

Evolution der Gattung *Echium* auf den Kanarischen Inseln: vom Kraut zum Strauch zum Rosettenbaum

Jürg Stöcklin

The genus *Echium* is represented on the seven volcanic Canary islands by 24 closely related endemic species. As in other genera on the archipelago, the diversity in *Echium* is a result of rapid adaptive radiation during the last few million years. With molecular markers, the evolution of *Echium* on the Canary Islands can be traced back to a single colonisation event. In contrast to *Echium* species on the continent, most of the insular endemics are woody perennials. Some of the more spectacular species are giant rosette trees that flower only once and then die. The evolutionary diversification in *Echium* results from the drastic climatic changes in the past, from the climatic and edaphic diversity of habitats, and from genetic bottleneck events during the colonisation of newly formed volcanic islands. Today, the predominance of woodiness in endemic island species is explained by selection for longevity due to the scarcity of pollinators. The red-flowered *E. wildpretii* occurring in the volcanic Caldera of the highest mountain on Tenerife, Pico el Teide, is the most spectacular giant rosette tree of the archipelago and is pollinated by an endemic bird. From molecular studies the phylogenetic relationship among *Echium* species are well known. Their ecology, however, needs to be better explored in order to protect them from harmful consequences of habitat destruction and climatic change.

Die sieben Kanarischen Inseln werden wegen ihrer spektakulären Diversität der Pflanzen oft als «Galápagos der Botanik» bezeichnet (POTT et al. 2003). Der Grund sind die zahlreichen endemischen Arten und Gattungen in unterschiedlichsten Pflanzenfamilien und die Vielzahl kontrastreicher Habitatstypen. Sie reichen von wüstenähnlicher Sandvegetation, trocken-heisser Sukkulentevegetation auf Lavagesteinen über mediterrane Nadelwälder, Nebelwälder mit Farnen und Lorbeerbäumen bis zu den Kältewüsten auf den hohen Vulkanbergen des Archipels. Wegen ihrer isolierten Lage im atlantischen Ozean, dem unterschiedlichen Alter ihrer durch Vulkanismus entstandenen Inseln sowie den unterschiedlichsten klimatischen Bedingungen, entwickelte sich auf den Kanaren eine spektakuläre Pflanzenwelt (BRAMWELL & BRAMWELL 2001). Diese zeichnet sich nicht nur durch ihre hohe Biodiversität aus. Auffällig ist auch, dass bei verschiedenen Pflanzengruppen in evolutiv kurzen Zeiträumen (wenige Millionen Jahre) eine Vielzahl von morphologisch sehr verschiedenen endemischen Arten und sogar endemischen Gattungen entstanden sind. Diese Insel-Endemiten kommen oft nur auf einer einzigen Insel vor und ihre Lebensformen können sich in Habitaten mit unterschiedlichem Klima und Böden stark unterscheiden. Biologen sprechen von «adaptiver Radiation», wenn durch rasche Evolution eine Vielzahl nah verwandter Arten entstehen, die sich an unterschiedlichste Umweltbedingungen angepasst haben (SCHLUTER 2000). Berühmt für «adaptive Radiationen» auf den Kanaren sind die kanarischen Hauswurz-Arten (*Aeonium*, *Greenovia*, *Aichrysum*, *Monanthes*),

Keywords: Adaptive radiation, endemics, insular woodiness, oceanic islands

Prof. Dr. Jürg Stöcklin
Botanisches Institut
Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
4056 Basel / Schweiz
juerg.stoecklin@unibas.ch

