido acetolizados siguiendo el método de ERDTMAN (1960), incluyendo las modificaciones dadas por HIDEUX (1972). Este método es el standard utilizado, ya que parece ser el que mejor conserva las características de la exina del grano de polen.

Los granos acetolizados han sido montados en glicerina-gelatina y las preparaciones selladas con parafina. En estas preparaciones los granos de polen pueden sufrir pequeñas variaciones en el tamaño con el transcurso del tiempo (REITSMA, 1969), por lo que se ha procedido a su medición inmediata. Para esto se empleó un microscopio óptico NIKON SE, y fueron fotografiadas en un fotomicroscopio NIKON OPTIPHOT, usando película AHU KODAK, en ambos casos con objetivo x 100 de inmersión en aceite.

MICROSCOPIA ELECTRÓNICA DE BARRIDO (MEB)

Parte de los granos de polen acetolizados y previo al lavado con agua, han sido deshidratados pasándolos dos veces por etanol absoluto. A continuación se depositan una o dos gotas del sedimento sobre un cubreobjetos adherido al soporte del MEB, los granos se dispersan y se dejan secar al aire.

Finalmente se procede a la metalización con oro en un sputtering JEOL JFC 1100 durante 4.5 minutos a 1.2 Kv en atmósfera de argón.

Los granos así preparados han sido observados y fotografiados en un MEB PHILIPS 501 C del Servicio Central de Microscopía Electrónica de la Universidad de Córdoba a 7.5 kv.

No ha sido necesaria la deshidratación de las muestras en el punto crítico, dadas las características particulares de los granos de este grupo. Tampoco se han sometido a la acción de ultrasonidos para observar secciones de los mismos, ya que las fracturas fortuitas, producidas en la dispersión de los granos sobre los soportes, han sido suficientes.

MICROSCOPIA ELECTRONICA DE TRANSMISION (MET)

Esta técnica de microscopía a diferencia de la anterior requiere un largo proceso desde que se toman los granos de polen hasta su observación.

Se ha partido de granos de polen tanto no acetolizados, tomados directamente de las flores, como granos acetolizados del último lavado con agua.

Se ha seguido en general la técnica de SKVARLA (1966) ligeramente modificada como se resume a continuación:

1.- Postfijación con tetróxido de osmio: los granos son decantados y sumergidos en una solución de tetróxido de osmio al 2 % en tampón cacodilato sódico durante una o dos horas. Operación realizada con muchas precauciones en una campana de gases, debido a la toxicidad del osmio.

2.- Preinclusión en agar: los granos son lavados con agua destilada tres veces y transferidos a tubos de centrifuga cónicos, se les agrega agar al 2% fundido y son centrifugados inmediatamente.

3.- Deshidratación: una vez solidificado el agar, son extraídos los conos y se les corta la punta donde se encuentran los granos de polen, y se deshidratan mediante una serie de soluciones de concentración creciente de acetona en agua (1:2, 2:1 y 1:0).

4.- Inclusión en resina epoxi: la resina utilizada ha sido la obtenida de la mezcla de los siguientes productos y cantidades (I. K. FERGUSON, Palynology Unit, Royal Botanic Gardens, Kew): araldita 600520 20 ml, epón 812 25 ml y DDSA 60 ml. De dicha mezcla se han hecho tres concentraciones acetona resina (2:1, 1:2 y 0:1), sumergiendo los bloques de agar deshidratados durante una hora en las dos primeras y ocho horas en la última, resina pura.

Posteriormente se han depositado los trozos de agar en unos moldes añadiéndose la resina mezclada con un número de gotas variable de DMP-30, que varía entre 3 y 10, dependiendo del grado de envejecimiento de este producto, según una prueba previa. Tras haber sometido los bloques al vacío, la resina se endurecerá (polimerizará) en unas ocho horas a 70 grados C.

5.- Sección al ultramicrotomo: los granos así incluidos han sido seccionados en un ultramicrotomo ULTRACUT LKB con una cuchilla de diamante DUPOND DIATOME, se hicieron cortes semifinos de aproximadamente 0.5 μm de grosor y cortes ultrafinos de entre 300 y 500 Å. Los cortes semifinos han sido teñidos con azul de metileno y montados con entellán.

6.- Postinción (contrastación): las secciones ultrafinas son recogidas en rejillas de cobre, las cuales serán sumergidas, para su contrastación, en una solución de acetato de uranilo al 2 % durante 20 minutos, se lavan y posteriormente se introducen en una solución de citrato de plomo durante 5 minutos, seguido de lavado y posterior secado (GLAUERT, 1975).

Las rejillas así preparadas están listas para su observación al MET, para lo cual se ha utilizado un MET JEOL JEM 200CX del Servicio Central de Microscopía Electrónica de la Universidad de Córdoba.

CARACTERES ESTUDIADOS

CARACTERES CUALITATIVOS

POLARIDAD Y SIMETRÍA: El agrupamiento en tetradas en que se forman los granos de polen define dos polos respecto al centro de la tetrada, en cada grano de polen: polo proximal y polo distal. Atendiendo a la morfología de las áreas

polares se definen los granos como isopolares o heteropolares, según que estas zonas sean semejantes o distintas respectivamente. Todos los granos de la tribu Cardueae son isopolares.

El eje imaginario que atraviesa los polos se denomina eje polar y en el plano perpendicular a este que atraviesa el ecuador se define el diámetro ecuatorial. Respecto al eje polar se pueden definir varios planos de simetría (granos simétricos) o ninguno (granos asimétricos). La simetría puede ser radial o bilateral. Todos los granos de polen de esta tribu son radiosimétricos.

TAMAÑO: Siguiendo el criterio de ERDTMAN (1966) que distribuyó a los granos de polen en seis clases según la mayor dimensión de uno de sus ejes, los granos de polen de la tribu Cardueae con un eje polar medio entre 30.4 y 97.1 μm y un diámetro ecuatorial medio entre 27.4 y 98.5 μm se encuentran entre los de tamaño medio y grande.

FORMA: Aunque los granos de polen son objetos tridimensionales resulta mucho más práctico definir su forma, como sugiere REITSMA (1970), por su proyección en un plano, mejor que considerar a estos como elipsoides de revolución (ERDTMAN, 1966). Se definen formas tanto en visión polar, corte óptico ecuatorial (c.o.e.), como en visión ecuatorial, corte óptico meridiano (c.o.m.). Para el primer caso, se separan formas no angulares (circular y elíptico) de las angulares (triangular, cuadrangular, etc), en este caso se pueden dar las formas definidas por ERDTMAN (1966) de planaperturado y angulaperturado, cuando las aperturas se sitúan en los lados o en los ángulos respectivamente. Para la vista ecuatorial hay la misma separación previa en no angulares y angulares, pero en el segundo caso sólo se definen formas rectangulares y rómbicas.

En *Cardueae* los granos son circulares y triangulares (planaperturados y angulaperturados) en c.o.e. y elípticos o romboidales en c.o.m.

RELACION P/E: La relación del eje polar y el diámetro ecuatorial (P/E) ha venido usándose desde que la definió ERDTMAN (1966), aunque REITSMA (1970) criticando el enfoque que este autor dió al tratar al grano de polen como un elipsoide de revolución, redefinió las 10 formas respecto a la relación P/E.

En *Cardueae* la relación P/E media varía entre 0.77 y 1.49, por lo que los granos de la tribu pertenecen a seis clases diferentes (semitransverso, subtransverso, adecuado, suberecto, semierecto y erecto).

SISTEMA APERTURAL: La estructura del sistema apertural en *Compositae* ha sido un tema largamente discutido debido a las dificultades de observación de la generalmente gruesa exina de estos granos de polen, a las cambiantes y cada vez más precisas técnicas de observación, y a la propia heterogeneidad de este amplio grupo sistemático.

WODEHOUSE (1926) fué uno de los primeros autores que describió el sistema apertural de *Compositae* señalando la existencia de tres aperturas longitudinales, posteriormente (WODEHOUSE, 1928) destacó la presencia en cada una de ellas de un surco transversal a nivel de la intina.

ERDTMAN (1966) los definió como tricolporados, con una apertura compuesta, tres oras longadas (colpos longitudinales) y tres oras lalongadas (colpos transversales) que a veces se unen, granos zonorados.

DIMON (1971) definió una apertura intermedia o mesoapertura, por oposición a ecto y endoaperturas, y situada entre ambas y que afecta a la base. Posteriormente EL-GHAZALY (1980), en

Lactuceae, los definió como colporados, en vez de colporados, por la existencia de un sistema apertural triple, afectando a la endexina la apertura media.

BLACKMORE (1982b), también en la misma subfamilia, señala que la apertura media afecta a la base, como ya sugirió DIMON (1971).

En el material examinado TORMO & UBERA, 1990) hemos encontrado un sistema apertural triple, formado por:

Un colpo externo, o ectoapertura, elíptico, de extremos agudos u obtusos, cuyo contorno puede ser de cuatro tipos:

- 1.- Bordes lisos y simples
- 2.- Bordes simples y la zona central proyectada hacia afuera
- 3.- Bordes simples y la zona central constreñida
- 4.- Bordes dobles y la zona central frecuentemente proyectada hacia afuera

Un colpo interno, o endoapertura, transversal, a nivel ecuatorial, elíptico o elíptico-rectangular. A veces los extremos de las endoaperturas se prolongan y se unen con los de las otras formando un endocíngulo, los márgenes de este suelen ser homogéneos, aunque en algunas especies de *Centaurea* se pueden observar a MO algunas discontinuidades. En *Centaurea* subgen. *Cyanus*, los bordes de este endocíngulo pueden engrosarse considerablemente.

Ambas aperturas, ecto- y endoapertura, corresponden con adelgazamientos de la ectexina y endexina respectivamente.

Respecto a la apertura intermedia, o mesoapertura, según nuestras observaciones a MET aparece como una escotadura de la membrana colpal en la que se interrumpe la base y parte de la endexina para dejar ver la parte más interna de la endexina. Su forma es difícil de precisar, ya que sólo puede ser vista con mucha dificultad a

MO, pues a MEB se aprecia su existencia pero su contorno es interrumpido por los márgenes de la ectoapertura.

La membrana colpal está formada por material ectexínico, la base, aunque su aspecto puede ser desde liso hasta rugoso o granuloso, con pequeños islotes de ectexina completa, como ocurre en *Onopordum*.

ESPORODERMIS: La envuelta de los granos de polen o esporodermis se puede describir desde dos puntos de vista, ya sea considerando sólo la estratificación de sus capas, la llamada estructura, o bien teniendo en cuenta sólo la ornamentación que presenta al exterior es decir la escultura (HIDEUX & FERGUSON, 1978). No obstante estos términos pueden presentar problemas de aplicación, principalmente por el solapamiento de conceptos que se presenta en casos conflictivos (FAEGRI & IVERSEN, 1964). Esto ha hecho a algunos autores (REITSMA, 1970) considerar toda la morfología de la esporodermis incluida en el concepto de estructura.

Esporodermis, Estructura: La pared del grano de polen esta formada por dos estratos que difieren tanto en morfología como en composición. Un estrato interno, la intina, de naturaleza celulósica, análoga a la pared celular y que se destruye con la acetolisis, y otro estrato externo, la exina, resistente a la acetolisis y compuesto por esporopolenina como sustancia fundamental, que es además el que posee un grado tal de complejidad que se presta a su utilización como carácter taxonómico.

INTINA: Secciones ultrafinas de polen no acetolizado muestran la intina como un estrato claro muy fino, pero que se engruesa considerablemente a nivel de las aperturas, y donde adquiere un aspecto granular o lamelado. La dimensión de esta protuberancia depende directamente

del grado de hidratación que haya alcanzado el grano de polen (BLACKMORE & BARNES, 1984).

La importancia de la intina como lugar de transporte de numerosas sustancias críticas en la germinación del grano de polen, además de su actividad antigénica, ha sido puesta de manifiesto por KNOX (1973), HOWLET et al. (1981) y HOWLET et al. (1973). Sin embargo, como carácter taxonómico no tiene relevancia, al menos en el grupo estudiado.

EXINA: Definida como el estrato que queda después la acetolisis, esta dividida en dos capas, aunque la determinación del límite entre ellas depende de la técnica de observación. Esto hace que existan varias la terminologías para los estratos de la exina.

FAEGRI & IVERSEN (1964) utilizando fuschina básica para teñir los granos de polen, definieron desde un punto de vista químico dos estratos según la intensidad de la coloración. Un estrato interno, que queda poco impregnado del colorante y es homogéneo, la endexina; y un estrato externo, mas elaborado, que se impregna fuertemente de color rosa, la ectexina.

ERDTMAN (1966) según un criterio morfológico, definió un estrato interno homogéneo, no escultrado, la nexina; y un estrato externo escultrado (con elementos radiados), la sexina.

Ambas terminologías siguen usándose en la actualidad. En nuestras descripciones a MO y MEB hemos empleado la terminología de ERDTMAN (1966), mientras que en las referidas a MET se ha usado la de FAEGRI & IVERSEN (1964), puesto que cada medio de observación discrimina mejor unas estructuras u otras de acuerdo con los dos sistemas de nomenclatura.

ENDEXINA: Tanto el azul de metileno a MO como la tinción utilizada en MET (tetróxido de

osmio, citrato de plomo y acetato de uranilo) impregnan mucho menos la endexina que la ectexina. Generalmente es un estrato homogéneo, en el que se pueden observar diversos tipos de estructuras:

-Biestratificación: en la región apertural donde se distinguen dos capas que se funden en una a medida que nos separamos de esta zona.

-Lamelaciones: son estriaciones que rompen la homogeneidad de este estrato, aparecen frecuentemente en la proximidad de las aperturas.

-Costillas: el aumento progresivo en grosor de la endexina en las zonas aperturales es típico en todos los taxones de *Cardueae* observados y ha sido utilizado como un carácter cuantitativo incluido dentro del grosor de la sexina.

-Escotaduras: son disminuciones bruscas del grosor en las zonas interaperturales. Aparecen frecuentemente en cortes observados a MET, estas corresponden a los extremos de las endoaperturas o a su continuación formando un endocíngulo ecuatorial.

-Punteaduras: en los casos que se ha podido observar a MEB la superficie interna de la endexina, aparece desde lisa a llena de punteaduras de escasa profundidad.

ECTEXINA: La gran diversidad de esta capa justifica que la Palinología haya llegado a ser una ciencia imprescindible para la Taxonomía, en palabras de SKVARLA et al. (1977) "The most pleomorphic stratification layer". Está formada por un conjunto de elementos radiales a modo de columnas, denominados por algunos autores báculos (ERDTMAN, 1966) y por otros columelas (FAEGRI & IVERSEN, 1964). Nosotros preferimos seguir las sugerencias dadas por REITSMA (1970) y denominaremos en nuestro caso columelas a todos estos elementos. Las columelas se sueldan en su extremo proximal formando un es-

trato continuo que limita con la endexina, y que se denomina base. El extremo distal de las columelas también se fusiona, aunque incompletamente, formando un estrato denominado tectum. Definidos estos dos estratos, base y tectum, en función de las columelas, llamaremos infratectum a la capa que forman éstas.

BASE: El nombre de este estrato deriva del latino basis, y fué propuesto por TOMB (1975) en sustitución del término foot-layer ampliamente utilizado en la literatura anglosajona. En *Cardueae* la base aparece como un estrato continuo y homogéneo sin interrupciones. Aunque no tiene mucha relevancia taxonómica, sí es importante la relación grosor de la endexina/grosor de la base, que ofrece una buena correlación con otros caracteres de la exina.

INFRACTECTUM: Este estrato, junto con el tectum, es el que alcanza la mayor elaboración, presentando varios caracteres con un gran valor taxonómico. Las columelas pueden ser desde gruesas y ramificadas hasta estar ausentes por completo, dejando un espacio denominado cavea (BLACKMORE et al., 1984). Entre estos dos extremos existe una amplia gama de posibilidades que resulta difícil delimitar en grupos, pero que nosotros hemos intentado separar en los siguientes:

- 1.- Infratectum con columelas ausentes, exina caveada.
- 2.- Infratectum con columelas generalmente simples.
- 3.- Infratectum con columelas generalmente ramificadas.

La distribución de las columelas tampoco es uniforme pudiendo presentarse los siguientes tipos:

- 1.- Ausentes, exina caveada.
- 2.- Distribuidas uniformemente.
- 3.- Concentradas bajo las espinas.

Existen aun pequeñas variaciones difíciles de precisar como es el grosor de las columelas, o su grado de ramificación, etc., que sólo hemos tenido en cuenta como detalles accesorios en las descripciones.

TECTUM: En la mayoría de las angiospermas el tectum o no existe (granos intectados o atectados) o si existe es un estrato simple (granos tectados). Sólo en algunas familias, como Compositae, el tectum es característicamente estructurado, esto es, formado por elementos análogos a los del infratectum, y que son denominados columelas intratectales.

En Cardueae y en otras tribus de Compositae como Calenduleae (PRAGLOWSKI & GRAFSTRÖM, 1980), se diferencian tres estratos en el tectum. Un tectum interno, el llamado "internal tectum" de SKVARLA & LARSON (1965), tiene una gran variabilidad en cuanto a su estructura y tamaño, y se presenta frecuentemente anastomoso y desordenado. Un tectum medio que une a las columelas intratectales por su zona media, presenta un aspecto discontinuo, a veces tanto que es difícil de observar. Por último, un tectum externo, perforado y generalmente de aspecto muy compacto. Además pueden aparecer agujeros en el tectum, frecuentemente en el estrato interno, carácter denominado por SKVARLA & LARSON (1965) como "forámenes internos" y por BLACKMORE (1982a) como cavidades internas. Asimismo la estructura tectal puede desaparecer bajo las espinas, dando lugar a la aparición de un canal. De una manera resumida se han definido los siguientes tipos de tectum:

- 1.- Dos estratos, el interno simple.
- 2.- Dos estratos, el interno muy desarrollado, menor de la mitad del tectum.
- 3.- Dos estratos, el interno muy desarrollado, mayor de la mitad del tectum.
- 4.- Tres estratos, el interno delgado, sin agujeros internos ni canales bajo las espinas.

- 5.- Tres estratos, el interno con agujeros internos.
- 6.- Tres estratos, con canales bajo las espinas.
- 7.- Tres estratos, el interno delgado, con agujeros internos y canales bajo las espinas.
- 8.- Tres estratos, el interno con agujeros internos y columelas colgantes.
- 9.- Tres estratos, el interno muy grueso.

Esporodermis, Escultura: Los granos de polen de Cardueae son equinado-perforados. La morfología de las espinas puede variar considerablemente aún dentro de un mismo taxón, sobre todo en lo referente al tamaño, número y distribución. No obstante, hay dos caracteres que presentan cierta constancia y por tanto utilidad taxonómica, como son:

-Forma de las espinas, que pueden ser: a) cónico-agudas, y b) cónico-obtusas.

-Conexiones entre las espinas. Pueden existir elevaciones del tectum, a modo de tabiques, uniéndolas parcialmente, lo que le confiere a estos granos de polen un aspecto más o menos reticulado. Estas conexiones pueden ser: a) gruesas, b) finas, y c) no existir, estando las espinas completamente libres.

En todos los taxones estudiados dentro del ápice de las espinas aparecen unos espacios huecos llamados canales subapicales (SKVARLA & TURNER, 1966) o cavidades internas (SALGADO-LABORIAU, 1982a). Estas cavidades suelen estar conectadas con el exterior, el tectum, o el infratectum.

Las perforaciones tienen un tamaño muy variable de un taxón a otro, aunque siempre son menores de 1 μm , por lo que su tamaño no ha sido tenido en cuenta. Su presencia es constante en todos los taxones, aunque a veces el material depositado sobre ellas no deja verlas a MEB. En las proximidades de las espinas, estas se hacen más grandes progresivamente, pero nunca ocu-

pando el ápice. SALGADO-LABORIAU (1982a y 1982b), denomina a estas perforaciones cavidades basales y las utilizó como criterio taxonómico, en nuestro caso no las hemos tenido en cuenta por la dificultad de tipificarlas.

La utilidad de las espinas y las perforaciones anejas como camino para dirigir la liberación de las sustancias por la exina al llegar el grano de polen a la superficie estigmática, ha sido puesta de manifiesto en los trabajos de KNOX (1973) y HOWLET et al. (1981).

CARACTERES CUANTITATIVOS

Se han hecho mediciones a MO con un ocular micrométrico de x10 y objetivo de inmersión en aceite de x100 de los siguientes caracteres cuantitativos:

- 1.- Eje polar (P)
- 2.- Diámetro ecuatorial (E)
- 3.- Longitud del lado de apocolpio (LA)
- 4.- Anchura máxima de la endoapertura (ENP)
- 5.- Anchura máxima de la ectoapertura (ECP)
- 6.- Grosor de la exina en c.o.e. a nivel interapertural (EXE=SEX+NEX)
- 7.- Grosor de la exina en c.o.m. a nivel polar (EXP)
- 8.- Grosor de la sexina en c.o.e. a nivel interapertural (SEX)
- 9.- Grosor de la nexina en c.o.e. a nivel interapertural (NEX)
- 10.- Grosor de la nexina en c.o.m. a nivel apertural (NAP)
- 11.- Tamaño de la espinas (ESP)
- 12.- Número de espinas en c.o.m. (NCM)
- 13.- Número de espinas en c.o.e. por zona interapertural (NCE)
- 14.- Número de espinas en $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio (DES)

Para los dos primeros caracteres se han realizado 20 mediciones por muestra, para el resto de los caracteres 10 mediciones, el número de espi-

nas en el mesocolpio se ha contado a partir de fotografías a MEB.

En las descripciones se muestran los valores medios extremos para cada uno de los caracteres, que son los que expresan de una manera resumida la variabilidad de cada carácter.

TIPOS POLINICOS

El estudio de los precedentes caracteres cuantitativos y cualitativos nos ha permitido agrupar la variabilidad observada en 20 tipos polínicos, cuya clave analítica de identificación se expone seguidamente. En esta clave se integran las observaciones realizadas a MO, MEB y MET. Sin embargo, para una mayor utilidad práctica se ha tratado de emplear en primer lugar los caracteres observables a MO.