Angenommen:
1. Februar 2011

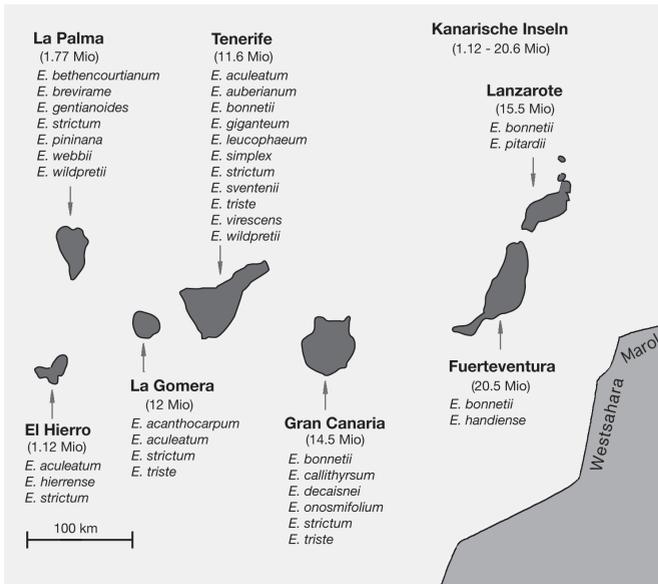


Abb. 1

Abb. 1: Karte der Kanaren mit den *Echium*-Arten auf jeder Insel und dem Alter der Inseln in Mio. Jahren (verändert nach GARCIA-MAROTO et al. 2009).

Abb. 2: Wuchsformen verholzter Arten aus der Gattung *Echium* auf den Kanaren (von links nach rechts):
E. giganteum (Teneriffa)
E. onosmifolium (Gran Canaria)
E. simplex (La Palma)
E. wildpretii (Teneriffa)
 (verändert nach KLOTZ 1959)

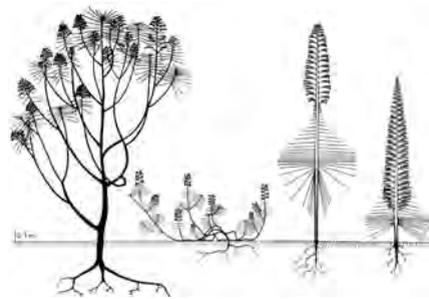


Abb. 2

die Kanarenmargeriten (*Argyranthemum*), die Wolfsmilcharten (*Euphorbia*), die Gänsedisteln (*Sonchus*), sowie die Natternköpfe (*Echium*). Adaptive Radiationen gibt es auch bei kontinentalen Arten. Aber auf isolierten ozeanischen Inseln sind schnell verlaufende, stark divergierende Artbildungsprozesse besonders häufig und deshalb für Biologen ein bevorzugtes Objekt für das Studium von Evolutionsprozessen (GIVNISH 2010).

Natternköpfe auf den Kanaren

Die Gattung der Natternköpfe (*Echium*) ist auf den Kanarischen Inseln mit 24 nah verwandten endemischen Arten vertreten (GARCIA-MAROTO et al. 2009, Abb. 1), drei weitere Insel-Endemiten aus dieser Gattung kommen auf Madeira und den Kapverdischen Inseln vor: Inselgruppen, die zusammen mit den Kanaren als Makaronesien bezeichnet werden. Alle 27 *Echium*-Arten dieser Inselgruppen sind nahe miteinander verwandt und fehlen auf dem Festland, genauso wie die kontinentalen *Echium*-Arten ursprünglich auf den Inseln nicht vorkamen. Fast alle Insel-Endemiten der Gattung *Echium* sind im Unterschied zu den krautigen kontinentalen Arten mehrjährige Holzpflanzen oder Riesenstauden mit verdickten Pfahlwurzeln und einem kurzen Stamm, die manchmal als Rosettenbäume bezeichnet werden (BÖHLE et al. 1996, Abb. 2). Verholzung ist auf alle Fälle ein auffälliges Merkmal bei den *Echium*-Arten der Kanaren, das seine Entsprechung bei Insel-Endemiten anderer Pflanzengruppen findet. Das auffällige Auftreten von strauch- und baumförmigen Wuchsformen auf ozeanischen Inseln bei sonst krautigen Pflanzengruppen hat bereits im 19. Jahrhundert dazu geführt, dass Forscher «Insular Woodiness» (Verholzung) als ein Cha-



Abb. 3a



Abb. 3b



Abb. 3c



Abb. 3d

rakteristikum von Inselpflanzen postuliert haben. Dies erkannte beispielsweise Edgar Russel Wallace, der fast zeitgleich mit Darwin und unabhängig von ihm die Theorie der natürlichen Selektion entwickelte. Da auf ozeanischen Inseln mehrmals und unabhängig voneinander verholzte aus krautigen Formen entstanden sind, liegt die Vermutung nahe, dass es sich dabei um ein Anpassungsphänomen handelt. Weniger klar ist, was für Umwelteinflüsse für die Entstehung von verholzten Formen verantwortlich sein könnten.

Wuchsformen der Insel-Endemiten

Die Insel-Endemiten der Gattung *Echium* sind morphologisch sehr divers. Die verholzten Formen sind entweder kandelaberförmige Sträucher unterschiedlicher Grösse, die jedes Jahr erneut blühen (z.B. *Echium aculeatum*, *E. virescens* oder *E. giganteum*, Abb. 3) oder einmalig blühende (monokarpe) «Rosettenbäume». Für diese monokarpe Wuchsform ist eine einzige unverzweigte vegetative Rosette charakteristisch, die während mehreren Jahren immer grösser wird und schliesslich einen sehr grossen unverzweigten Blütenstand mit Tausenden

Abb. 3 a–d: Strauch- und baumförmige Natterköpfe der Kanaren:
 a) *Echium aculeatum*
 b) *E. virescens*
 c) Geäst von *E. virescens*
 d) *E. giganteum*,
 alle auf Teneriffa.



Abb. 4

Abb. 4: *Echium wildpretii*: blühende Pflanzen, Las Cañadas de Teide, Teneriffa.

von Blüten bildet. Nach der Fruchtbildung stirbt das Individuum. Am berühmtesten auf den Kanaren ist die rotblühende *Echium wildpretii*, die in der Gebirgshalbwüste der Cañadas, in der riesigen Caldera eines ehemaligen Vulkans auf Teneriffa vorkommt (Abb. 4, 5, 6). Daneben haben auf den Kanaren noch *Echium pininana* (Abb. 7) und *E. simplex* (Abb. 8) diese auffällige Wuchsform. Nur gerade 3 der 24 Endemiten aus der Gattung der Natternköpfe auf den Kanaren sind krautig und annuell (*E. bonnetii*, *E. pitardii*, *E. triste*). Die blaublühende *Echium auberianum* (Abb. 9), die auf Bimsstein und wie *E. wildpretii* nur in den Cañadas auf Teneriffa vorkommt, ist ebenfalls mehrjährig. Sie ist aber im Unterschied zu den monokarpen Riesenstauden kleiner, bildet mehrere Rosetten und Infloreszenzen, und blüht nach einer unbekanntem Anzahl Jahren zum ersten Mal. Nach dem Fruchten sterben Individuen dieser Art manchmal, können sich aber gelegentlich aus Knospen erneuern, weshalb *E. auberianum* nicht als strikt monokarpe Art gilt.

Evolutiongeschichte der *Echium*-Arten auf den Kanaren

Die kanarischen Inseln sind 115 Kilometer vom afrikanischen Festland entfernt und sind erst im Verlauf der jüngeren Erdgeschichte durch Vulkanismus entstanden (POTT et al. 2003). Die älteste Insel ist 20.6 Mio. Jahre alt (Fuertaventura), die jüngste der Inseln liegt am weitesten im Atlantik (El Hierro) und ist wenig älter als eine Million Jahre (Abb. 1). Pflanzengeographisch gehören die Inseln zur saharo-arabischen Pflanzenregion. Die an Endemismus reiche Flora muss im Verlauf der Zeit durch Fernausbreitung vom Festland her, durch eine komplexe Evolutiongeschichte auf den Inseln selbst und durch die Ausbreitung neu entstandener Formen zwischen den Inseln entstanden sein. Dank zahlreichen molekularen Untersuchungen kennen wir heute die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Insel-Endemiten und der Pflanzenwelt auf den Kontinenten gut (KIM et al. 2008). In der Gattung *Echium* ist auch das Alter der