Se describen a continuación 20 tipos polínicos ordenados alfabéticamente. En cada una de estas descripciones se acompañan de comentarios particulares, taxones estudiados y bibliografía.

1. Tipo *Arctium*

Granos isopolares, trizonocolporados, radio-simétricos. Tamaño entre medio y grande, $P=48.4-69.5 \mu\text{m}$, $E=40.1-61.1 \mu\text{m}$, $LA=15.2-33.4 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre subrectos y semirectos, $P/E=1.02-1.26$. Endoapertura de $1.7-13 \mu\text{m}$ de anchura, elíptica; ectoapertura de $3.8-12.1 \mu\text{m}$ de anchura, elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial presente, membrana apertural granulosa. Exina de $6-9.6 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $6.4-14.4 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $4.3-7.2 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $1.7-2.5 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $2.6-5.6 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas ra-

CLAVE DE TIPOS POLINICOS DE CARDUEAE

1. Granos con espinas menores o iguales a 1 μm de altura media, relación P/E > 1
 2. Exina caveada
 3. Granos romboidales en c.o.m. **9. Lopholoma**
 3. Granos elípticos en c.o.m. **6. Acrolophus**
 2. Exina no caveada
 4. Ectoapertura constreñida en su parte media **13. Echinops**
 4. Ectoapertura no constreñida
 5. Tectum diferenciado en tres estratos, endocíngulo ecuatorial ausente **2. Atractylis cancellata**
 5. Tectum diferenciado en dos estratos, endocíngulo ecuatorial presente **8. Cyanus**
1. Granos con espinas mayores de 1 μm de altura media
 6. Espinas unidas por elevaciones del tectum
 7. Elevaciones del tectum gruesas
 8. Relación endexina / base igual a 1 **1. Arctium**
 8. Relación endexina/ base igual a 2 **19. Serratula**
 7. Elevaciones del tectum finas
 9. Infratectum de columelas ramificadas
 10. Columelas infratectales de distribución uniforme **20. Xeranthemum**
 10. Columelas infratectales fundamentalmente bajo las espinas **15. Mantisalca**
 9. Infratectum de columelas simples
 11. Relación P/E > 1 **4. Carduncellus**
 11. Relación P/E < 1
 12. Sin canales en las espinas **5. Carduus**
 12. Canales en las espinas
 13. Estrato interno del tectum con agujeros **4. Galactites**
 13. Estrato interno del tectum sin agujeros **7. Centaurea**
 6. Espinas no unidas por elevaciones del tectum
 14. Ornamentación equinado-papilada-perforada **10. Crupina**
 14. Ornamentación equinado-perforada
 15. Exina no caveada
 16. Infratectum con columelas simples **16. Notobasis**
 16. Infratectum con columelas ramificadas
 17. Tectum medio ausente **17. Onopordum**
 17. Tectum medio presente
 18. Ectoapertura con la parte media proyectada hacia afuera **3. Carlina**
 18. Ectoapertura de márgenes simples **11. Cyanopsis**
 15. Exina caveada o con muy excasas columelas, finas y simples
 19. Relación P/E < 1 **12. Cynara**
 19. Relación P/E > 1 **18. Ptilostemon**

mificadas de distribución uniforme, en algunos casos con cavea polar; tectum diferenciado en tres estratos simples. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 1.4-2.9 μm de altura, cónico-rectas, unidas por gruesas elevaciones del tectum, en número de 16-25 en c.o.m. y de 5-6 en c.o.e. por zona interapertural, densidad de 3-5 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Tipo semejante al tipo *Serratula* del que se diferencia por poseer una relación del grosor endexina/base igual a 1, mientras que en el tipo *Serratula* es igual a 2.

Taxones incluidos: *Arctium lappa* L., *A. minus* Bernh., *A. pubens* Bab., *A. tomentosum* Miller, *Jurinea fontqueri* Cuatrec., *J. humilis* (Desf.) DC., *J. pinnata* (Lag.) DC., *Leuzea centauroides* (L.) J. Holub, *L. conifera* (L.) DC., *L. longifolia* Hoffmanns. & Link y *L. rhaponticoides* Graells.

Bibliografía: MOHL (1835), SKVARLA et al. (1977), MOORE & WEBB (1978) y DIEZ (1987).

2. Tipo *Atractylis cancellata*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño grande, P=47.8-59.3 μm , E=42.6-53 μm , LA=11-16 μm . Elípticos en c.o.m. y triangular-fosaperturados en c.o.e. Subrectos, P/E=1.11-1.12. Endoapertura de 4-5.7 μm de anchura, elíptica; ectoapertura de 3-4.3 μm de anchura, elíptica, con los bordes proyectados hacia afuera en la parte media; endocíngulo ecuatorial presente. Exina de 7.8-13.2 μm en c.o.m. y de 6.4-6.6 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 5-8.7 μm en c.o.e., nexina de 2.8-4.5 μm en c.o.e. y de 4.7-6.9 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas gruesas y ramificadas, de distribución uniforme; tectum diferenciado en tres estratos, el interno muy desarrollado, reticulado-anastomosado. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 1 μm de altura, cónico-obtusas, libres, en número de 50 en c.o.m. y de 10

en c.o.e. por zona interapertural, densidad de 15-18 espinas por μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Se diferencia del resto de los miembros del género por la relación P/E, mayor de 1, espinas pequeñas, cónico-obtusas y forma triangular-fosaperturada en c.o.e.

Taxones incluidos: *Atractylis cancellata* L.

Bibliografía: DIMON (1971), MOORE & WEBB (1978), TORMO et al. (1984, 1986), DIEZ (1987).

3. Tipo *Carlina*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño medio, a veces grande, P=34.4-57.1 μm , E=19.4-66.9 μm , LA=22-28.7 μm . Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre semitransversos y subrectos, P/E=0.38-0.90. Endoapertura de 3-11.5 μm de anchura, elíptica; ectoapertura de 3.3-8.7 μm de anchura, con los bordes proyectados hacia afuera en su parte media; endocíngulo ecuatorial ausente. Exina de 6.5-10.7 μm en c.o.e. y 4.2-8 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 4.1-7.6 μm en c.o.e., nexina de 2-3.3 μm en c.o.e. y 2.7-8 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas gruesas, ramificadas y de distribución uniforme; tectum diferenciado en tres estratos, el interno muy desarrollado, reticulado-anastomosado. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 1.8-3.3 μm de altura, cónico-rectas, libres, en número de 15-17 en c.o.m. y de 5-6 en c.o.e. por zona interapertural, densidad de 3-4 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Se diferencia del tipo *Atractylis cancellata* por la relación P/E menor de 1, espinas cónico-rectas, bien desarrolladas y forma circular en c.o.e.

Taxones incluidos: *Atractylis gummifera* L., *A. humilis* L., *A. tutinii* Franco, *Carlina acanthifolia* All. ssp. *acanthifolia*, *C. acanthifolia* All. ssp. *cynara* (Pourret ex Duby) Rouy, *C. acaulis* L. ssp. *acaulis*, *C. corymbosa* L. ssp.

corymbosa, *C. lanata* L., *C. racemosa* L. y *C. vulgaris* L. ssp. *vulgaris*.

Bibliografía: DIEZ (1987), DIMON (1971), MOORE & WEBB (1978), TORMO et al. (1984, 1985).

4. Tipo *Carduncellus*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño grande, P=57.1-85.4 μm , E=44.6-63.1 μm , LA=26.7-41.2 μm . Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre semierectos y erectos, P/E=1.23-1.49. Endoapertura de 4.5-7.7 μm de anchura, elíptica; ectoapertura de 2.8-8.1 μm de anchura, elíptica; de bordes simples; endocíngulo ecuatorial presente. Exina de 6.9-11.1 μm en c.o.e. y de 9.1-14.4 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 4.1-7.7 μm en c.o.e., nexina de 2.5-3.7 μm en c.o.e. y de 5-7.2 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 2. Infratectum de escasas columelas, delgadas, simples, más frecuentes bajo las espinas y desapareciendo en los polos para dar lugar a una cavea polar; tectum diferenciado en tres estratos. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 2.5-5.1 μm , unidas por finas elevaciones del tectum, en número de 18-25 en c.o.m. y de 5-6 en c.o.e. por zona interapertural, densidad de 3-5 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Tipo muy característico, con cierta semejanza con el tipo *Centaurea*, del que se diferencia por una relación P/E mayor de 1 y ausencia de canales espinales.

Taxones incluidos: *Carduncellus caeruleus* (L.) C. Presl, *C. cuatrecasarii* G. López, *C. dianius* Webb, *C. matritensis* Pau, *C. mitissimus* (L.) DC., *C. monspeliensium* All., *Carthamus arborescens* L., *C. lanatus* L. ssp. *lanatus*, *C. lanatus* L. ssp. *baeticus* (Boiss. & Reuter) Nyman y *C. tinctorius* L.

Bibliografía: MOHL (1835), DIMON (1971), SKVARLA et al. (1977), SHARMA (1981) y DIEZ (1987).

5. Tipo *Carduus*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño entre medio y grande, P=

38.1-56.5 μm , E=43.7-62.4 μm , LA=19.6-31.8 μm . Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e., Entre subtransversos y adecuados, P/E=0.8-1. Endoapertura de 4.5-12 μm , elíptica; ectoapertura de 1.2-11 μm , elíptica, de bordes simples. Exina de 5-11 μm en c.o.e. y de 4.5-10.4 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 2.7-9.7 μm en c.o.e., nexina de 1.3-3.7 μm en c.o.e. y de 3.2-9.5 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de en general escasas columelas, raramente ramificadas, más frecuentes bajo las espinas; tectum diferenciado en tres estratos. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 3.4-8.9 μm , cónico-agudas, unidas por finas elevaciones del tectum, desde muy débiles hasta prominentes, en número de 11-18 en c.o.m. y de 4-5 en c.o.e. por zona interapertural, densidad de 2-4 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Parecido a los tipos *Galactites* y *Notobasis*, de los cuales se diferencia por la ausencia de canales espinales y la presencia de elevaciones del tectum mas o menos desarrolladas uniendo las espinas.

Taxones incluidos: *Carduus argemone* Pourret & Lam., *C. assoi* (Willk.) Devesa & Talavera ssp. *assoi*, *C. assoi* (Willk.) Devesa & Talavera ssp. *hispanicus* (Franco) Devesa, *C. bourgeanus* Boiss. & Reuter ssp. *bourgeanus*, *C. carlinifolius* Lam., *C. carlinoides* Gouan ssp. *hispanicus* (Kazmi) Franco, *C. carpetanus* Boiss. & Reuter, *C. crispus* L. ssp. *occidentalis* Chassagne & J. Arènes, *C. lusitanicus* Rouy ssp. *santacreui* Devesa & Talavera, *C. meonanthus* Hoffmanns. & Link ssp. *menonanthus*, *C. menonanthus* Hoffmanns. & Link ssp. *valentinus* (Boiss. & Reuter) Devesa & Talavera, *C. myriacanthus* Salzm. ex DC., *C. nigrescens* Vill., *C. nutans* L., *C. pau* Devesa & Talavera, *C. platypus* Lange ssp. *platypus*, *C. pycnocephalus* L., *C. rivastodayanus* Devesa & Talavera, *C. tenuiflorus* Curtis, *C. vivariensis* Jordan, *Cheirolophus intybaceus* (Lam.) Dostál, *C. sempervirens* (L.) Pomel, *C. uliginosus* (Brot.) Dostál, *Cirsium acule* (L.) Scop. ssp. *gregarium* (Boiss.) Talavera, *C. arvense* (L.) Scop., *C. echinatum* (Desf.) DC., *C. eriophorum* (L.) Scop., *C. ferox* (L.) DC., *C. filipendulum* Lange, *C. gaditanum* Talavera & Valdés, *C. glabrum* DC., *C. heterophyllum* (L.) Hill., *C. monspessulanum* (L.) Hill. ssp. *ferox* (Cosson) Talavera, *C. odontolepis* Boiss. & DC., *C. oleraceum* (L.) Scop., *C. palustre* (L.) Scop., *C. pannonicum* (L. fil.) Link, *C. pyrenaicum* (Jacq.) All., *C. richterianum* Gillot ssp. *giraudisii* Sennen, *C. rivulare* (Jacq.) All.,

C. rosulatum Talavera & Valdés, *C. scabrum* (Poiret) Bonnet & Barratte, *C. tuberosum* (L.) All., *C. valentinum* Porta & Rigo, *C. vulgare* (Savi) Ten., *C. welwitschii* Cosson, *Picnomon acarna* (L.) Cass.

Bibliografía: MOHL (1835), STIX (1960), ERDTMAN (1966), DIMON (1971), GREUTER & DITTRICH (1973), INCEOGLU & KARAMUSTAFA (1977), SKVARLA et al. (1977), DEVESA & TALAVERA (1981), y DIEZ (1987).

6. Tipo *Acrolophus*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño medio, $P=30.4-63.2 \mu\text{m}$, $E=28.6-47 \mu\text{m}$, $LA=6.8-20.8 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre suberectos y semierectos, $P/E=1.03-1.38$. Endoapertura de $2.5-10.2 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $1.5-7.3 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes dobles, frecuentemente proyectada hacia afuera en su parte media; endocíngulo ecuatorial presente. Exina de $4.8-11.5 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $2.8-7.8 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $2.5-9.6 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $1.6-3.9 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $3-7.9 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 2. Infratectum sin columelas, exina caveada; tectum diferenciado en tres estratos, el interno a veces con agujeros internos. Ornamentación equinada-perforada, espinas de $1 \mu\text{m}$, cónico-obtusas, libres a veces con sus bases soldadas, en número de 30-40 en c.o.m. y de 8-12 en c.o.e. por zona interapertural, densidad de 20-40 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio

Comentario: Tipo muy característico, confundible con el tipo *Lopholoma*, pero del que se diferencia por su forma elíptica en c.o.m. y circular en c.o.e., sin columelas colgantes en el tectum; mientras que el tipo *Lopholoma* es romboidal en c.o.m. y triangular-fosaperturado en c.o.e., con columelas colgantes en el tectum.

Taxones incluidos: *Centaurea*, subgen. *Acrolophus* *C. aristata* Hoffmanns. & Link ssp. *langeana* (Willk.) Dostál, *C. avilae* Pau, *C. boissieri* DC. ssp. *boissieri*, *C. bombycina* Boiss. ex DC., *C. carratracensis* Lange, *C. castellanoides* Talavera, *C. citricolor* Font Quer, *C. cordubensis* Font

Quer, *C. dufourii* (Dostál) G. Blanca ssp. *dufourii*, *C. exarata* Boiss. ex Cosson, *C. gadorensis* G. Blanca, *C. jaenensis* Degen & Debeaux, *C. leucophaea* Jordan ssp. *leucophaea*, *C. limbata* Hoffmanns. & Link, *C. micrantha* Hoffmanns. & Link ssp. *micrantha*, *C. monticola* Boiss. ex DC., *C. paniculata* L. ssp. *castellana* (Boiss. & Reuter) Dostál, *C. paniculata* L. ssp. *cossoniana* (J. Arènes) Dostál, *C. paniculata* L. ssp. *paniculata*, *C. puii* Loscos ex Willk., *C. pauneroi* Talavera & J. Muñoz, *C. pinae* Pau, *C. pinnata* Pau, *C. pulvinata* (G. Blanca) G. Blanca, *C. rothmalerana* (J. Arènes) Dostál, *C. rouyi* Coincy, *C. sagredoi* G. Blanca ssp. *sagredoi*, *C. schousboei* Lange ssp. *schousboei*, *C. spinabadia* Bubani ex Timb.-Lagr. ssp. *spinabadia* y *C. urgellensis* Sennen; subgen. *Calcitraba* *C. calcitraba* L.; subgen. *Jacea* *C. antennata* Dufour, *C. debeauxii* Gren. & Godron ssp. *nemoralis* (Jordan) Dostál, *C. dracunculifolia* Dufour, *C. hyssopyfolia* Vahl, *C. jacea* L., *C. janeri* Graells, *C. liniifolia* L., *C. microptilon* Gren. & Godron ssp. *microptilon*, *C. nigra* L. ssp. *nigra*, *C. pectinata* L. ssp. *pectinata*, *C. vinyalsii* Sennen ssp. *vinyalsii*; subgen. *Melanoloma*, *C. pullata* L. ssp. *pullata*; subgen. *Phalolepis*, *C. alba* L. ssp. *alba*; subgen. *Seridia*, *C. aspera* L. ssp. *aspera*, *C. micrantha* Hoffmanns. & Link, *C. seridis* L. ssp. *maritima* (Dufour) Dostál, *C. seridis* L. ssp. *seridis*, *C. sonchifolia* L., y *C. sphaerocephala* L. ssp. *sphaerocephala* y subgen. *Solstitiaria*, *C. diluta* Aiton, *C. eriophora* L., *C. melitensis* L., *C. nicaeensis* All., *C. solstitialis* L. ssp. *solstitialis* y *C. sulphurea* Willd.

Bibliografía: WAGENITZ (1955), ASSEMIEN (1966), INCEOGLU & KARAMUSTAFA (1977), NOR-DENSTAM & EL-GHAZALY (1978), BLANCA (1981), GEORGIADIS (1985) y DIEZ (1987).

7. Tipo *Centaurea*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño entre mediano y grande, $P=43.9-55.2 \mu\text{m}$, $E=50.6-63.8 \mu\text{m}$, $LA=25-33.6 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y triangular-angulaperturados en c.o.e. Semitransversos, $P/E=0.86-0.88$. Endoapertura de $10-15.5 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $10.8-12.3 \mu\text{m}$, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural rugosa. Exina de $5.2-10.3 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $4.2-10 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $3.2-8 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $2-2.4 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $4-5.3 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 2. Infratectum de columelas delgadas, simples, escasas, de distribución uniforme; tectum diferenciado en tres estratos, con canales a nivel de las espinas. Ornamentación equi-

nado-perforada, espinas 5.8-7.8 de μm , cónico-agudas, unidas por finas elevaciones del tectum, en número de 14-17 en c.o.m. y de 5 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3-4 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Parecido al tipo *Carduncellus*, del que se diferencia por una relación P/E menor de 1 y la aparición de canales en el tectum a nivel de las espinas.

Taxones incluidos: *Centaurea*, subgen. *Centaurea*, *C. africana* Lam., *C. alpina* L., *C. fraylensis* Schultz Bip. ex Nyman y *C. linarensis* Láz.-Ibiza

Bibliografía: WAGENITZ (1955) y DIEZ (1987).

8. Tipo *Cyanus*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño entre medio y grande, $P=43.6-61.6 \mu\text{m}$, $E=33.4-49.7 \mu\text{m}$, $LA=11.1-17.4 \mu\text{m}$. Romboidales en c.o.m. y triangular-fosaperturados en c.o.e. Semierectos, $P/E=1.23-1.33$. Endoapertura de $4-5.2 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $1.2-5.3 \mu\text{m}$, de bordes dobles, poco marcados, con la parte media débilmente proyectada hacia afuera; endocíngulo ecuatorial presente, bordes del endocíngulo a veces engrosados y formando una costae, membrana apertural granulosa. Exina de $9.3-12.6 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $4.3-7 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $6.6-8.3 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $2.6-5 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $3.9-5 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas gruesas y ramificadas, de distribución uniforme; tectum diferenciado en tres estratos, el interno reticulado anastomosado. Ornamentación equinado-perforada, espinas de $0.5 \mu\text{m}$, cónico-obtusas, en número de c. 50 en c.o.m. y de 10-12 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 20-22 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Parecido al tipo *Atractylis cancellata*, del que se diferencia fundamentalmente por la forma romboidal en c.o.m.

Taxones incluidos: *Centaurea*, subgen. *Cyanus*, *C. cyanus* L., *C. montana* L. y *C. triumphetti* All.

Bibliografía: WAGENITZ (1955), ERDTMAN et al. (1961), ERDTMAN (1966), INCEOGLU & KARAMUSTAFA (1977) y MOORE & WEBB (1978).

9. Tipo *Lopholoma*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño grande, $P=42.9-72.6 \mu\text{m}$, $E=39.8-63.2 \mu\text{m}$, $LA=13.2-23.1 \mu\text{m}$. Romboidales en c.o.m. y triangular-fosaperturados en c.o.e. Entre semierectos y erectos (pererectos), $P/E=1.15-1.34$. Endoapertura de $4-7.7 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $1.4-8.6 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes dobles, con la parte media proyectada hacia afuera; endocíngulo ecuatorial presente, membrana apertural granulosa. Exina de $8.5-17.4 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $6.2-14 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $5.2-12.6 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $2-4.8 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $4.3-7.2 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 2. Infratectum sin columelas, exina caveada; tectum diferenciado en tres estratos, el interno con columelas colgantes, que conectan con la base cerca de las aperturas. Ornamentación equinado-perforada, espinas de $0.5 \mu\text{m}$, cónico-obtusas, libres, en número de 50-60 en c.o.m. y de 10-12 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 17-33 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Semejante al tipo *Acrolophus* pero se diferencia de este debido a su forma romboidal en c.o.m. y triangular-fosaperturado en c.o.e.

Taxones incluidos: *Centaurea* subgen. *Lopholoma*, *C. amblensis* Graells, *C. cephalariifolia* Willk., *C. clementei* Boiss. ex DC., *C. collina* L. ssp. *serratulifolia* (Sennen & Pau ex Hayek) Hayek, *C. granatensis* Boiss. ex DC., *C. haenseleri* (Boiss.) Boiss., *C. lagascana* Graells, *C. mariaNyman*, *C. ornata* Willk. ssp. *ornata*, *C. podospermifo-*

lia Loscos & Pardo, *C. polymorpha* Lag., *C. prolongoi* Boiss., *C. scabiosa* L. y *C. toletana* Boiss. & Reuter).

Bibliografía: WAGENITZ (1955), ERDTMAN et al (1961), INCEOGLU & KARAMUSTAFA (1977), DIEZ (1987), MOORE & WEBB (1978), FERNANDEZ CASAS & SUSANNA (1985).

10. Tipo *Crupina*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño grande, P=56.9-62.8 μm , E=50.5-52.6 μm , LA=23.2-24.1 μm . Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre suberectos y semi-erectos, P/E=1.13-1.19. Endoapertura de 7.7-8.3 μm , elíptica; ectoapertura de 2.5-5.4 μm , elíptica de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de 7.8-9.4 μm en c.o.e. y de 6.4-9.9 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 6.2-7.7 μm en c.o.e., nexina de 1.6-1.7 μm en c.o.e. y de 3.9-5 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de escasas columelas, simples, delgadas, generalmente bajo las espinas; tectum diferenciado en tres estratos, simples. Ornamentación equinado-papilada-perforada, espinas de 2.9-4.3 μm , cónico-agudas, en número de 14-17 en c.o.m. y de 5-6 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 2-4 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Tipo muy característico y único en el tipo de ornamentación formada por espinas y papilas sobre un fondo de perforaciones.

Taxones incluidos: *Crupina crupinastrum* (Morris) Vis. y *Crupina vulgaris* Cass.

Bibliografía: WAGENITZ (1955), TORMO et al. (1986) y DIEZ (1987)

11. Tipo *Cyanopsis*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño grande, P=49.8-55.3 μm , E=61.6-64.8 μm , LA=25-28.4 μm . Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Subtransversos, P/E=0.81-0.88. Endoapertura de 7.4-10.4 μm ,

elíptica, ectoapertura de 3.3-6.6 μm , elíptica; de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de 13.2-14.5 μm en c.o.e. y de 6.9-9.6 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 9.9-12.2 μm en c.o.e., nexina de 2.4-3 μm en c.o.e. y de 5.4-7.3 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas gruesas y ramificadas de distribución uniforme; tectum diferenciado en tres estratos, simples. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 6.2-8.2 μm , cónico-agudas, libres, en número de 12-16 en c.o.m. y de 3-5 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 2-3 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Se diferencia del tipo *Carlina* por su ectoapertura sin proyección hacia afuera en su parte media y por ser simple el estrato interno del tectum. Del tipo *Xeranthemum* se diferencia por la ausencia de elevaciones del tectum uniendo las espinas.

Taxones incluidos: *Cyanopsis muricata* (L.) Dostál, *Serratula tinctoria* L. y *Volutaria lippii* (L.) Maire

Bibliografía: MOHL (1835) y WAGENITZ (1955).

12. Tipo *Cynara*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño grande, P=51.2-68.9 μm , E=54.3-66 μm , LA=25.2-36.5 μm . Circular-elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre subtransversos y suberectos, P/E=0.89-1.07. Endoapertura de 3.7-7.1 μm , elíptica; ectoapertura de 1.9-10.7 μm , elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de 5.7-11.7 μm en c.o.e. y de 6-10.7 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 3.5-9.7 μm en c.o.e., nexina de 2.2-2.7 μm en c.o.e. y de 4.5-5.2 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 2. Infratectum sin columelas; exina caveada, tectum diferenciado

en tres estratos, el interno puede ser de gran grosor, reticulado-anastomosado. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 4-7.5 μm , cónico-agudas, libres, en número de 13-17 en c.o.m. y de 4-6 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Semejante al tipo *Carduus* del que se diferencia por el valor de la relación del grosor endexina/base igual a 2, junto con la ausencia de elevaciones del tectum uniendo las espinas y la casi ausencia total de columelas infratectales.

Taxones incluidos: *Cynara alba* Boiss. ex DC., *C. algarbiensis* Cosson ex Mariz, *C. cardunculus* L., *C. humilis* L., *C. tournefortii* Boiss. & Reuter, *Staelina baetica* DC. y *S. dubia* L.

Bibliografía: DIMON (1971), GREUTER & DITTRICH (1973) y DIEZ (1987).

13. Tipo *Echinops*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño grande, $P=61.1-97.1 \mu\text{m}$, $E=59.4-75 \mu\text{m}$, $LA=15.5-31 \mu\text{m}$. Elíptico-romboidales en c.o.m. y triangular-fosaperturados en c.o.e. Entes suberectos y semierectos, $P/E=1.05-1.32$. Endoapertura de 8.3-13.4 μm , elíptica; ectoapertura de 5.1-14 μm , elíptica, de bordes simples, con una constricción a nivel medio; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural lisa. Exina de 10-29.4 μm en c.o.e. y de 8.3-9.4 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 8.3-26.6 μm en c.o.e., nexina de 1.6-2.9 μm en c.o.e. y de 2.4-3.5 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas gruesas y grandes, ramificadas a nivel ecuatorial y apenas ramificadas a nivel polar; tectum diferenciado en 2(3) estratos, el interno muy grueso, reticulado-anastomosado y el medio poco definido. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 1-2 μm , cónico-obtusas, libres, en número de 28-29 en c.o.m. y de 6-8 en

c.o.e por zona interapertural, densidad de 3-5 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Tipo muy característico y fácilmente diferenciable del resto, fundamentalmente debido a su gran tamaño, gruesa exina y forma triangular-fosaperturado en c.o.e.

Taxones incluidos: *Echinops ritro* L. ssp. *ritro*, *E. sphaerocephalus* L. ssp. *sphaerocephalus*, y *E. strigosus* L.

Bibliografía: MOHL, (1835), STIX (1960, 1964, 1970), ERDTMAN (1966), DIMON (1971) y DIEZ (1987).

14. Tipo *Galactites*

Granos isopolares, trizonocolporados y radio-simétricos. Tamaño medio, $P=42.8-46.3 \mu\text{m}$, $E=48.9-53.7 \mu\text{m}$, $LA=20.1-23 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Semitransversos, $P/E=0.86-0.88$. Endoapertura de 5.4-7.4 μm , elíptica; ectoapertura de 7.1-8.2 μm , elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de 5.2-5.4 μm en c.o.e. y de 4.3-4.7 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 3-3.6 μm en c.o.e., nexina de 1.8-2.2 μm en c.o.e. y de 3.2-4.6 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum sin columelas, exina cavada, excepcionalmente se observan rudimentos de columelas bajo las espinas; tectum diferenciado en 3 estratos, transformado en un canal bajo las espinas, el estrato interno con agujeros internos. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 3.5-3.6 μm , cónico-agudas, en número de 13-15 en c.o.m. y de 4-5 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3 espinas por 10 μm^2 en el mesocolpio.

Comentario: Semejante a los tipos *Carduus* y *Notobasis*, del primero se diferencia por la aparición de canales espinales y del segundo por los agujeros internos del tectum.

Taxones incluidos: *Galactites duriaei* Spach ex Durieu y *G. tomentosa* Moench.

Bibliografía: DIMON (1971) y DIEZ (1987).

15. Tipo *Mantisalca*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño grande, $P=51.6-53.1 \mu\text{m}$, $E=56.9-58.1 \mu\text{m}$, $LA=30.1-32.5 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Subtransversos, $P/E=0.9-0.91$. Endoapertura de $6-10.8 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $5-8.3 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de $9.2-9.5 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $9.2-9.4 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $7-7.1 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $2.2-2.4 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $5.3-6.2 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de escasas columelas ramificadas, fundamentalmente bajo las espinas; tectum diferenciado en 3 estratos simples. Ornamentación equinado-perforada, espinas de $6.1-6.2 \mu\text{m}$, cónico-agudas, en número de 14-16 en c.o.m. y de 4-5 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Se diferencia del tipo *Xeranthemum* por la menor abundancia de columelas infratectales, ubicadas preferentemente bajo las espinas.

Taxones incluidos: *Mantisalca salmantica* (L.) Briq. & Cavallier

Bibliografía: No se han encontrado citas.

16. Tipo *Notobasis*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño entre medio y grande, $P=39.3-54.8 \mu\text{m}$, $E=46.2-61.1 \mu\text{m}$, $LA=20.2-31 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Subtransversos, $P/E=0.85-0.91$. Endoapertura de $3.6-7.6 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $2.6-6.7 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de $3.8-7.2 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $3.6-7.6 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $2.3-5 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $1.4-2.7 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $2.8-6 \mu\text{m}$ en c.o.m. a

nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de escasas columelas, delgadas, simples, frecuentemente bajo las espinas; tectum diferenciado en 3 estratos, simples, transformado en un canal bajo las espinas. Ornamentación equinado-perforada, espinas de $3.9-6.7 \mu\text{m}$, cónico-agudas, en número de 14-18 en c.o.m. y de 5-6 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3-4 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Semejante al tipo *Galactites*, pero sin agujeros internos en el tectum. Del tipo *Carduus* se diferencia por la presencia de canales en las espinas.

Taxones incluidos: *Notobasis syriaca* (L.) Cass., *Silybum eburneum* Cosson & Durieu, *S. marianum* (L.) Gaertner y *Tyrimnus leucographus* (L.) Cass.

Bibliografía: DIMON (1971) y DIEZ (1987).

17. Tipo *Onopordum*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño grande, $P=52.1-94.2 \mu\text{m}$, $E=56.8-98.5 \mu\text{m}$, $LA=22.2-32.1 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre semitransversos y subtransversos, $P/E=0.77-0.97$. Endoapertura de $7.2-23.6 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $10.8-21.3 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de $7.2-11.8 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $6.8-8.7 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $5.5-9.6 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $2-3.2 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $2-6.2 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas, gruesas, ramificadas, de distribución uniforme; tectum diferenciado en 2 estratos, simples, estrato medio ausente. Ornamentación equinado-perforada, espinas de $2.4-4.3 \mu\text{m}$, cónico-agudas, en número de 16-19 en c.o.m. y de 4-5 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3-4 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Se diferencia del resto de *Cardueae* por la presencia de solo dos estratos en el tectum.

Taxones incluidos: *Onopordum acanthium* L. ssp. *acanthium*, *O. acaulon* L. ssp. *acaulon*, *O. corymbosum* Willk. ssp. *corymbosum*, *O. dissectum* Murbeck, *O. illyricum* L. ssp. *illyricum*, *O. macracanthum* Schousboe y *O. nervosum* Boiss.

Bibliografía: DIMON (1971) y DIEZ (1987).

18. Tipo *Ptilostemum*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño grande, $P=68.8-79.1 \mu\text{m}$, $E=49.1-58.8 \mu\text{m}$, $LA=23.2-34 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. Entre erectos y semierectos, $P/E=1.21-1.41$. Endoapertura de $3.8-5.4 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $4.2-6.7 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de $5.4-6.4 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $4.5-5.3 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $3-4.7 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $1.7-2.4 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $3.7-5.2 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 2. Infratectum sin columelas, exina caveada; tectum diferenciado en 3 estratos, simples, con agujeros internos grandes. Ornamentación equinado-perforada, espinas de $3.2-3.6 \mu\text{m}$, cónico-agudas, en número de 15-16 en c.o.m. y de 5-6 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3-4 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Se caracteriza por la conjunción de la exina caveada, la alta relación P/E y espinas bien desarrolladas.

Taxones incluidos: *Ptilostemon hispanicus* (Lam.) W. Greuter

Bibliografía: GREUTER (1973) y DIEZ (1987).

19. Tipo *Serratula*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño entre medio y grande, $P=43.8-68.7 \mu\text{m}$, $E=48.6-61.1 \mu\text{m}$, $LA=23.8-33.1 \mu\text{m}$. Elípticos en c.o.m. y circulares en c.o.e. En-

tre subtransversos y semierectos, $P/E=0.9-1.24$. Endoapertura de $5.4-15 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $5.4-16.6 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausente, membrana apertural granulosa. Exina de $5.2-9.4 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $5.2-14.5 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel polar, sexina de $4.2-6.8 \mu\text{m}$ en c.o.e., nexina de $1-2.8 \mu\text{m}$ en c.o.e. y de $2.4-6.2 \mu\text{m}$ en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 2. Infratectum de gruesas columelas ramificadas, acompañadas de columelas finas y simples, que pueden desaparecer en los polos formando una cávea polar; tectum diferenciado en 3 estratos simples, pueden aparecer columelas colgantes. Ornamentación equinado-perforada, espinas de $1.3-3.8 \mu\text{m}$, cónico-obtusas o agudas, en número de 16-23 en c.o.m. y de 5-6 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3-4 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Parecido al tipo *Arctium*, del que se diferencia por su relación del grosor endexina/base igual a 2 y la aparición de columelas colgantes en el tectum.

Taxones incluidos: *Serratula baetica* Boiss. ex DC. ssp. *alcalae* (Cosson) Rouy, *S. baetica* Boiss. ex DC. ssp. *baetica*, *S. baetica* Boiss. ex DC. ssp. *lusitanica* Cantó, *S. flavescens* (L.) Poiret ssp. *flavescens*, *S. flavescens* (L.) Poiret ssp. *leucantha* (Cav.) Cantó & Costa, *S. flavescens* (L.) Poiret ssp. *mucronata* (Desf.) Cantó, *S. legionensis* Lacaita, *S. monardii* Dufour, *S. nudicaulis* (L.) DC. y *S. pinnatifida* (Cav.) Poiret

Bibliografía: MOHL (1835), STIX (1960), MOORE & WEBB (1978), WAGENITZ (1955), CANTO (1987) y DIEZ (1987).

20. Tipo *Xeranthemum*

Granos isopolares, trizonocolporados y radiosimétricos. Tamaño medio, $P=43.3-47.2 \mu\text{m}$, $E=44.8-49 \mu\text{m}$, $LA=19.8-20.2 \mu\text{m}$. Elíptico-circulares en c.o.m. y circulares en c.o.e. Subtransversos, $P/E=0.96-0.97$. Endoapertura de $10.3-11.5 \mu\text{m}$, elíptica; ectoapertura de $13-13.5 \mu\text{m}$, elíptica, de bordes simples; endocíngulo ecuatorial ausen-

te, membrana apertural granulosa. Exina de 7.8-8.6 μm en c.o.e. y de 6.2-7.5 μm en c.o.m. a nivel polar, sexina de 5.6-5.7 μm en c.o.e., nexina de 2-2.9 μm en c.o.e. y de 5.4-5.5 μm en c.o.m. a nivel apertural. Relación del grosor endexina/base igual a 1. Infratectum de numerosas columelas, gruesas, ramificadas, de distribución uniforme; tectum diferenciado en 2 estratos simples, falta el estrato medio. Ornamentación equinado-perforada, espinas de 5.7-5.8 μm , cónico-agudas, unidas por elevaciones del tectum finas, en número de 13-14 en c.o.m. y de 4-5 en c.o.e por zona interapertural, densidad de 3 espinas por $10 \mu\text{m}^2$ en el mesocolpio.

Comentario: Se diferencia de los tipos *Cyanopsis* y *Onopordum* por la presencia de elevaciones del tectum uniendo las espinas y del tipo *Mantisalca* por la abundancia de columelas infratectales, además de por la ausencia del estrato medio del tectum.

Taxones incluidos: *Xeranthemum cylindraceum* Sibth. & Sm. y *X. inapertum* (L.) Miller

Bibliografía: No se conocen citas bibliográficas.

DISCUSION

La obra de WAGENITZ (1955) supuso una valiosa aportación al conocimiento de la palinología de *Centaurea*, incluyendo más de la mitad de los taxones descritos de este género y de algunos géneros relacionados. Reconoció 8 tipos morfológicos, y a pesar de basarse sólo en observaciones a MO son muy precisos.

Seis de estos tipos corresponden a taxones del género *Centaurea* (tipos *Centaurium*, *Jacea*, *Cyanus*, *Montana*, *Scabiosa* y *Dealbata*) y dos a taxones de los géneros *Crupina* (tipo *Crupina*) y *Serratula* (tipo *Serratula*).

Según nuestros resultados, los taxones estudiados del género *Centaurea* se pueden agrupar en cuatro tipos polínicos (tipos *Centaurea*, *Acrolophus*, *Cyanus* y *Lopholoma*), que en líneas generales equivalen con los tipos *Centaurium*, *Jacea*, *Cyanus* y *Scabiosa* de WAGENITZ (1955). El tipo *Montana* (WAGENITZ, 1955) lo hemos incluido dentro del tipo *Cyanus*, ya que la única diferencia observable es el engrosamiento del borde del endocíngulo ecuatorial.

El tipo *Dealbata* (WAGENITZ, 1955) incluye taxones de los subgéneros *Psephellus* y *Heterolophus*, que no están representados en el área de nuestro estudio, por lo que no han sido comentados.

En líneas generales faltan las descripciones correspondientes al alto nivel resolutivo de MEB y MET, como por ejemplo es la aparición de agujeros internos en el tectum, aunque las descripciones de la estructura del tectum son muy detalladas.

La obra de STIX (1960) se caracteriza por abarcar un amplio número de géneros de Compositae, pero muy escasamente representados. Esta autora describió 8 tipos polínicos (*Carduus*, *Carlina*, *Centaurea*, *Cirsium*, *Echinops*, *Jurinea*, *Saussurea* y *Serratula*). Se destaca en primer lugar la escasa representación en *Centaurea*, del que sólo se describe un tipo (tipo *Centaurea*) a partir de *Centaurea cyanus*. Los tipos *Carlina*, *Echinops* y *Jurinea* coinciden en parte con nuestros tipos *Atractylis*, *Echinops* y *Arctium* respectivamente.

Los taxones que estudia de *Carduus* y *Cirsium*, son separados en dos tipos homónimos. Su argumentación se basa en la ausencia de columelas infratectales en *Carduus* y la presencia de estas, en disposición inclinada, en *Cirsium*. Sin embargo, basándonos en nuestros datos, creemos que

se se deben incluir en un sólo tipo, ya que aunque delgadas sí existen columelas infratectales en *Carduus*, al menos debajo de algunas espinas.

DIEZ (1987) describe 17 tipos polínicos para la familia Compositae, de los que 6 incluyen 61 taxones de la tribu Cardueae, (tipos *Carthamus lanatus*, *Centaurea calcitrapa*, *Crupina vulgaris*, *Echinops strigosus*, *Picnomon acarna* y *Senecio vulgaris*). En el tipo *Carthamus lanatus* sólo incluye dos taxones del género *Carthamus*, mientras que a *Carduncellus caeruleus* lo incluye en el tipo *Senecio vulgaris*. Según nuestras observaciones todos los taxones de *Carduncellus* y *Carthamus* deberían estar incluidos en el mismo tipo polínico (tipo *Carduncellus*), que entre otros caracteres se diferencia por su cávea polar. El citado tipo *Senecio vulgaris* (DIEZ, 1987:350) incluye taxones con granos de polen caveados (*Senecio*), con cávea polar (*Carduncellus*, *Carthamus*, *Klasea*, etc.) y no caveados (*Carduus*, *Cirsium*, etc.), carácter con suficiente significado para separar en varios tipos tipos polínicos a los taxones incluidos en este polimorfo tipo *Senecio vulgaris*.

El tipo *Centaurea calcitrapa* (DIEZ, 1987) incluye a *Atractylis cancellata* y todos los taxones de *Centaurea*, excepto *C. africana*. Esta autora ya indicó la heterogeneidad de este tipo, como se desprende de su comentario "a veces hay una separación de la base formando cáveas". Según nuestras observaciones hay claros caracteres que separan *A. cancellata* de todos los taxones de *Centaurea* en conjunto. Así en *A. cancellata* observamos unas espinas menores de 1 µm, infratectum de gruesas columelas ramificadas, tectum diferenciado en tres estratos y sin endocíngulo ecuatorial; mientras que los distintos subgéneros de *Centaurea* poseen unas espinas mayores de 1 µm, o tienen exinas caveadas, o el tectum está diferenciado sólo en dos estratos, con endocíngulo ecuatorial. Así mismo hay también diferencias

entre los miembros de *Centaurea* subgen. *Lopholoma* por ella estudiados (*C. clementei* y *C. ornata*), para separarlos en un tipo aparte, como podrían ser las columelas colgantes del tectum interno, mostradas por dicha autora en una ilustración (DIEZ, 1987:341).

Nuestros datos corroboran la descripción del tipo *Echinops strigosus* (DIEZ 1987:345); sin embargo la endoapertura es de tipo colpo y no de tipo poro.

El tipo *Picnomon acarna* (DIEZ, 1987:348) aparece muy reducido en el número de taxones que lo poseen (*Picnomon acarna* y *Centaurea africana*), aunque pensamos que hay suficientes caracteres ultraestructurales para separar ambas especies en tipos independientes. Por ejemplo, los canales en el tectum de las espinas que muestra *C. africana*, así como el resto de los taxones del subgénero *Centaurea* en el que se incluye.

El tipo *Senecio vulgaris* (DIEZ, 1987:350) incluye 16 géneros tanto de Cardueae como de la tribu Senecioneae. De acuerdo con nuestras observaciones (TORMO & UBERA, 1985), la exina de los granos de polen de *Senecio* es completamente caveada y presenta espinas cónico-agudas, libres. Todos los géneros de la tribu Cardueae incluidos por DIEZ (1987) en este tipo presentan un infratectum con columelas, desde finas y simples, hasta gruesas y ramificadas, excepto *Ptilostemon*. Como se ha expuesto en este trabajo estos granos de polen deberían incluirse en 12 tipos polínicos diferentes. Respecto a *Ptilostemon*, la relación P/E (1.2 - 1.4) es tan alta que fácilmente se diferencia del resto de *Cardueae*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su más sincero agradecimiento al Dr. I.K. Ferguson y a Ms. M. Harley por la ayuda prestada durante la estancia de R. Tormo en la Unidad de Palinología de los Royal Botanic Gardens, Kew. Así mismo desean expresar su gratitud al Dr. T. Moyano responsable del Servicio de Microscopía Electronica de la Universidad de Córdoba.