Abb. 5



Abb. 6

einzelnen Arten dank «molekularen Uhren» einigermaßen genau bekannt (BÖHLE et al. 1996). Bemerkenswert ist, dass sich alle endemischen *Echium*-Arten Makaronesiens auf ein singuläres Kolonisierungsereignis durch eine krautige Art mittels Fernverbreitung zurückführen lassen. Diese Kolonisierung hat vielleicht schon bald nach Entstehung der ersten Vulkaninsel stattgefunden. Verantwortlich für solche Fernausbreitung dürften Vögel sein, da die Ausbreitung gegen die vorherrschenden Wind- und Meerwasserströmungen stattgefunden hat. Später entstandene Inseln der Kanaren, Madeiras und der Kapverden wurden dann von bereits besiedelten Inseln aus kolonisiert, nicht erneut vom Festland. Auf den Kanaren kam es nach der Erstbesiedlung gleichzeitig mit der Entstehung verholzter Formen zur Bildung neuer *Echium*-Arten. Nach einer ersten Diversifizierung im oberen Miozän (vor 6–7 Mio. Jahren) fanden zwei explosive Radiationen während dem Pliozän (vor ca. 4 Mio. J.) und dem Pleistozän (vor ca. 1.8 Mio. J.) statt, während denen die meisten der heute vorhandenen Arten entstanden sind (GARCIA-MAROTO et al. 2009). Die jüngsten Arten dürften rund 0.5 Mio. Jahre alt sein. Die intensiven Artbildungsprozesse bei *Echium* fallen zusammen mit grösseren Klimaveränderungen, nämlich der Ausbildung kalter Meeresströmungen während dem Pliozän und einer ausgeprägten Saisonalität während des Pleistozäns, beide begleitet von intensiven Trockenperioden. Die grossen morphologischen Unterschiede zwischen den *Echium*-Arten stehen interessanterweise in Kontrast zur geringen molekularen Differenzierung zwischen Arten verschiedener Inseln. Das lässt sich so erklären, dass die Entstehung vieler Arten eine direkte Folge der Besiedlung neu entstandener Inseln war. Neben Anpassungen an unterschiedliche Habitate dürften Zufallsprozesse während der Besiedlung neuer Inseln eine beträchtliche Rolle bei der Diversifizierung der Gattung *Echium* gespielt haben, da verschiedene Arten in vergleichbaren Habitaten unterschiedlicher Inseln vorkommen. Molekulare Befunde weisen darauf hin, dass sich die drei annualen *Echium*-Arten der Kanaren (*E. bonnetti*, *E. pitardii*, *E. triste*) relativ spät und unabhängig von

Abb. 5: *Echium wildpretii*: Mehrjährige vegetative Riesenrosette. Ältere Blätter sterben ab. Die Rosette sitzt auf einer verdickten Pfahlwurzel oder einem kurzen, verdickten Stamm.

Abb. 6: *Echium wildpretii*: Von den Riesenstauden bleiben nach dem einmaligen Blühen und Fruchten nur tote, verholzte Gerippe stehen.



Abb. 7a



Abb. 7b

Abb. 7 a–b: *Echium pininana*:
 a) vegetative Schopfrosette auf
 einem kurzen Stamm.
 b) blühende Pflanze mit langem
 Blütenstand.

einander aus verholzten Formen, vermutlich bedingt durch sehr trockene Verhältnissen wieder zu krautigen Formen rückentwickelt haben (GARCIA-MAROTO et al. 2009).