BIBLIOGRAFIA

- ASSEMIEN, P. (1966) Pollen d'espèces d'Afrique Occidentale. **Ann. Fac. Sc. Dakar** 19:9-25
- BENTHAM, G. (1873a) Notes on the classification, history and geographical distribution of Compositae. **J. Linn. Soc. Bot.** 13:335-577
- BENTHAM, G. (1873b) Cynareae. In G. BENTHAM & J. D. HOOKER, **Genera Plantarum** 2:211-214. London
- BLANCA, G. (1981) Estudios taxonómicos en el género *Centaurea* L., sección *Willkommia* G. Blanca: Palinología. **Bot. Macaronés.** 8-9:103-118
- BLACKMORE, S. (1982a) A functional interpretation of Lactuceae (Compositae) pollen. **Plant Syst. Evol.** 141(2):153-168
- BLACKMORE, S. (1982b) The apertures of Lactuceae (Compositae). **Pollen et Spores** 24:453-462
- BLACKMORE, S. & BARNES, S. H. (1984) Transmission electron microscope preparations from unacetolised herbarium pollen: A comparison of methods. **Pollen et Spores** 26:137-146
- BLACKMORE, S., HELVOORT, H. A. M. van & PUNT N. (1984) On the terminology, origins and functions of caveate pollen in Compositae. **Rev. Palaeobot. Palynol.** 43:293-301
- BOISSIER, E. (1875) Cynareae. **Flora Orientalis** 3:422-423. Genève.
- CANDOLLE, A. P. DE (1838) **Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis**, 6. Treutel & Wurtz, Paris
- CANTO, P. (1984) Revisión del género *Serratula* L. (Asteraceae) en la Península Ibérica. **Lazaroa** 6:7-80
- CANTO, P. (1987) Estudio palinológico en las especies Ibéricas del género *Serratula* L. (Asteraceae). **An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.** 3:49-62
- CASSINI, H. (1817) Cinarocéphales. **Dict. Sci. Nat.** 9:226-227. Paris.
- CASTROVIEJO, S., VALDES BERMEJO, E., LOPEZ GONZALEZ, G. (1980) Novedades florísticas de Doñana. **Anal. Jard. Bot. Madrid** 36:203-244
- DEVESA, J. A. & TALAVERA, S. (1981) Revisión del género *Carduus* (Compositae) en la Península Ibérica e Islas Baleares. Universidad de Sevilla.
- DIEZ, M. J. (1987) Asteraceae (Compositae). In: B. VALDES, M. J. DIEZ & I. FERNANDEZ (eds.), **Atlas polínico de Andalucía Occidental**, pp. 332-357. Inst. Desarrollo Regional 43, Univ. Sevilla y Excm. Diputación de Cádiz, Sevilla.
- DIMON, M. T. (1971) Problèmes généraux soulevés par l'étude pollinique de Composées méditerranéennes. **Nat. Monsp.** 22:129-144
- EL-GHAZALY, G. (1980) Palynology of Hypochoeridinae and Scolyminae (Compositae). **Opera Bot.** 58:1-47
- ERDTMAN, G. (1960) The acetolysis method -a revised description. **Svensk Bot. Tidskr.** 54:561-564
- ERDTMAN, G. (1966) **Pollen morphology and plant taxonomy**. Hafner, New York & London.
- ERDTMAN, G. (1969) **Handbook of palynology**. Munksgaard, Copenhagen
- ERDTMAN, G., BERGLUND, B. & PRAGLOWSKI, J. (1961) An introduction to a Scandinavian pollen flora. **Grana Palynol.** 2(3):1-92
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J. (1964) **Textbook of pollen analysis**. Munksgard, Copenhagen.
- FERNANDEZ CASAS, J. & SUSANNA, A. (1985) **Monografía de la Sección Chamaecyanus Willk. del género Centaurea L.** Treballs de L'Institut Botànic de Barcelona, Barcelona.
- GEORGIADIS, T. (1985) Contribution a l'étude palynologique du genre *Centaurea* L. (Sect. *Acrolophus* Cass.) DC. en Grèce. **Pollen et Spores** 27(1):29-52
- GLAUERT, A. M. (1975) Fixation, Dehydration and Embedding of Biological Specimens. In: A. G. GLAUERT (ed.) **Practical Methods in Electron Microscopy**. North-Holland, Amsterdam.
- GREUTER, W. (1973) Monographie der Gattung *Ptilostemon* (Compositae). **Boissiera** 22:1-215

- GREUTER, W. & DITTRICH, M. (1973) Neuer Beitrag Zur Kenntnis der Gattung *Lamyropsis* (Compositae) die Identität von *Cirsium microcephalum* Morris. **Ann. Mus. Goulandris** 1:85-98
- HIDEUX, M. (1972) Techniques d'étude du pollen au MEB: effets comparés des différents traitements physico-chimiques. **Micron** 3:1-31
- HIDEUX, M. & FERGUSON, I. K. (1978) A proposal for a catalogue of stereostructures. **Proc. IV Int. Palynol. Conf., Lucknow** 1:207-217
- HOWLET, B. J., KNOX, R. B. & HESLOP-HARRISON, J. (1973) Pollen-wall proteins: release of the allergen antigen E from intine and exine sites in pollen grains of ragweed and *Cosmos*. **J. Cell Sci.** 13:603-619
- HOWLETT, H.I.M., VITHANAGE, V. & KNOX R.B. (1981) Pollen antigens, allergens and enzymes. In: H. Smith (ed.) **Commentaries in Plant Science** 2:191-207. Pergamon Press, Oxford
- INCEOGLU, O. & KARAMUSTAFA, F. (1977) Pollen morphology of plants in Ankara region I. Compositae. **Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara** 21:77-110
- KING, R. M. & DAWSON, H. W. (1975) **Cassini on Compositae**. Oriole Editions, New York.
- KNOX, R. B. (1973) Pollen wall proteins: pollen-stigma interactions in ragweed and *Cosmos* (Compositae). **J. Cell Sci.** 12:421-443
- LEONARDIS, W., PICCIONE, V. & ZIZZA, A. (1984) Première contribution à l'étude taxonomique du genre *Centaurea* de la Sicile sur la base des données polliniques, traitées par l'analyse informatique. **Webbia** 38:188
- LESSING, C. F. (1832) **Synopsis Generum Compositarum** 4-91. Duncker & Humbolt, Berolini
- LOPEZ GONZALEZ, G. (1982) Novitates generis *carduncelli*. **Anal. Jard. Bot. Madrid** 38:531-532
- MOHL, H. (1835) Sur la structure et les formes des graines de pollen. **Ann. Sci. Nat.** ser 2, 3:148-180
- MOORE, D. M. (1976) Cardueae. In: T. G. TUTIN et al. (eds.) **Flora Europaea** 4:208-304. Cambridge Univ. Press, London.
- MOORE, P. D. & WEBB, J. A. (1978) **An illustrated guide to pollen analysis**. Hodder & Stoughton Ltd, Kent.
- NORDENSTAM, B. & EL-GHAZALY, G. (1978) Floral micromorphology and pollen ultrastructure in some *Centaureinae* (Compositae) mainly from Egypt. **Bull. Cairo Univ. Herb.** 7-8:143-155
- PARRA, O. (1969) Morfología de los granos de polen de las Compuestas *Cynareas* chilenas. **Bol. Soc. Biol. Concepción** 42:89-96
- PRAGLOWSKI, J. & GRAFSTRÖM, E. (1980) The pollen morphology of the tribe *Calenduleae* with reference to taxonomy. **Bot. Notiser** 133(2):177-188
- REITSMA, T. (1969) Size modification of recent pollen grains under different treatments. **Rev. Palaeobot. Palynol.** 9:175-202.
- REITSMA, T. (1970) Suggestions towards unification of descriptive terminology of Angiosperm pollen grains. **Rev. Paleobot. Palynol.** 10:39-60
- SAINZ, H. & HERNANDEZ-BERMEJO, J. E. (1981) **Síntesis corológica de las dicotiledóneas endémicas de la Península Ibérica e Islas Baleares**. INIA, Minist. Agricultura, Madrid
- SALGADO-LABORIAU, M. L. (1982a) On cavities in spines of Compositae pollen. **Grana Palynol.** 21:97-102
- SALGADO-LABORIAU, M. L. (1982b) Pollen morphology of the Compositae of the Northern Andes. **Pollen et Spores** 24:397-452
- SHARMA, D. (1981) Pollen morphology of some cultivars of *Carthamus tinctorius* (Compositae). **Indian J. Bot.** 4(1):70-79
- SKVARLA, J. J. (1966) Techniques of pollen and spore electron microscopy. Part I. staining, dehydration and embedding. **Oklahoma Geol. Notes** 26(7):179-186
- SKVARLA, J. J. & LARSON, D. A. (1965) An electron microscopic study of pollen morphology in the Compositae with special reference to the *Ambrosieae*. **Grana Palynol.** 6:210-269
- SKVARLA, J. J. & TURNER, B. L. (1966) Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae - a review. **Ann. Mo. Bot. Gard.** 53:220-256
- SKVARLA, J. J., TURNER, B. L., PATEL, V. C. & TOMB, A. S. (1977) Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. In: V. H. HEYWOOD et al. (eds) **The Biology and Chemistry of Compositae** 8:114-248. Academic Press, London & New York
- SMALL, J. (1919) **The Origin and Development of the Compositae**. Willian Wesley & Son, London
- SOLBRIG, O. (1963) Subfamilial nomenclature in the Compositae. **Taxon** 12:229-235
- STIX, E. (1960) Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. **Grana Palynol.** 2(2):41-104

- STIX, E. (1964) Polarisationmikroskopische Untersuchungen am Sporoderm von *Echinops banaticus*. **Grana Palynol.** 5(3):289-297
- STIX, E. (1970) Beitrag zur Morphogenese der Pollenkörner von *Echinops banaticus*. **Grana Palynol.** 10:240-242
- TOMB, A. S. (1975) Pollen morphology in tribe Lactuceae (Compositae). **Grana Palynol.** 15:79-89
- TORMO, R. (1987) **Palinología de la tribu cardueae Cass. (Compositae) en la Península Ibérica.** Tesis Doctoral, Univ. de Córdoba.
- TORMO, R. & UBERTA, J. L. (1985) Contribución al estudio palinológico del género *Senecio* L. **An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.** 2:169-176.
- TORMO, R. & UBERTA, J. L. (1990) The apertural system of pollen grains in Anthemideae and Cardueae (Compositae) with special reference to the mesoaperture. **Rev. Palaeobot. Palynol.** 62(1):1-9
- TORMO, R., UBERTA, J. L., DOMINGUEZ, E. & GUERRERO, F. H. (1984) Estudio palinológico de *Carlina* L. y *Atractylis* L. (Compositae) en Andalucía Occidental. **An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.** 1:31-38
- TORMO, R., UBERTA, J. L., DOMINGUEZ, E. & PORRAS, A. (1986) Application of Palynology to the study of problems of tribal classification in the subfamily Tubiflorae (Compositae). **Pollen et Spores** 3-4:329-346
- TURNER, B. L. (1977) Summary of the biology of the Compositae. In V. H. HEYWOOD et al. (eds.) **The Biology and Chemistry of Compositae** 2:21-40, Academic Press, London
- WAGENITZ, G. (1955) Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s.l. **Flora** 142:213-279
- WODEHOUSE, R. P. (1926) Pollen grains in the classifications of the Anthemideae. **Bull. Torrey Bot. Club** 53:479-485
- WODEHOUSE, R. P. (1928) The phylogenetic value of pollen grain characters. **Ann. Bot.** 42:891-934

MATERIAL ESTUDIADO

1. *Arctium lappa* L. MA-132399; 2. *A. minus* Bernh. MA-131536; 3. *A. pubens* Bab. MA-131599; 4. *A. tomentosum* Miller MA-131640, MA-132231, MA-132232.
5. *Atractylis cancellata* L. COFC-13221, COFC-13222, MA-131466; 6. *A. gummifera* L. MA-238613; 7. *A. humilis* L. MA-224914, MA-131512; 8. *A. tutinii* Franco MA-238614.
9. *Carduncellus caeruleus* (L.) C. Presl MA-228974, MA-228965, MA-136726; 10. *C. cuatrecasarii* G. López MA-228973; 11. *C. dianius* Webb MA-198899, MA-191100; 12. *C. matritensis* Pau MA-136761; 13. *C. mitissimus* (L.) DC. COFC-12223; 14. *C. monspelliensium* All. MA-13224.
15. *Carduus argemone* Pourret & Lam. SEV-39004, SEV-39084; 16. *C. assoi* (Willk.) Devesa & Talavera ssp. *assoi* SEV-39166; 17. *C. assoi* (Willk.) Devesa & Talavera ssp. *hispanicus* (Franco) Devesa SEV-39086; 18. *C. bourgeanus* Boiss. & Reuter ssp. *bourgeanus* COFC-3688, COFC-13226, COFC-13277; 19. *C. carlinifolius* Lam. SEV-39073, SEV-50824; 20. *C. carlinoides* Gouan ssp. *hispanicus* (Kazmi) Franco SEV-78091; 21. *C. carpetanus* Boiss. & Reuter SEV-39745; 22. *C. crispus* L. ssp. *occidentalis* Chassagne & J. Arènes SEV-70127; 23. *C. gayanus* Durieu ex Willk. SEV-39061; 24. *C. lusitanicus* Rouy ssp. *santacreui* Devesa & Talavera SEV-39058; 25. *C. meonanthus* Hoffmanns. & Link ssp. *meonanthus* COFC-13229; 26. *C. meonanthus* Hoffmanns. & Link ssp. *valentinus* (Boiss. & Reuter) Devesa & Talavera COFC-13228; 27. *C. myriacanthus* Salzm. ex DC. SEV-39054; 28. *C. nigrescens* Vill. SEV-54150; 29. *C. nutans* L. SEV-39140; 30. *C. paui* Devesa & Talavera MA-239465; 31. *C. platypus* Lange ssp. *platypus* SEV-39082; 32. *C. pycnocephalus* L. COFC-13230; 33. *C. rivasgodayanus* Devesa & Talavera MA-239474; 34. *C. tenuiflorus* Curtis COFC-13231, COFC-13232, COFC-132233; 35. *C. vivariensis* Jordan COFC-13234, COFC-13235.
36. *Carlina acanthifolia* All. ssp. *acanthifolia* MA-228941; 37. *C. acanthifolia* All. ssp. *cynara* (Pourret ex Duby) Rouy COFC-13236, MA-131341; 38. *C. aculis* L. ssp. *acaulis* MA-156847; 39. *C. corymbosa* L. ssp. *corymbosa* COFC-7485; 40. *C. lanata* L. MA-131329, MA-239860; 41. *C. racemosa* L. COFC-13237; 42. *C. vulgaris* L. ssp. *vulgaris* MA-182366, MA-177160.
43. *Carthamus arborescens* L. MA-136749, MA-239487, MA-239485; 44. *C. lanatus* L. ssp. *lanatus* COFC-13237, MA-239485; 45. *C. lanatus* L. ssp. *baeticus* (Boiss. & Reuter) Nyman COFC-7510, COFC-13238, COFC-13239; 46. *C. tinctorius* L. MA-240144.

47. *Centaurea* (Subgen. *Acrolophus*), *C. aristata* Hoffmanns. & Link ssp. *langeana* (Willk.) Dostál MA-239586, MA-228051, MA-228052; 48. *C. avilae* Pau MGC-8057; 49. *C. boissieri* DC. ssp. *boissieri* MA-221226, MA-221227, MA-221228, MA-216095; 50. *C. bombycina* Boiss. ex DC. MGC-8048, MGC-8046; 51. *C. carratracensis* Lange COFC-13195; 52. *C. castellanoides* Talavera MA-201218, MA-135264, MA-135263; 53. *C. citricolor* Font Quer MGC-8044; 54. *C. cordubensis* Font Quer COFC-13195; 55. *C. dufourii* (Dostál) G. Blanca ssp. *dufourii* MGC-8043; 56. *C. exarata* Boiss. ex Cosson MA-240395, MA-240397, MA-240399, MA-216079; 57. *C. gadorensis* G. Blanca MGC-8067; 58. *C. jaennensis* Degen & Debeaux MGC-8040, COFC-13194; 59. *C. leucophaea* Jordan ssp. *leucophaea* MA-135342, MA-135344; 60. *C. limbata* Hoffmanns. & Link SEV-116988; 61. *C. micrantha* Hoffmanns. & Link ssp. *micrantha* SEV-37054; 62. *C. monticola* Boiss. ex DC. COFC-13192; 63. *C. paniculata* L. ssp. *castellana* (Boiss. & Reuter) Dostál MA-204586, MA-211052, MA-240192; 64. *C. paniculata* L. ssp. *cossoniana* (J. Arènes) Dostál MA-196829; 65. *C. paniculata* L. ssp. *paniculata* MGC-4741; 66. *C. pau* Loscos ex Willk. MA-135519, MA-221255; 67. *C. pauneroi* Talavera & J. Muñoz SEV-95944; 68. *C. pinae* Pau MA-239887; 69. *C. pinnata* Pau MGC-8037; 70. *C. pulvinata* (G. Blanca) G. Blanca MGC-8075; 71. *C. rothmalerana* (J. Arènes) Dostál MA-136626; 72. *C. rouyi* Choisy MGC-8003, MGC-8028, MGC-4749, MGC-4720; 73. *C. sagredoi* G. Blanca ssp. *sagredoi* MGC-8069; 74. *C. schousboei* Lange ssp. *schousboei* MA-238199; 75. *C. spinabadia* Bubani ex Timb.-Lagr. ssp. *spinabadia* MA-238200; 76. *C. urgellensis* Sennen COFC-13190.

77. *Centaurea* (Subgen. *Calcitrapa*), *C. calcitrapa* L. COFC-2817, COFC-5797, COFC-13216, COFC-13217.

78. *Centaurea* (Subgen. *Centarurea*), *C. africana* Lam. COFC-13186; 79. *C. alpina* L. MA-198892; 80. *C. fraylensis* Schultz Bip. ex Nyman MA-240163; 81. *C. linaresii* Láz.-Ibiza MA-196857, MA-179685.

82. *Centaurea* (Subgen. *Cyanus*), *C. cyanus* L. COFC-13214, COFC-13215; 83. *C. montana* L. MA-134949, MA-134950; 84. *C. triumphetti* All. ssp. *triumphetti* COFC-13209, COFC-13210, COFC-13211, COFC-13212, COFC-13213.

85. *Centaurea* (Subgen. *Jacea*), *C. antennata* Dufour A-319815, MA-198891; 86. *C. debeauxii* Gren. & Godron ssp. *nemoralis* (Jordan) Dostál COFC-13207; 87. *C. dracunculifolia* Dufour MA-257706, MA-199449; 88. *C. hyssopyfolia* Vahl. MGC-4515, MGC-4520; 89. *C. jacea* L. MA-134314, MA-134228, MA-134236, MA-248809; 90. *C. janerü Graells* MA-196841, MA-211047, MA-213653; 91. *C. linifolia* L. SEV-91926; 92. *Centaurea microptilon* Gren. & Godron ssp. *microptilon* MA-134559; 93. *C. nigra* L. ssp. *nigra* COFC-13208; 94. *C. pectinata* L. ssp. *pecti-*

nata MA-134604, MA-183481; 95. *C. vinyalsii* Sennen ssp. *vinyalsii* SEV-44611.

96. *Centaurea* (Subgen. *Lopholoma*), *C. amblensis* Graells MA-228047, MA-228046, MA-228045, MA-228053; 97. *C. cephalariifolia* Willk. SEV-52955; 98. *C. clementei* Boiss. ex DC. COFC-13188; 99. *C. collina* L. ssp. *serratulifolia* (Sennen & Pau ex Hayek) Hayek MA-173907, MA-228065, MA-135904; 100. *C. granatensis* Boiss. ex DC. MA-248806, MA-239550, MA-239624; 101. *C. haenseleri* (Boiss.) Boiss. COFC-13191; 102. *C. lagascana* Graells MA-283954, MA-135103, MA-283951, MA-246621; 103. *C. mariana* Nyman MA-239551; 104. *C. ornata* Willd. ssp. *ornata* COFC-6674, COFC-13187, MA-201253; 105. *C. podospermifolia* Loscos & Pardo MA-283962; 106. *C. polymorpha* Lag. MA-136019, MA-246625; 107. *C. prolongi* Boiss. ex DC. MA-135957, COFC-13189; 108. *C. scabiosa* L. MA-248802, COFC-13190; 109. *C. tolelatana* Boiss. & Reuter MA-283975, MA-283972.

110. *Centaurea* (Subgen. *Melanoloma*), *C. pullata* L. ssp. *pullata* COFC-412, COFC-13218, COFC-13219.

111. *Centaurea* (Subgen. *Phalolepis*), *C. alba* L. ssp. *alba* MA-133986, MA-196859, MA-211041.

112. *Centaurea* (Subgen. *Seridia*), *C. aspera* L. ssp. *aspera* COFC-13199, COFC-13200, COFC-13201, COFC-13202; 113. *C. micrantha* Hoffmanns. & Link MA-198231; 114. *C. seridis* L. ssp. *maritima* (Dufour) Dostál MGC-5530; 115. *C. seridis* L. ssp. *seridis* MGC-11028; 116. *C. sonchifolia* L. COFC-13196, COFC-13197; 117. *C. sphaerocephala* L. ssp. *sphaerocephala* COFC-13198.

118. *Centaurea* (Subgen. *Solstitiaria*), *C. diluta* Aiton SEV-91660; 119. *C. eriophora* L. COFC-13206; 120. *C. melitensis* L. COFC-13203, COFC-13204; 121. *C. nicaeensis* All. MGC-4527; 122. *C. solstitialis* L. ssp. *solstitialis* MGC-4786; 123. *C. sulphurea* Willd. COFC-13205.

124. *Cheirolophus intybaceus* (Lam.) Dostál MA-239746; 125. *C. sempervirens* (L.) Pomel MA-240031, MA-239513; 126. *C. uliginosus* (Brot.) Dostál MA-240035.

127. *Cirsium acaule* (L.) Scop. ssp. *gregarium* (Boiss.) Talavera SEV-21647; 128. *C. arvense* (L.) Scop. SEV-52036; 129. *C. echinatum* (Desf.) DC. COFC-13240, COFC-13241; 130. *C. eriophorum* (L.) Scop. SEV-18938, COFC-13242; 131. *C. ferox* (L.) DC. MA-132578; 132. *C. filipendulum* Lange COFC-13243; 133. *C. gaditanum* Talavera & Valdés SEV-20084, SEV-20086; 134. *C. glabrum* DC. MA-199518, MA-132692; 135. *C. heterophyllum* (L.) Hill. MA-173873; 136. *C. monspessulanum* (L.) Hill. ssp. *ferox* (Cosson) Talavera SEV-59061; 137. *C. odontolepis* Boiss. & DC. SEV-19553; 138. *C. oleraceum* (L.) Scop. SEV-71768; 139. *C. palustre* (L.) Scop. SEV-54387, SEV-

20040, SEV-20043; 140. *C. pannonicum* (L. fil.) Link MA-132873; 141. *C. pyrenaicum* (Jacq.) All. SEV-20107, SEV-36017; 142. *C. richterianum* Gillot ssp. *giraudisii* (Sennen & Pau) Talavera & Valdés SEV-19552; 143. *C. rivulare* (Jacq.) All. SEV-37441, SEV-30650, SEV-55175; 144. *C. rosulatum* Talavera & Valdés COFC-13244; 145. *C. scabrum* (Poiret) Bonnet & Barratte SEV-55176; 146. *C. tuberosum* (L.) All. MA-132827; 147. *C. valentinum* Porta & Rigo SEV-20078; 148. *C. vulgare* (Savi) Ten. SEV-20019; 149. *C. webwüschii* Cosson MA-132646.

150. *Cnicus benedictus* L. MA-169789, MA-169790.

151. *Crupina crupinastrum* (Moris) Vis. COFC-13245, MA-133613; 152. *C. vulgaris* Cass. MA-133588.

153. *Cyanopsis muricata* (L.) Dostál MA-240468, MA-246647.

154. *Cynara alba* Boiss. ex DC. MGC-9288; 155. *C. algarbiensis* Cosson ex Mariz MA-240050, MGC-8810; 156. *C. cardunculus* L. COFC-13246; 157. *C. humilis* L. COFC-13247, COFC-13248, COFC-13249; 158. *C. tournefortii* Boiss. & Reuter MA-183187.

159. *Echinops ritro* L. ssp. *ritro* MA-246648, MA-236262, MA-131180, MA-131187; 160. *E. sphaerocephalus* L. ssp. *sphaerocephalus* MA-131149, MA-131147; 161. *E. strigosus* L. MA-235885, MA-211531, MA-197054.

162. *Galactites duriaei* Spach ex Durieu MA-232091, MA-246651; 163. *G. tomentosa* Moench COFC-13250, COFC-5877, MA-180291, MA-197095, MA-133260.

164. *Jurinea fontqueri* Cuatrec. MA-131783; 165. *J. humilis* (Desf.) DC. MA-242360, MA-257744, MA-131739; 166. *J. pinnata* (Lag.) DC. MA-197470, MA-131706, MA-131697, MA-242376.

167. *Leuzea centauroides* (L.) J. Holub MA-133868; 168. *L. conifera* (L.) DC. MA-246661, MA-257755; 169. *L. longifolia* Hoffmanns. & Link MA-242943; 170. *L. rha-ponticoides* Graells MA-242765, MA-242769.

171. *Mantisalca salmantica* (L.) Briq. & Cavillier COFC-13251, COFC-4227.

172. *Notobasis syriaca* (L.) Cass. MA-244185.

173. *Onopordum acanthium* L. ssp. *acanthium* MA-244199; 174. *O. acaulon* L. ssp. *acaulon* MA-201199; 175. *O. corymbosum* Willk. ssp. *corymbosum* COFC-13252, COFC-13253, MGC-9289; 176. *Onopordum dissectum* Murbeek MA-201951; 177. *O. illyricum* L. ssp. *illyricum* MA-183505; 178. *O. macracanthum* Schousboe MA-133498; 177. *O. nervosum* Boiss. COFC-13254, COFC-13255, MA-244207, MA-194999.

180. *Picnomon acarna* (L.) Cass. COFC-13256, COFC-132257.

181. *Ptilostemon hispanicus* (Lam.) W. Greuter MA-214665, MA-222174, MA-229539, MA-244676.

182. *Serratula baetica* Boiss. ex DC. ssp. *alcalae* (Cosson) Rouy MA-133823, MA-133822; 183. *S. baetica* Boiss. ex DC. ssp. *baetica* MA-237614; 184. *S. baetica* Boiss. ex DC. ssp. *lusitanica* Cantó MA-246933; 185. *S. flavescens* (L.) Poiret ssp. *flavescens* MA-246941; 186. *S. flavescens* (L.) Poiret ssp. *leucantha* (Cav.) Cantó & Costa MA-237611, MA-133745, MA-202968; 187. *S. flavescens* (L.) Poiret ssp. *mucronata* (Desf.) Cantó MA-133732; 188. *S. legionensis* Lacaita MA-198102, MA-245494; 189. *S. monardii* Dufour MA-246935; 190. *S. nudicaulis* (L.) DC. COFC-13258; 191. *S. pinnatifida* (Cav.) Poiret COFC-13259; 192. *S. tinctoria* L. MA-236602.

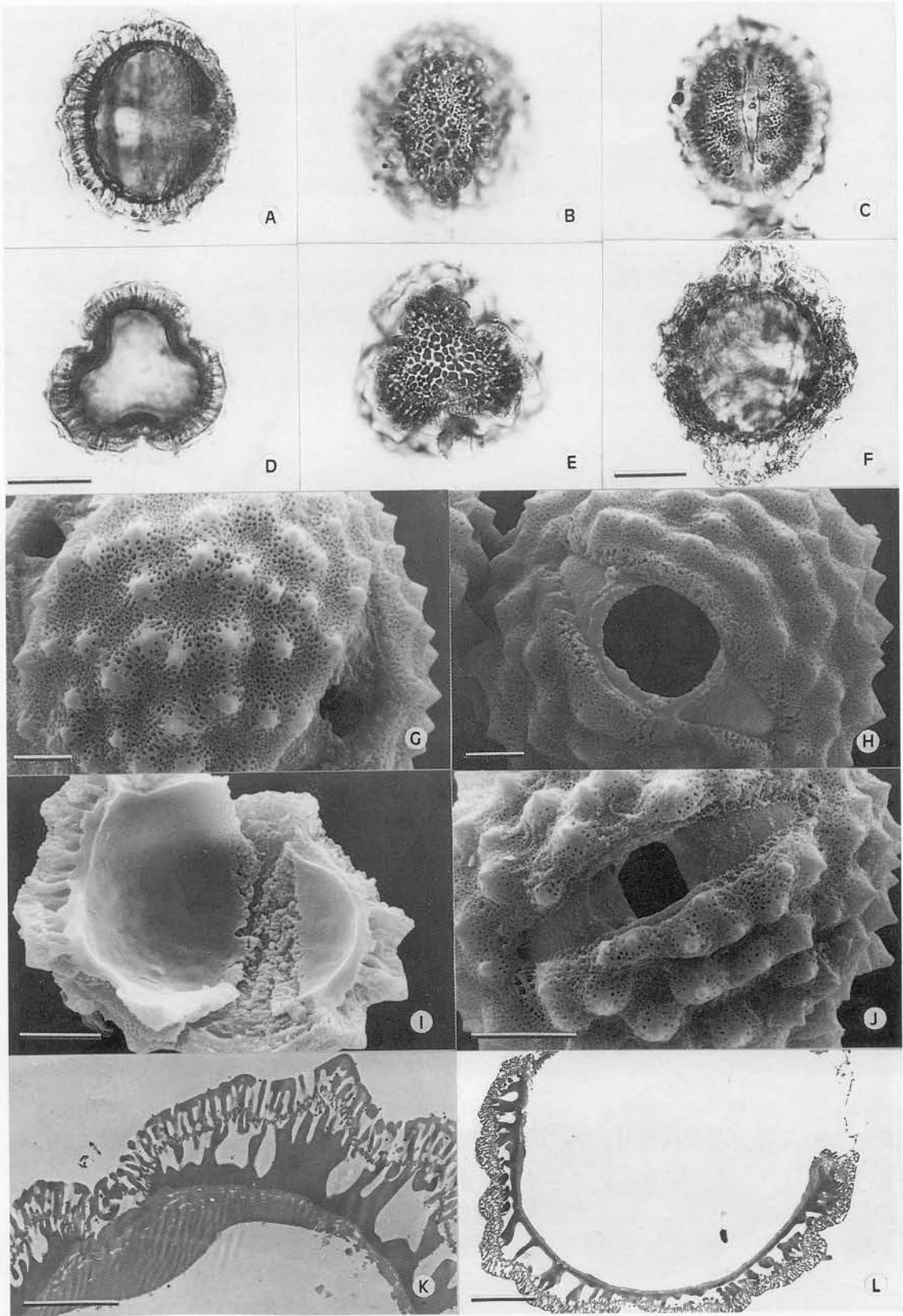
193. *Silybum eburneum* Cosson & Durieu MA-133226, MA-201394; 194. *S. marianum* (L.) Gaertner COFC-1313.

195. *Stachelina baetica* DC. MA-245767, MA-245765; 196. *S. dubia* L. MA-131625.

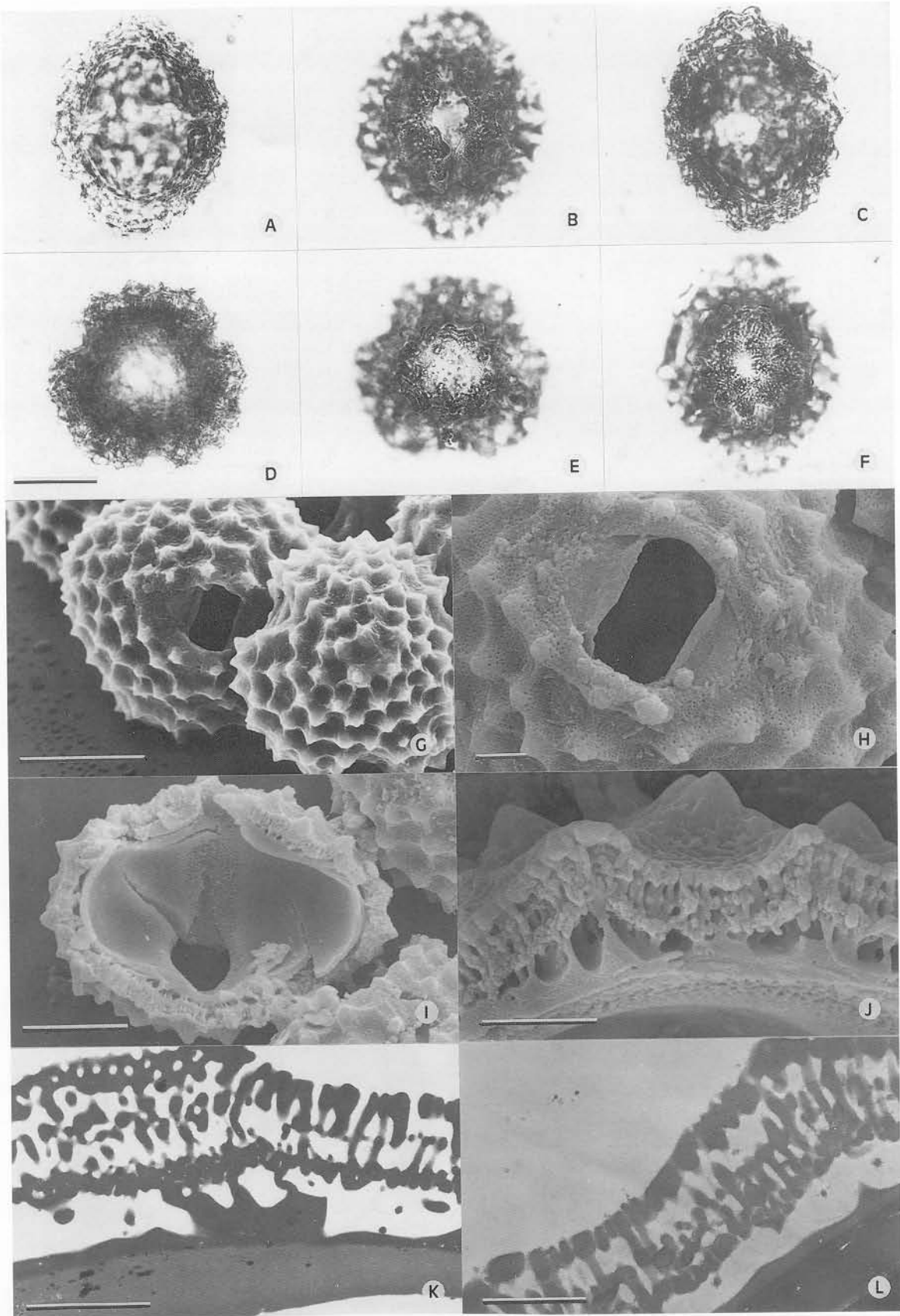
197. *Tyrimnus leucographus* (L.) Cass. COFC-1360, MA-214658, MA-246040.

198. *Volutaria lippii* (L.) Maire MA-246339, MA-246338.

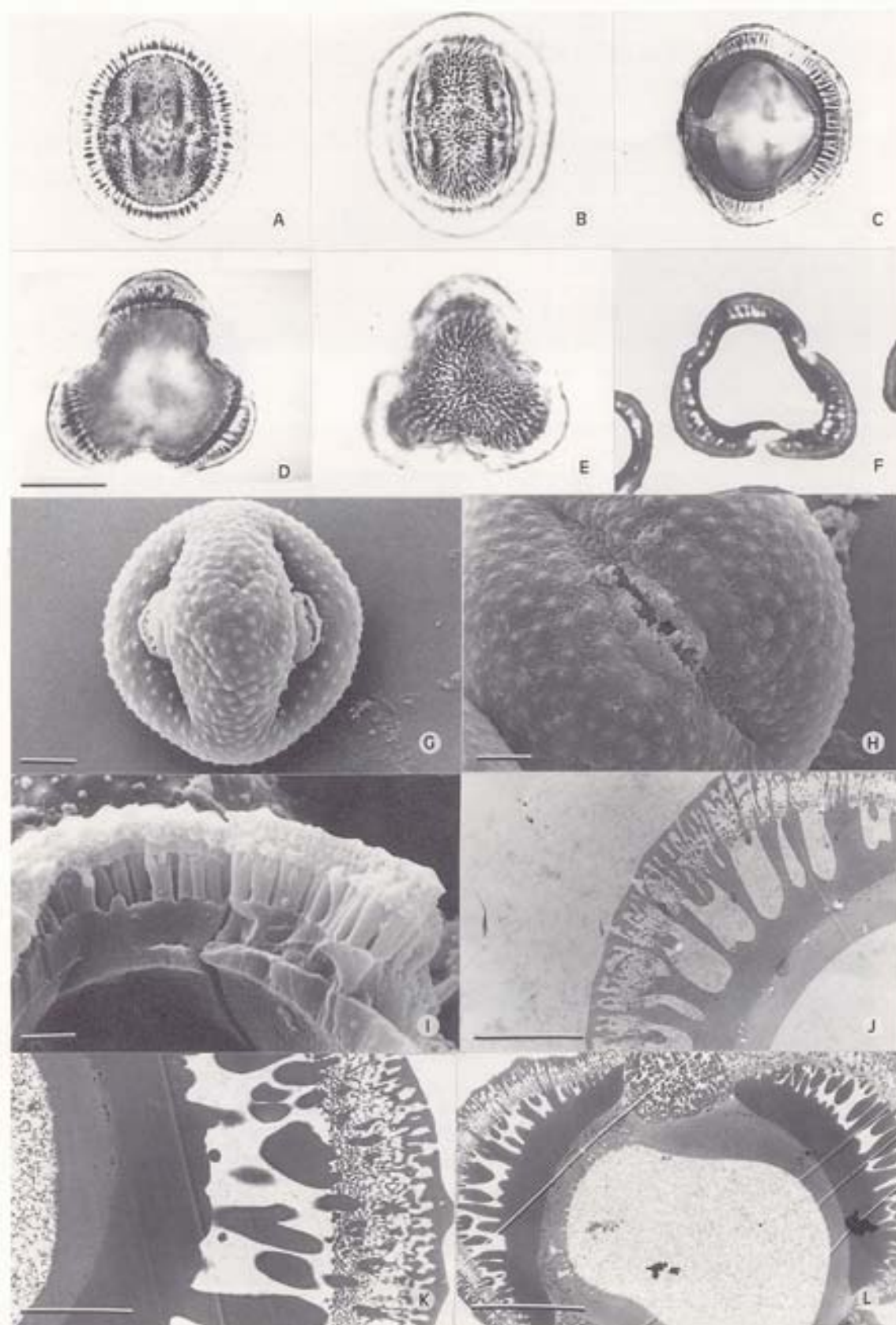
199. *Xeranthemum cylindraceum* Sibth. & Sm. COFC-13261; 200. *X. inapertum* (L.) Miller COFC-13262.



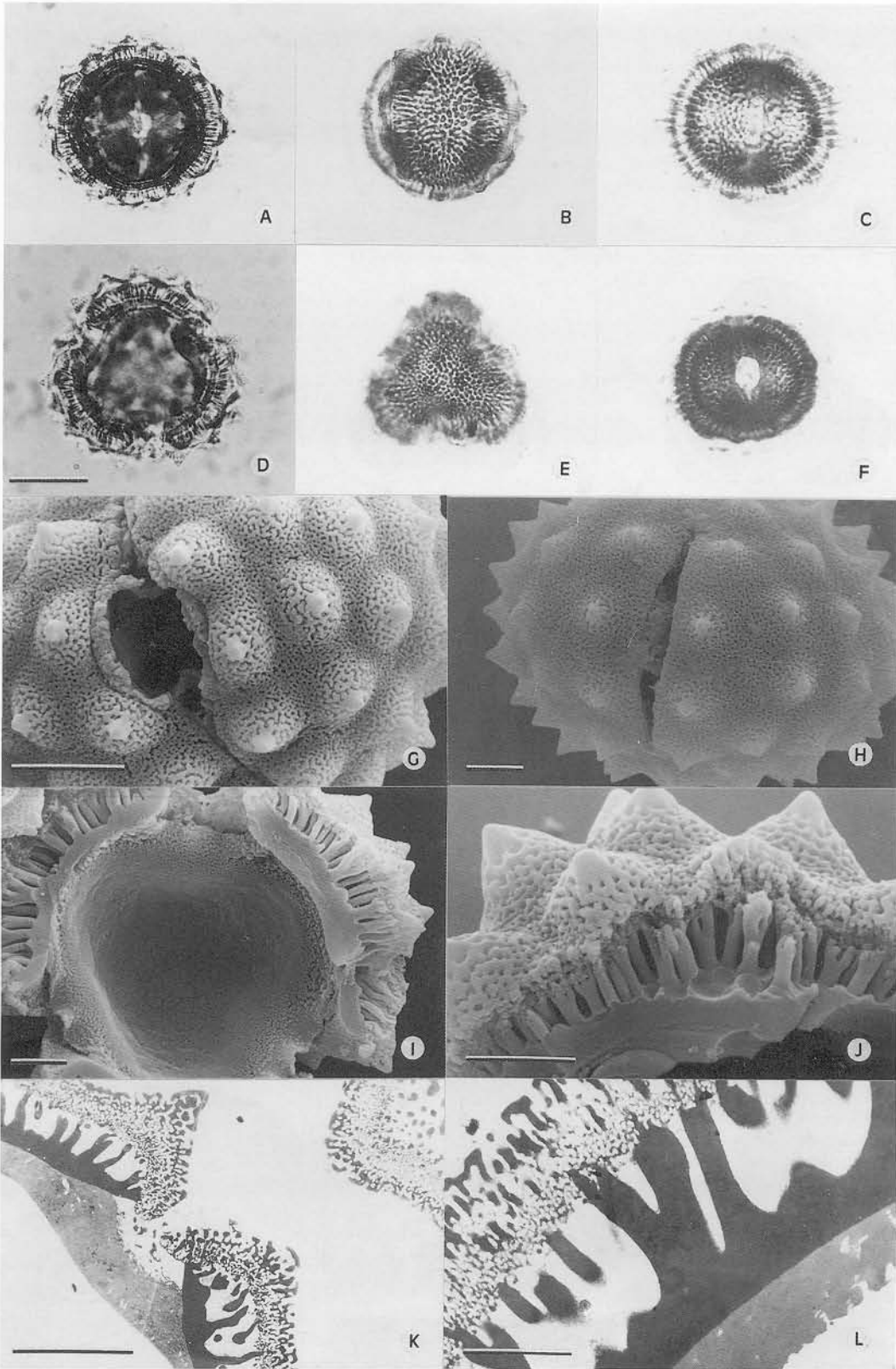
LAMINA 1. Tipo *Arctium*: A-E, *Arctium minus* MA131536. F, *Leucea conifera* MA24666. G, *L.rhaponticoides* MA242765. H, *Jurinea humilis* MA242360. I, *A.tomentosum* MA13223. J, *J.pinnata* MA131706. K, *A.tomentosum* MA132231. L, *J.pinnata* MA131706. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



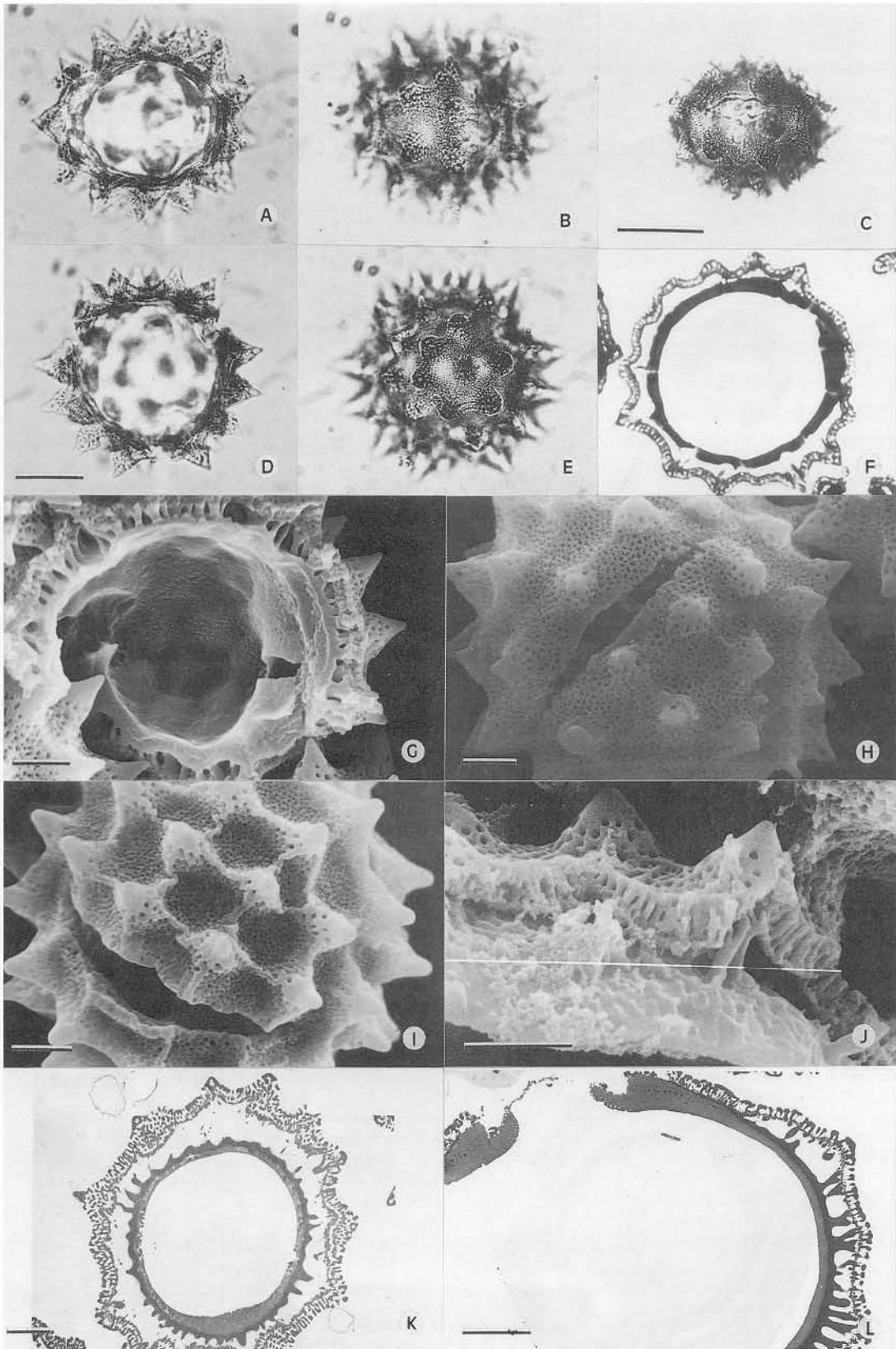
LAMINA 2. Tipo *Atractylis cancellata*: A-L *Atractylis cancellata*; A-I, COFC13222; J-L, MA131466. Escalas: A-G, I=20 μ m; H, J-L=5 μ m.