Das Phänomen der «Verholzung» bei Insel-Endemiten

Die sogenannte Relikthypothese ging davon aus, dass die häufig auftretenden verholzten Wuchsformen auf ozeanischen Inseln ursprünglich sind und sich krautige Arten davon ableiten. Heute ist dank molekularen Untersuchungen klar, dass verholzte Formen auf Inseln in verschiedenen Pflanzenfamilien (Boraginaceae, Asteraceae, Campanulaceae, Lobeliaceae, Euphorbiaceae) und auf verschiedenen Inselgruppen (Hawaii, Galápagos, Juan-Fernandez-Inseln) unabhängig voneinander aus krautigen Formen entstanden sind (CARLQUIST 1974). Eine gängige Hypothese sagt, dass es sich dabei um Anpassungen an klimatische Bedingungen, insbesondere an das Fehlen ausgeprägter Saisonalität handelt, wodurch sich der Schutz der Erneuerungsknospen in Bodennähe erübrige. Krautige kontinentale *Echium*-Arten kommen aber auch in Gegenden ohne ausgeprägte Saisonalität vor und das Argument ist deshalb nicht sehr überzeugend. Plausibler ist die Hypothese, dass nicht Verholzung per se, sondern Selektion für Langlebigkeit wegen der geringen Verfügbarkeit von Bestäubern der ursprüngliche Grund für die Entstehung verholzter Formen darstellt (BÖHLE et al. 1996). Selektion für erfolgreiche Bestäubung ist auch eine mögliche Erklärung für die auffällig grossen Infloreszenzen der kanarischen *Echium*-Arten. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass die verholzten Inselformen in der Gattung *Echium* fremdbestäubt sind und nicht selbstbestäubt wie bei den



Abb. 8a



Abb. 8b

annuellen *Echium*-Arten auf dem Kontinent (BRAMWELL 1973). Das ist überraschend, weil bei kolonisierenden Insel-Endemiten Selbstbestäubung bereits einem einzigen Individuum erlauben würde, eine neue Population aufzubauen, und deshalb Selbstbestäubung bei kolonisierenden Arten häufig auftritt. Wenn Selbstbestäubung aber zu starker Inzucht mit negativen Folgen für die Fitness führt, kann Inzucht auch Fremdbestäubung begünstigen. Zusammen mit einem geringen Vorkommen von Bestäubern führt dies zu einem Vorteil für mehrjährige und verholzte Formen. Fremdbestäubung und die mehrjährigen, verholzten Wuchsformen bei *Echium*-Arten könnten deshalb eine Folge der Vermeidung von Inzucht während der Besiedlung isolierter, bestäuberarmer Inselhabitats sein (BÖHLE et al. 1996). Auf diese Weise lässt sich die Vielzahl verholzter Wuchsformen bei den *Echium*-Arten der Kanaren plausibel erklären.

Die Riesenstauden fruchten nur einmal, dafür aber massiv

Monokarpe Rosettenbäume oder Riesenstauden, die nur einmal reproduzieren wie *Echium wildpretii*, gibt es in zahlreichen Pflanzenfamilien. Diese Wuchsform ist bei Umweltbedingungen häufig, in denen Pflanzen sehr langsam wachsen, z.B. in Kältewüsten, tropischen Hochgebirgen, aber auch in Mooren (YOUNG & AUGSBURGER 1991). Berühmt sind monokarpe Riesenstauden bei den afrikanischen Lobelien, bei den südamerikanischen Puyas (Bromeliaceae), den Silberschwertern von Hawaii (*Argyroxiphium*, Asteraceae) und bei den *Echium*-Arten der Kanaren. Typisch ist jeweils eine mehrjährige juvenile Phase, wobei diese unter günstigen Bedingungen, z.B. in einem botanischen Garten, stark verkürzt sein kann, selbst wenn die

Abb. 8 a–b: *Echium simplex*:
a) kurz vor dem Aufblühen,
b) blühende Pflanze, Anaga-Gebirge,
Teneriffa.