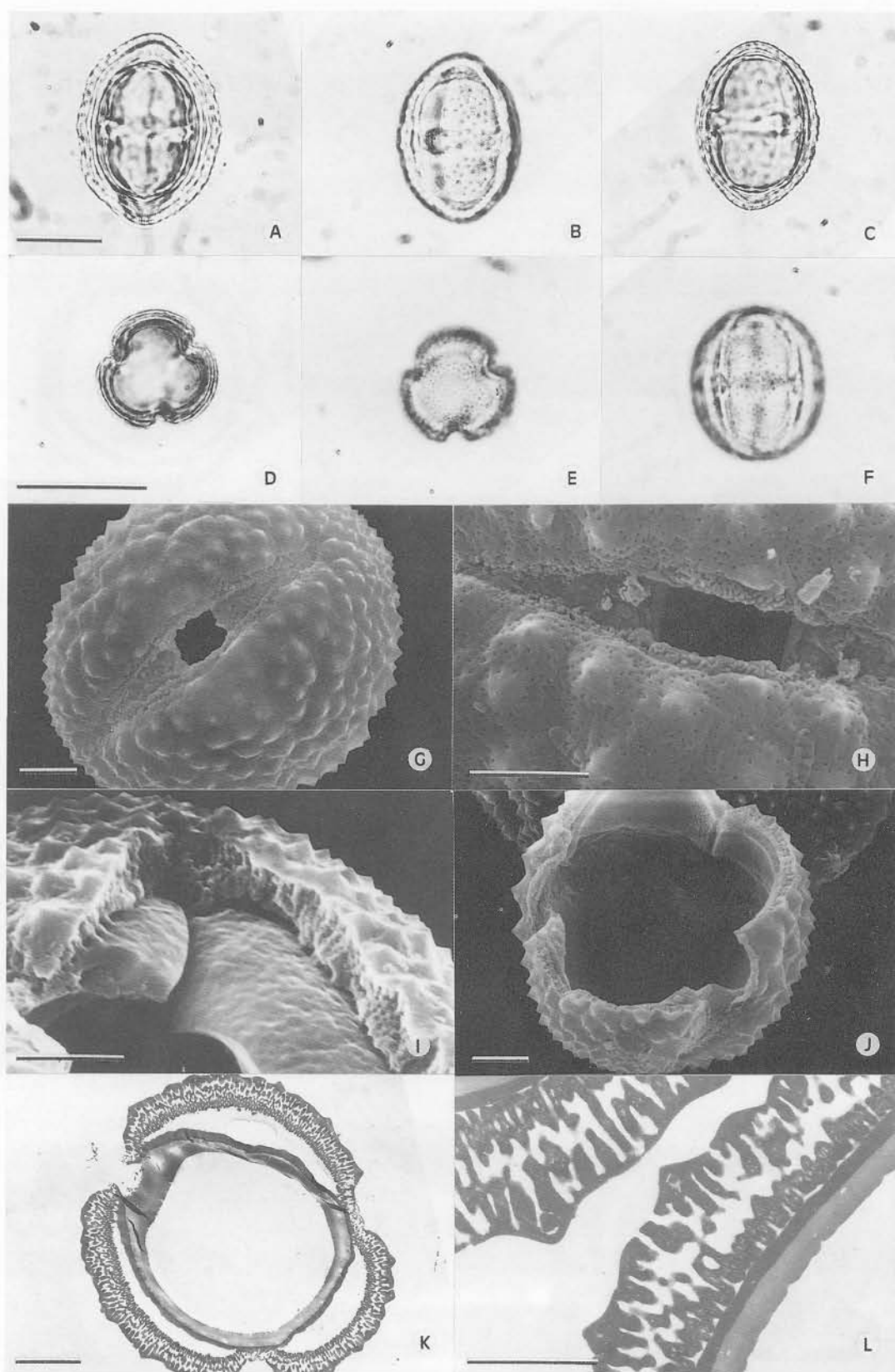
LAMINA 3. Tipo *Carlina*: A-B, *Carlina corymbosa* ssp. *corymbosa* COFC7485. C, *Atractylis humilis* MA224914. D-E, *C. corymbosa* ssp. *corymbosa* COFC7485. F, *A. tutinii* MA28614. G-I, *A. humilis* MA131512. J, *A. tutinii* MA28614. K-L, *A. gummifera* MA238613. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



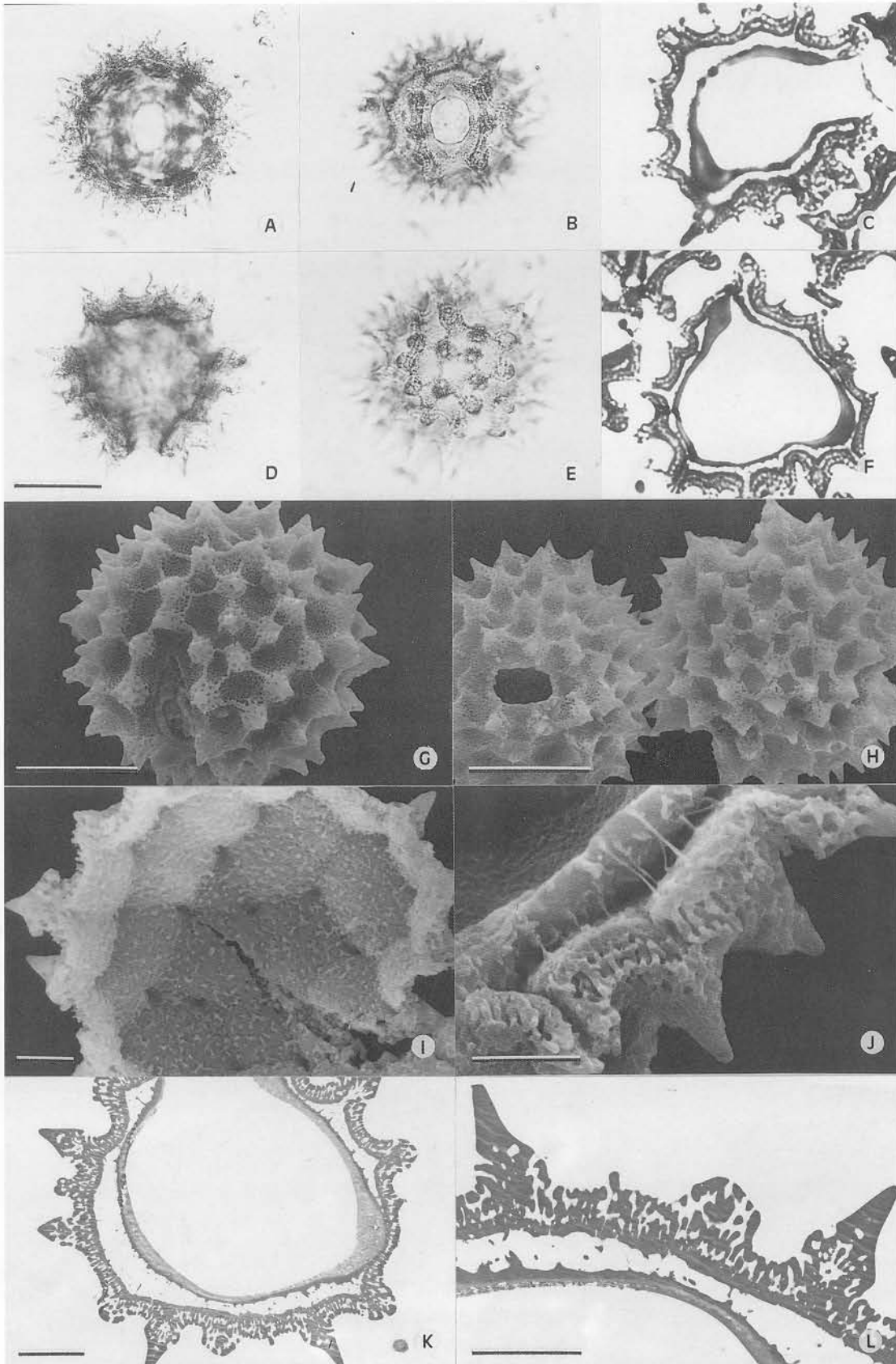
LAMINA 4. Tipo *Carduncellus*: A-B, *Carthamus lanatus* ssp. *lanatus* COFC13237. C, *Carduncellus monspeliensium* COFC13224. D-E, *Carthamus lanatus* ssp. *lanatus* COFC13237. F, *Carduncellus monspeliensium* COFC13224. G *C.cuatrecasasii* MA228973. H, *Carthamus arborescens* MA239487. I-J, *C.lanatus* ssp. *lanatus* COFC13237. K, *Carduncellus caeruleus* MA228974. L, *Carthamus arborescens* MA136749. Escalas: A-G=20 μ m; H-L=5 μ m.



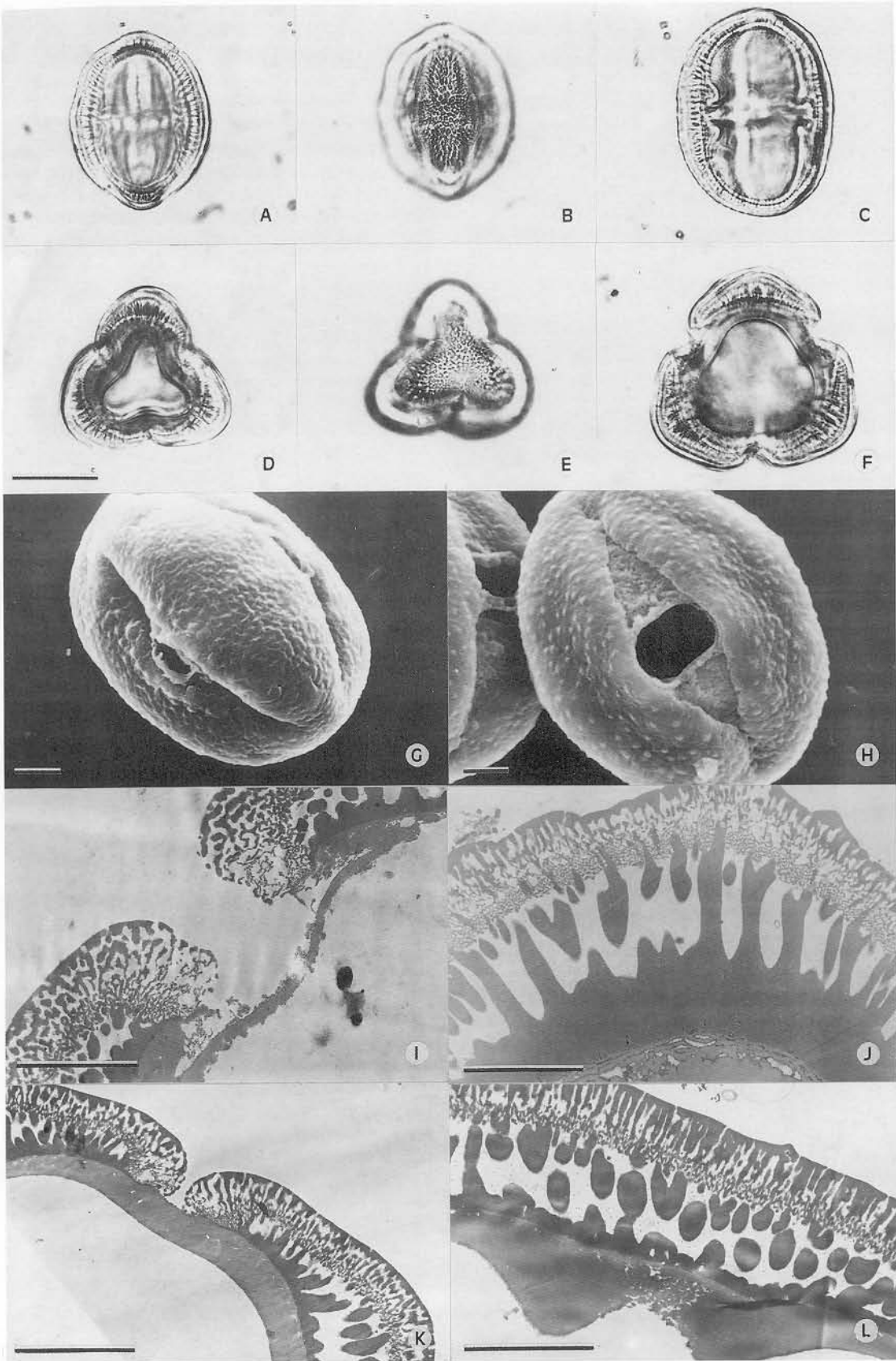
LAMINA 5. Tipo *Carduus*: A-B, *Cirsium pyrenaicum* SEV20107. C, *Carduus bourgeanus* COFC3688. D-E, *Cirsium pyrenaicum* SEV20107. F, *Picnomon acarna* COFC13256. G, COFC13257. H, *Carduus nigrescens* SEV54150. I, *Cirsium oleraceum* SEV71768. J, *Carduus nigrescens* SEV54150. K, *Cheirolophus uliginosus* MA240035. L, *Cirsium chinatum* COFC13240. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



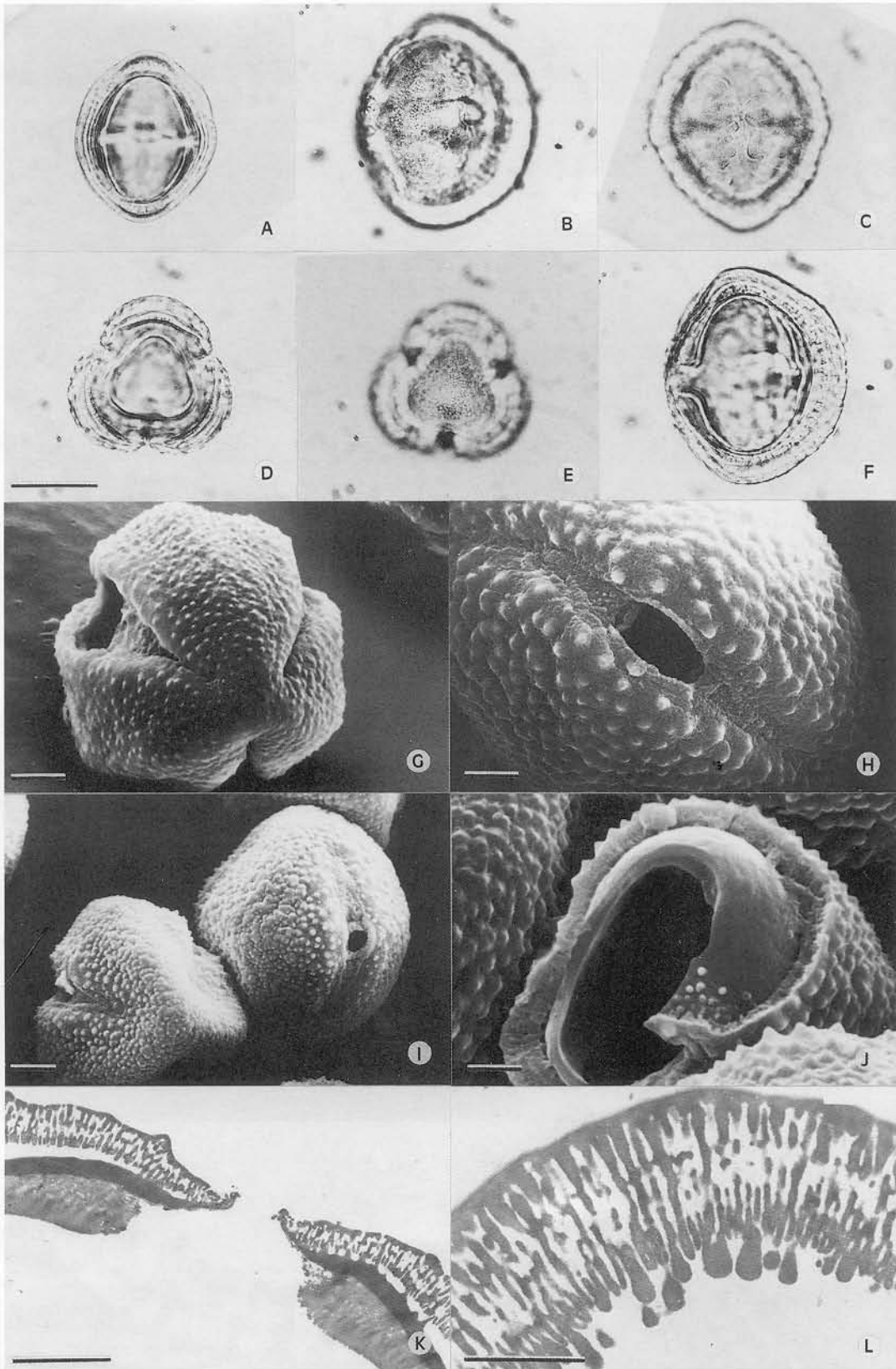
LAMINA 6. Tipo *Acrolophus*: A-C, *Centaurea pullata* ssp. *pullata* COFC412. D-F, *C. cordubensis* COFC13295. G, *C. microptilon* ssp. *microptilon* MA134559. H, *Cnicus benedictus* MA169790. I, *Centaurea pullata* ssp. *pullata* COFC13218. J, *C. microptilon* ssp. *microptilon* MA134559. K, *C. hyssopyfolia* MGC4515. L, *C. sphaerocephala* COFC13198. Escalas: A-f=20 μ m; G-L=5 μ m.



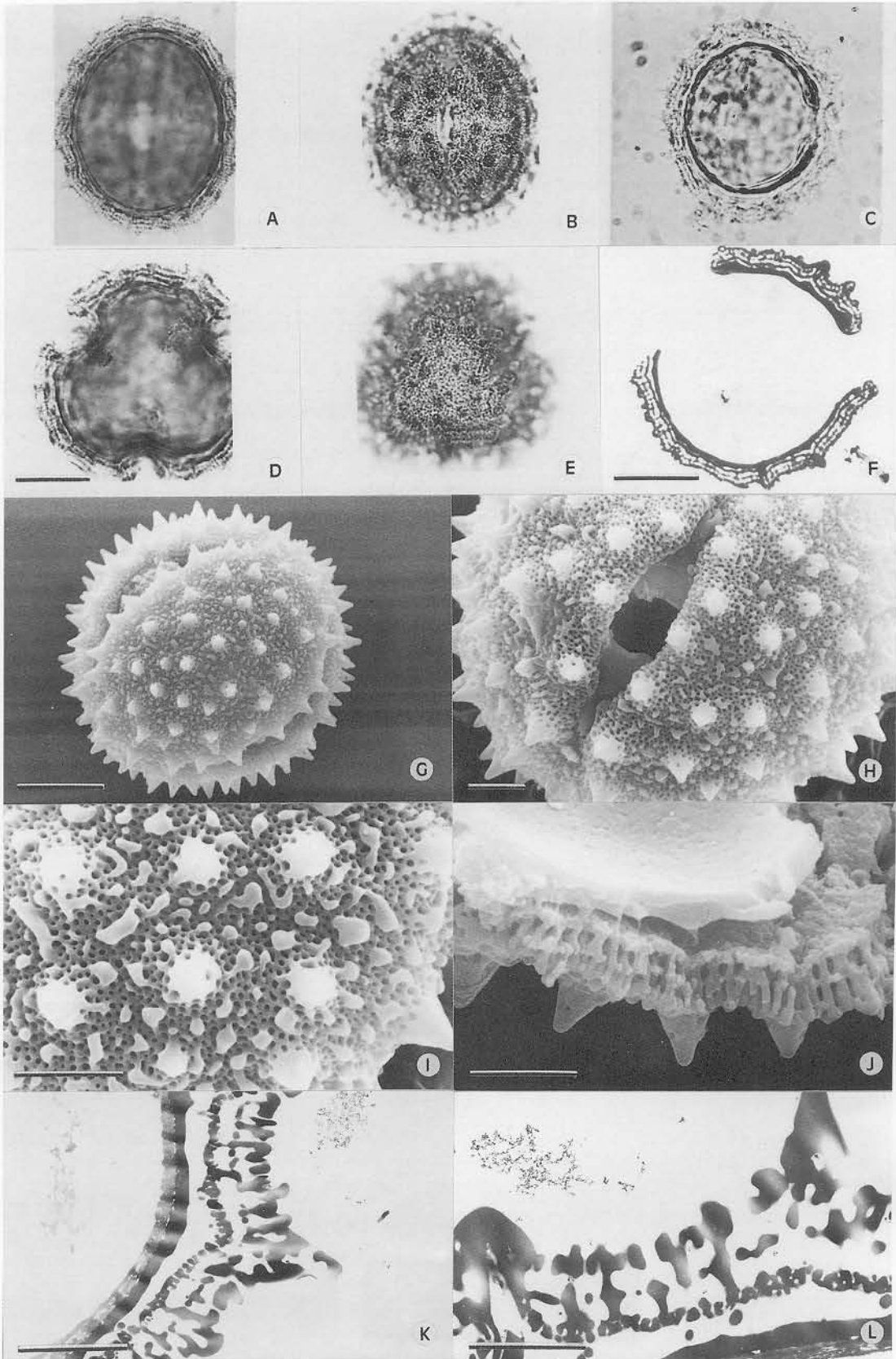
LAMINA 7. Tipo *Centaurea*: A-G, *Centaurea linearesii* MA186857. H-I, *C. alpina* MA198892. J, *C. linearesii* MA176885. K-L, *C. africana* COFC13186. Escalas: A-H=20 µm; I-L=5 µm.



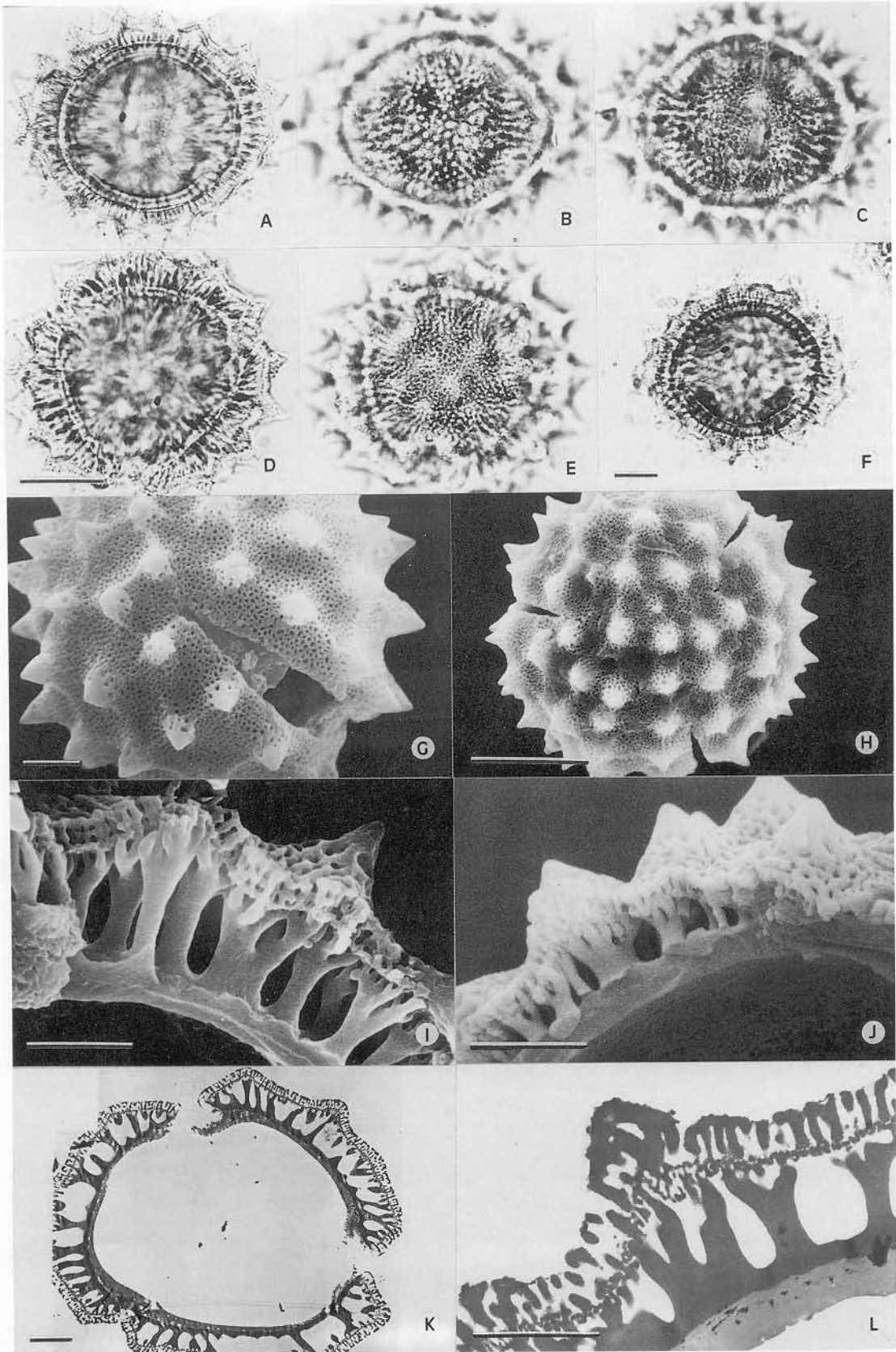
LAMINA 8. Tipo *Cyanus*: A-E, *Centaurea cyanus* COFC13214. F-H, *C. montana*; F, MA134J50; G-H, MA134949. I-L, *C. cyanus* COFC13214. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



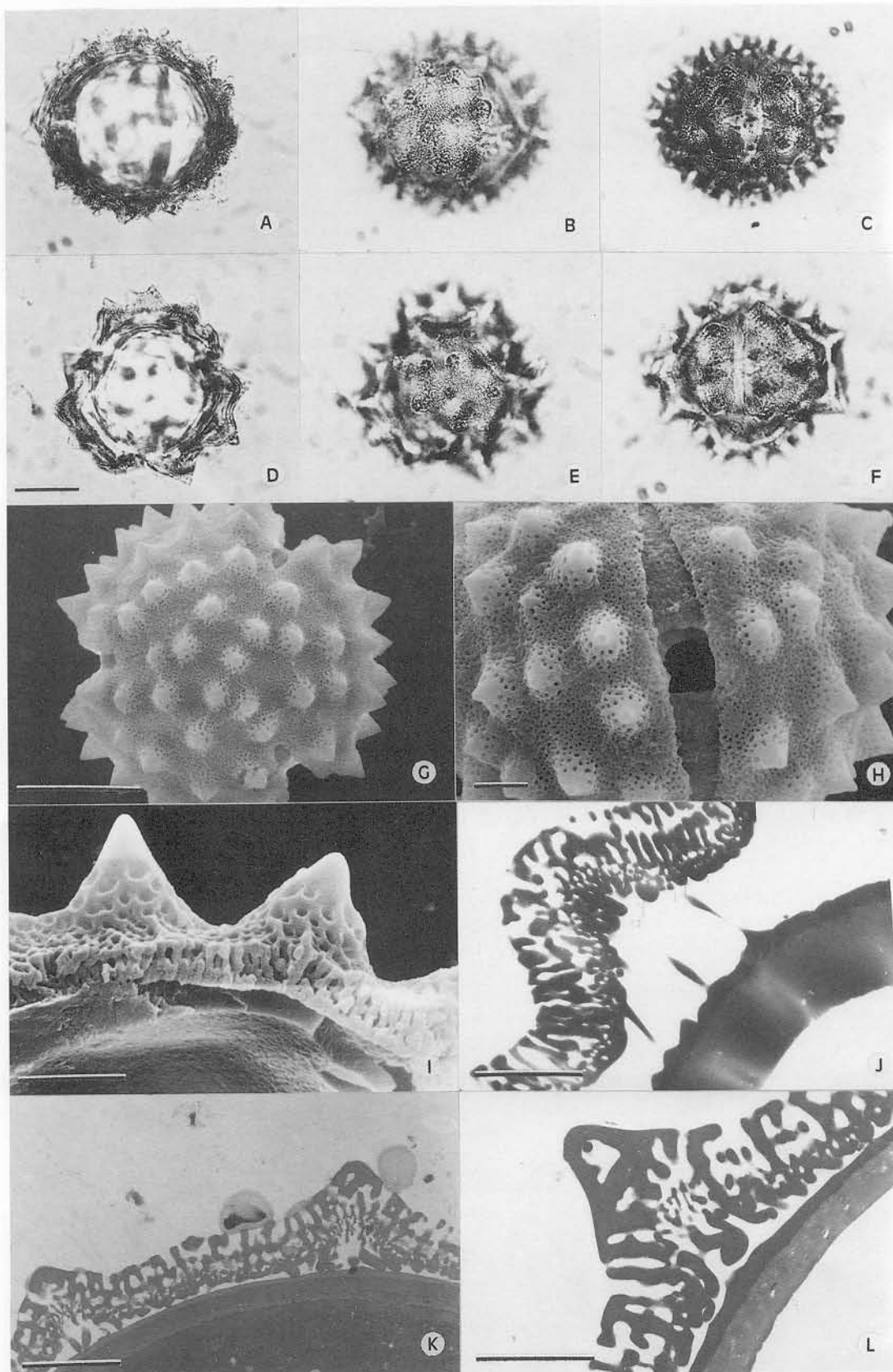
LAMINA 9. Tipo *Lopholoma*: A-C, *Centaurea granatensis* MA248806. D-G, *C. prolongoi* MA135957. H, *C. scabiosa* MA248802. I-J, *C. granatensis* MA248806. K, *C. toletana* MA283975. L, *C. prolongoi* COFC13189. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



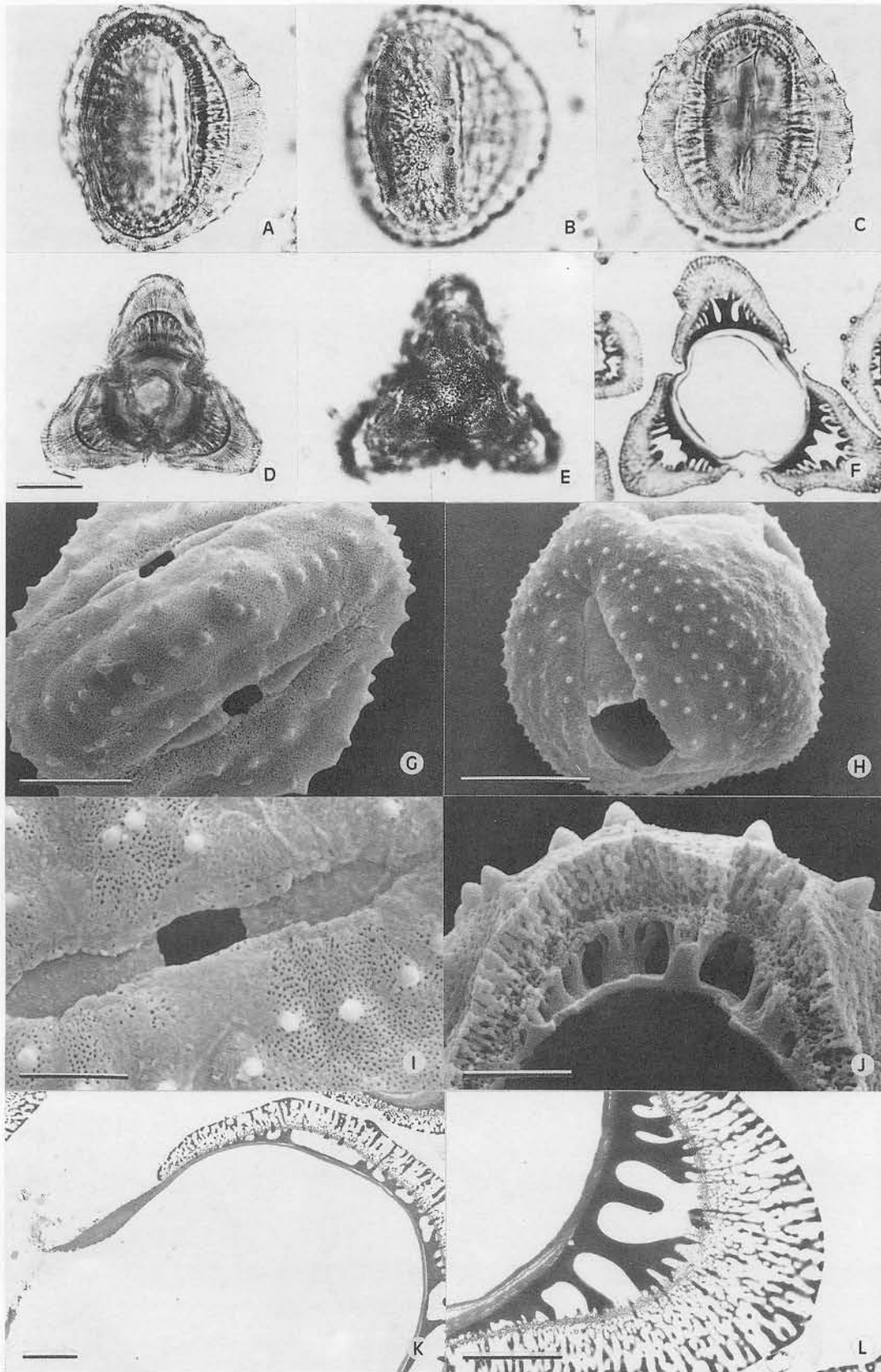
LAMINA 10. Tipo *Crupina*: A-E, *Crupina crupinastrum* COFC13245. F, *C. vulgaris* MA133588. G, *C. crupinastrum* MA133613. H-I, *C. vulgaris* MA133588. J, *C. crupinastrum* MA133613. K-L, *C. vulgaris* MA133588. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



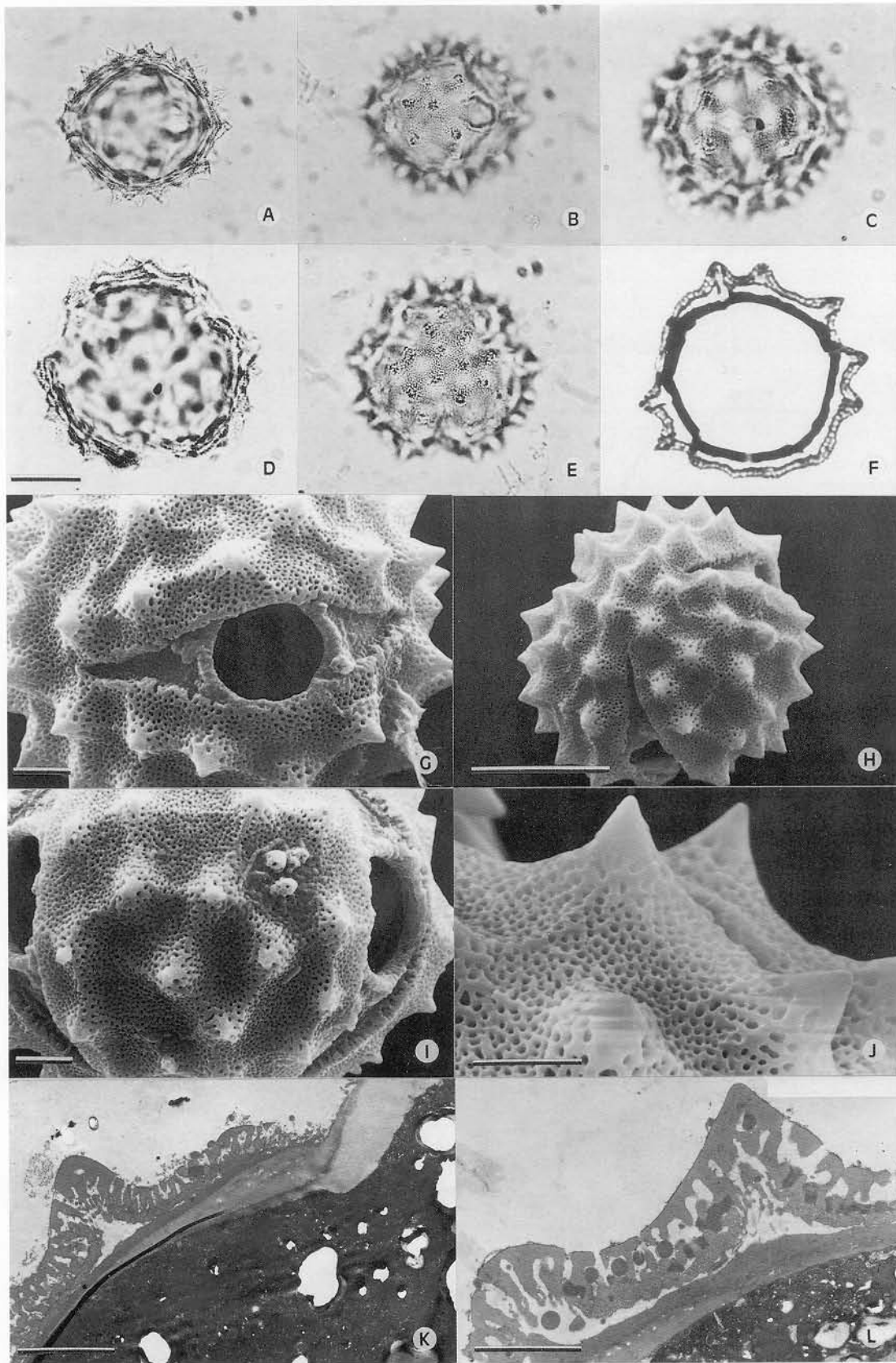
LAMINA 11. Tipo Cyanopsis: A-B, *Volutaria lippii* MA246339. C-E, *Cyanopsis muricata* MA240468. F, *Serratula tinctoria* MA236602. G-I, *C. muricata* MA246647. J, *S. tinctoria* MA236602. K, *V. lippii* MA246338. L, *S. tinctoria* MA236602. Escalas: A-F, H=20 μ m; G, I-L=5 μ m.



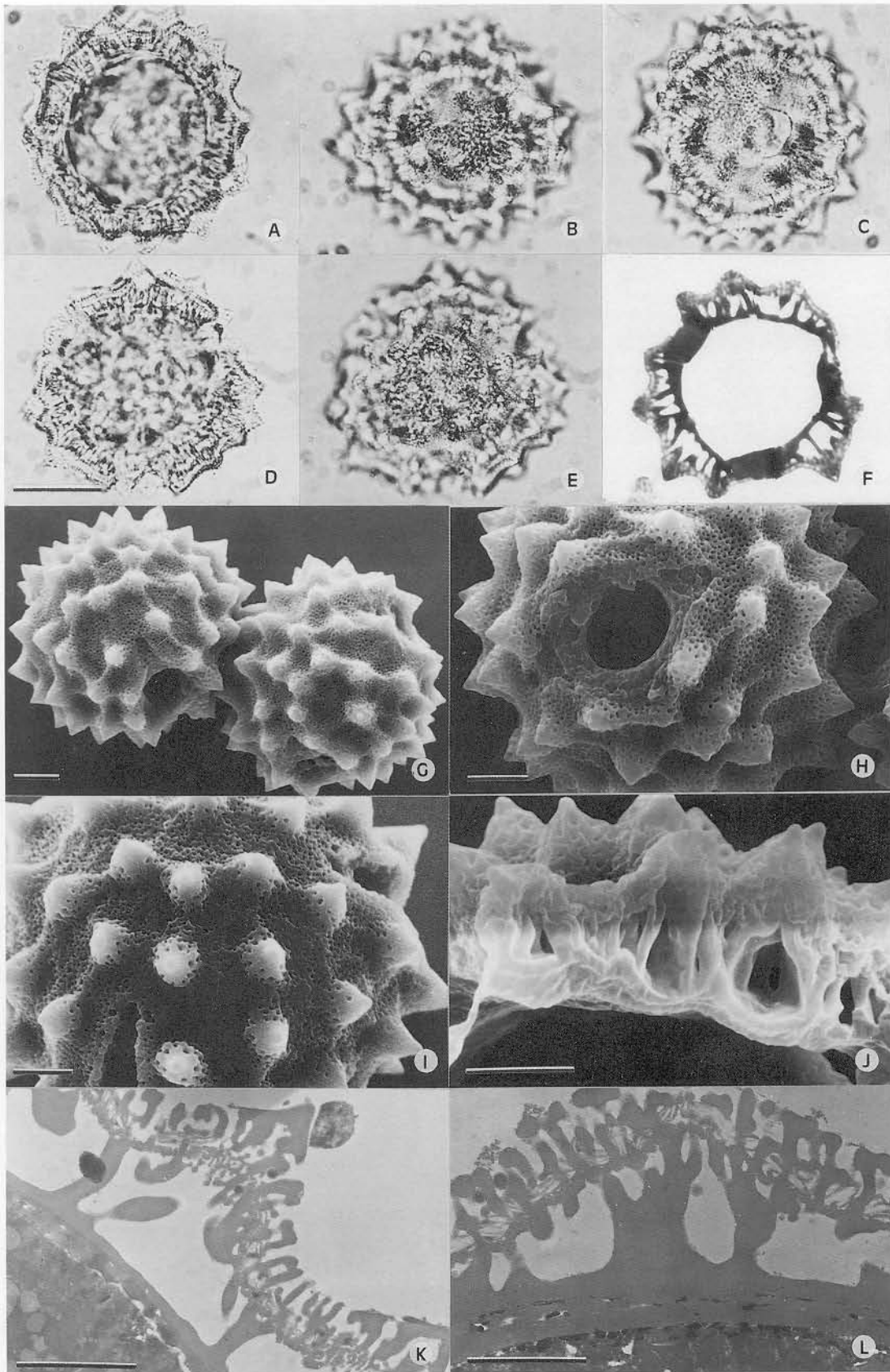
LAMINA 12. Tipo *Cynara*: A-C, *Cynara humilis* COFC13247. D-F, *Staehelina dubia* MA131625. G, *C. tournefortii* MA183187. H, *C. humilis* COFC13248. I, *C. cardunculus* COFC13246. J, *S. dubia* MA131625. K-L, *C. humilis* COFC13248. Escalas: A-G=20 μ m; H-L=5 μ m.



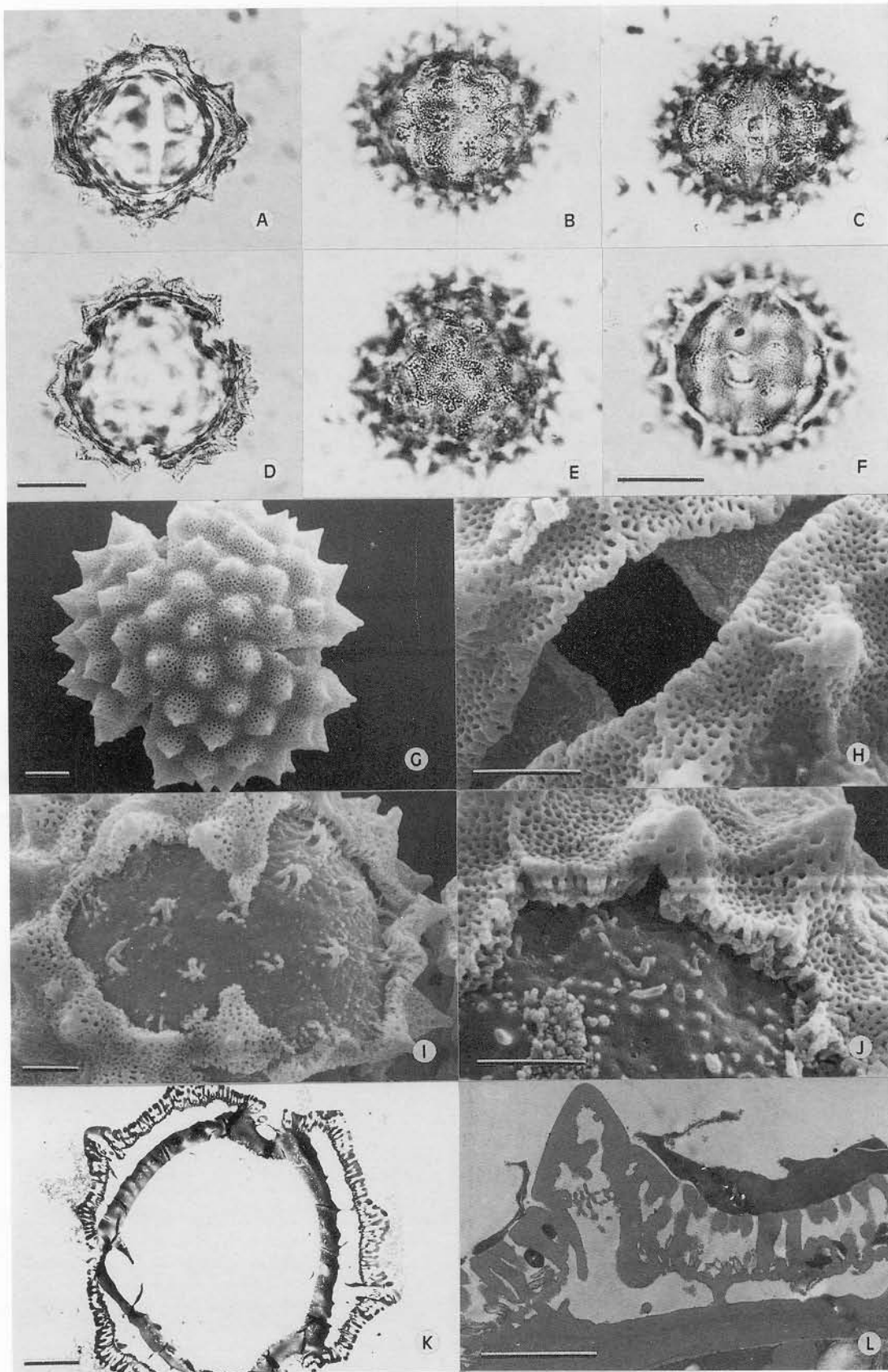
LAMINA 13. Tipo *Echinops*: A-B, *Echinops sphaerocephalus* MA13147. G, *E.ritro* MA246646. H, *E.strigosus* MA235885. I, *E.sphaerocephalus* MA13147. J-L, *E.ritro*; J, MA246646; K-L, MA131180. Escalas: A-H=20 μ m; I-L=5 μ m.



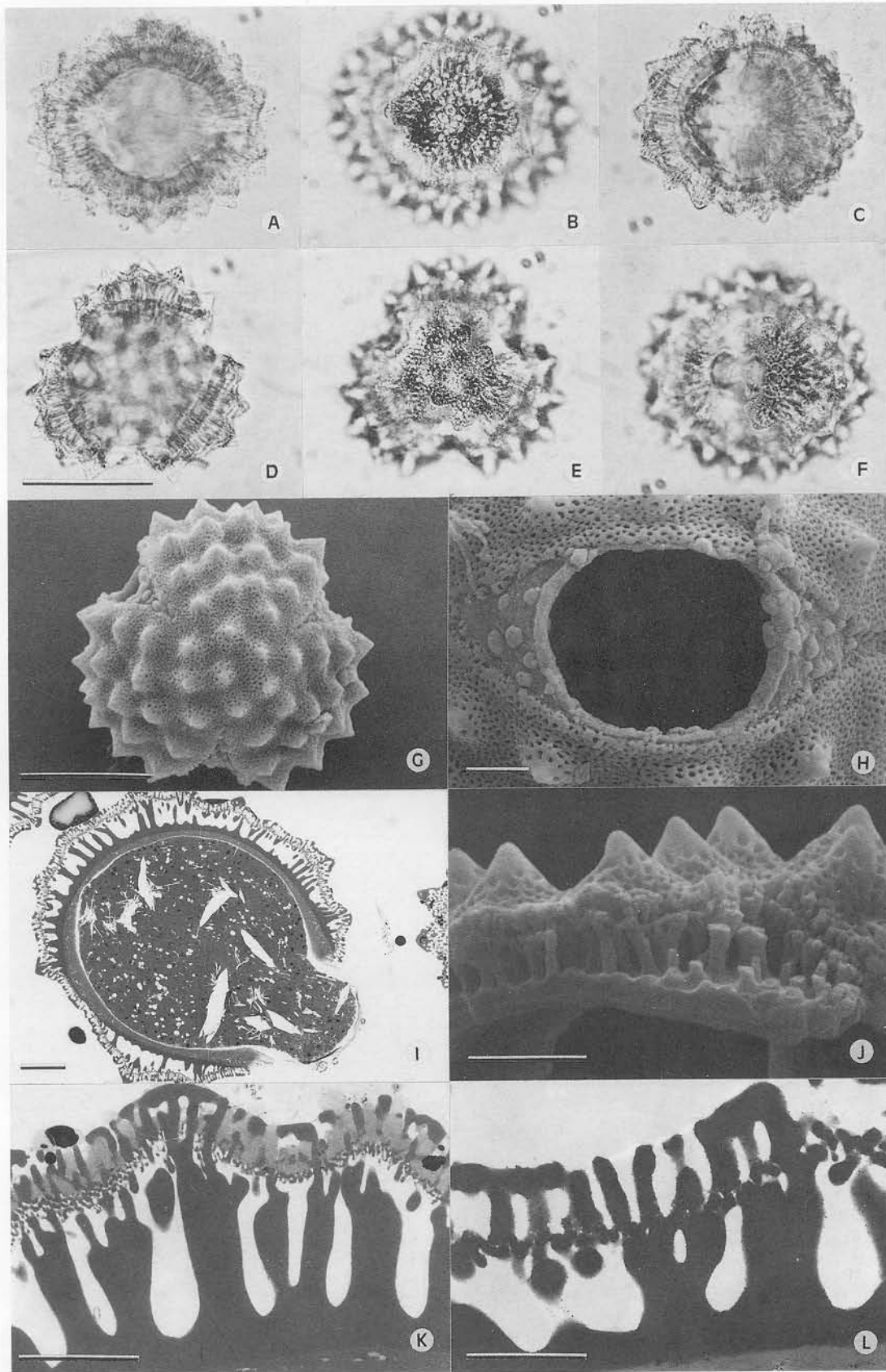
LAMINA 14. Tipo *Galactites*: A-L, *G.tomentosa*; A-F, MA180291; G-H, COFC13250. I-J, *G.duriaei* MA246651. K-L, *G.tomentosa*; K, COFC13250, L, COFC13250. Escalas: A-F,H=20 μ m; G,I-L=5 μ m.



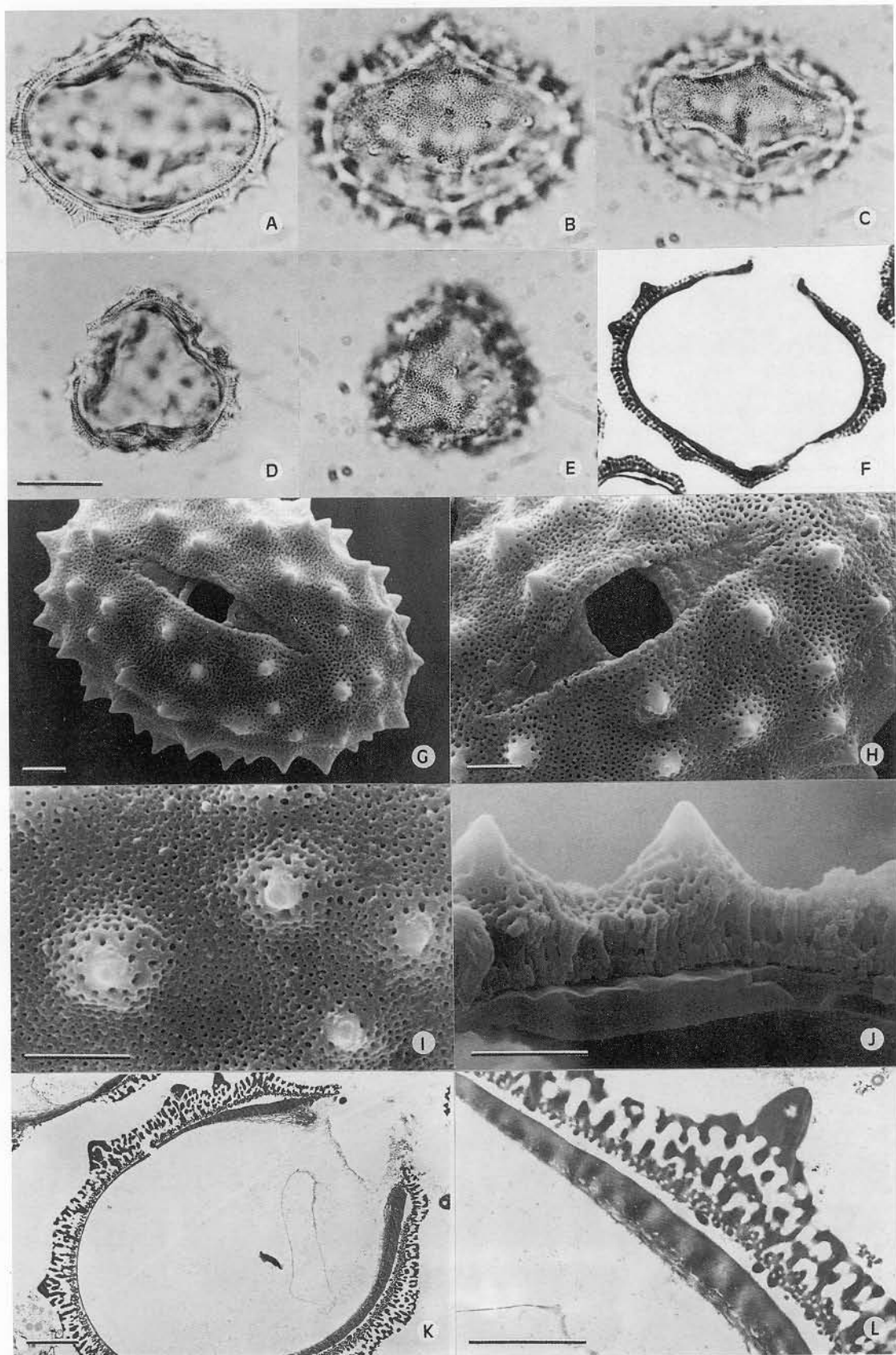
LAMINA 15. Tipo *Mantisalca*: A-L, *Mantisalca salmantica*; A-F, COFC13251; G-L, COFC44227. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



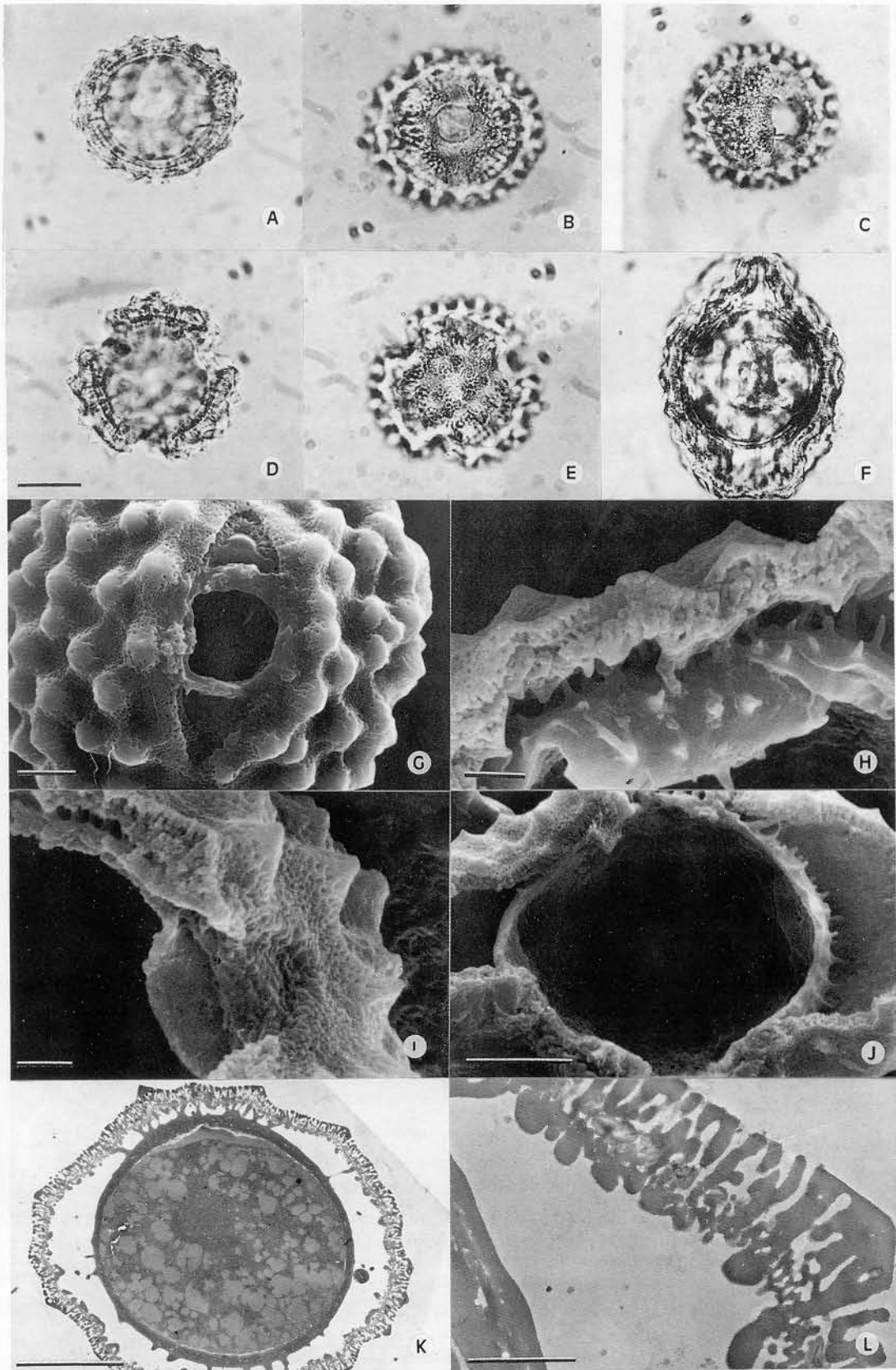
LAMINA 16. Tipo *Notobasis*: A-E, G, I, *Silybum eburneum* MA133226. F, K, *Tyrimnus leucographus* COFC13260. H, J, L, *Notobasis syriaca* MA244185. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



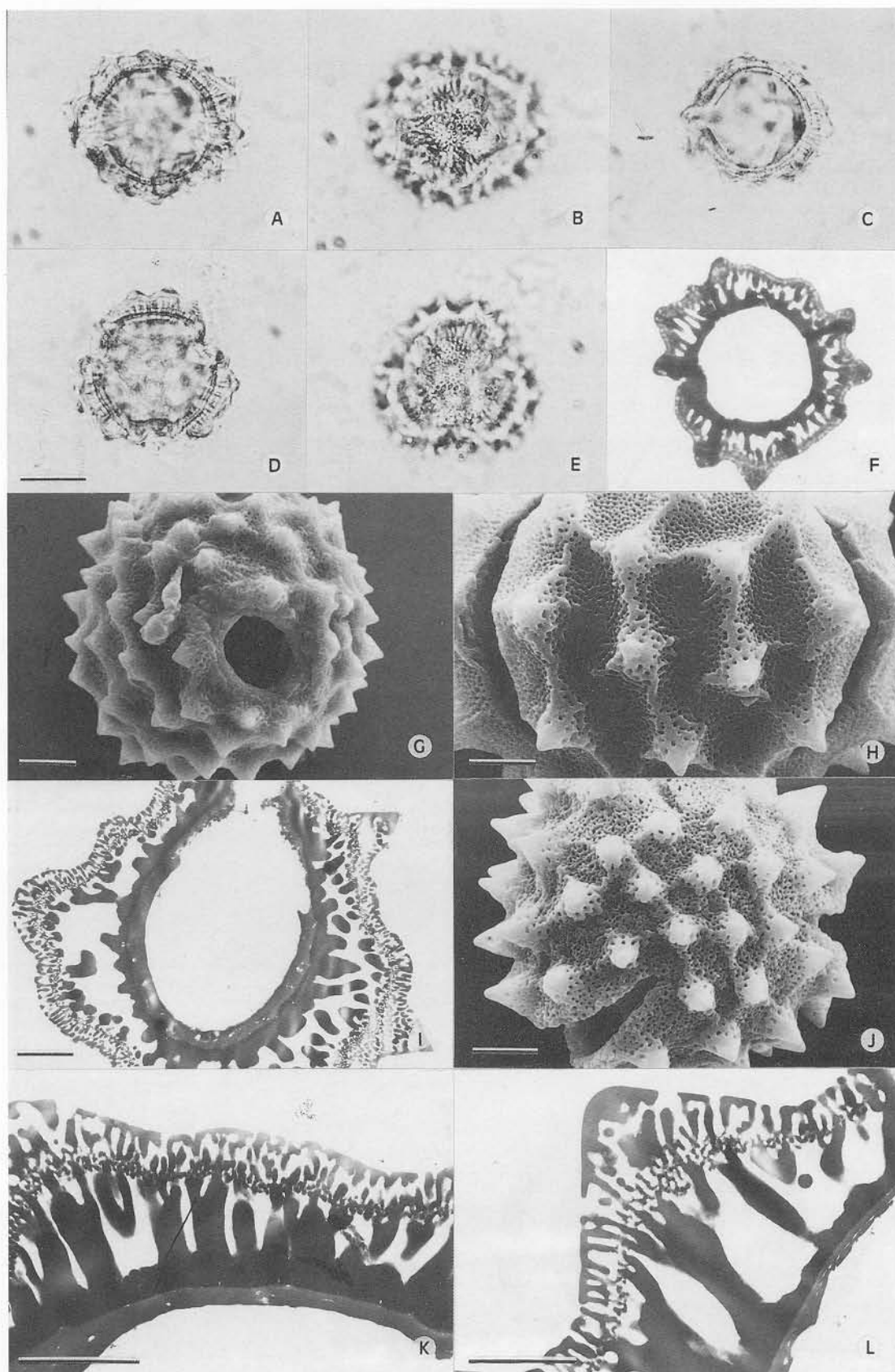
LAMINA 17. Tipo *Onopordum*: A-F, *O. nervosum* COFC13254. G, *O. acanthium* ssp. *acanthium* MA244199. H, *O. dissectum* MA244204. I-L, *O. macracanthum* MA133498. Escalas: A-G=20 μ m; H-L=5 μ m.



LAMINA 18. Tipo *Ptilostemum*: A-L, *Ptilostemum hispanicus*; A-F MA244676; G-L, MA222174. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



LAMINA 19. Tipo *Serratula*: A-E, *Serratula baetica* ssp. *baetica* MA237614. F, H, J, *S. flavescens* MA246941. G, K, L, *S. pinnatifida* COFC13259. I, *S. legionensis* MA198102. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.



LAMINA 20. Tipo *Xeranthemum*: A-F, *Xeranthemum inapertum* COFC13261. G-L, *X.cylindraceum* COFC13261. Escalas: A-F=20 μ m; G-L=5 μ m.