Abb. 9: *Echium auberianum*:
blühende Pflanze auf Bimsstein,
Las Cañadas de Teide, Teneriffa.

Pflanzen an ihrem natürlichen Standort viele Jahre benötigen, bevor sie gross genug sind, um zu blühen. Monokarpe Arten investieren während der einmaligen Reproduktion alle verfügbaren Ressourcen aus den Wurzeln, dem Stamm und den Blättern zur Bildung von Samen, was den Tod des Individuums nach sich zieht. Dafür aber bilden die Riesenstauden sehr viel mehr Samen als verwandte, mehrfach blühenden Arten. Das kann bei unvorhersehbar variablen Umweltbedingungen ein Vorteil sein, unter der Bedingung, dass mit dem zunehmendem Aufwand, der für die Samenproduktion betrieben wird, die Fitness zunimmt, also relativ mehr Nachkommen erfolgreich sind. Gattungen, in denen krautige Rosettenpflanzen mit unverzweigten Sprossen vorkommen, sind dafür prädestiniert, monokarpe Riesenstauden auszubilden. Die hohe Keimlingsmortalität bei unwirtlichen Lebensbedingungen, wie z.B. in Gebirgshalbwüsten, wird bei monokarpen Rosettenbäumen kompensiert durch die riesige Zahl einmalig produzierter Samen.

Lebenszyklus der monokarpen Riesenstauden

Der Lebenszyklus und die Demographie der monokarpen Riesenstauden auf den Kanaren ist noch ungenügend bekannt. Immerhin ist dank molekularen Untersuchungen heute klar, dass die drei Riesenstauden der Kanaren sehr nahe miteinander verwandt sind und während des Pleistozäns, also in den letzten 1.5 Mio. Jahren entstanden sind (GARCIA-MAROTO et al. 2009). *Echium wildpretii* oder «Tajinaste rojo», wie die Pflanze von den Einheimischen genannt wird, kommt auf Teneriffa am Rand der Cañadas, einer grossen Ebene innerhalb eines alten Vulkankraters vor. In dieser Gebirgshalbwüste sind starke Sonneneinstrahlung, Lufttrockenheit, extreme Temperaturschwankungen, starke Winde und im Winter Schnee und Eis typisch. Nur wenige Arten ertragen diese Bedingungen. *E. wildpretii* lebt zwischen Felsen auf steinig-sandigen Böden, wo sich Feuchtigkeit etwas länger halten kann. Nach der Keimung benötigen die silbrig-behaarten Rosetten mindestens fünf bis zehn Jahre, vielleicht aber auch viel länger, bis sie genügend gross sind, um den einzigen säulenartigen Blütenstand zu bilden, der bis zu 2.5m hoch wird und bis zu 50 000 Blüten bilden kann (SEDLACEK 2009). Einzigartig bei *E. wildpretii* ist das leuchtende Rot der Blüten, das als Anpassung an Vogelbestäubung interpretiert wird (VALIDO et al. 2004, Abb. 10). Die ersten Blüten werden vorwiegend von Sperlingsvögeln besucht, später vor allem von Bienen, aber auch Eidechsen sind gelegentlich Besucher der nektarreichen Blüten. Durch die grosse Anzahl von Samen (ca. 30 000 pro Pflanze) keimen genügend Nachkommen, wobei gelegentlich etwas feuchtere Jahre für den Fortbestand der Art wichtig sind. Da es je nach Umweltbedingungen verschieden lange dauert, bis die Pflanzen zum Blühen kommen, wird der von Jahr zu Jahr unterschiedliche Keimungserfolg ausgeglichen. Im Unterschied zur blaublütigen *E. auberianum* sind «Tajinaste rojo», auf den



Foto: Heinz Schneider, Basel

Abb. 10a



Foto: Heinz Schneider, Basel

Abb. 10b

Cañadas jedes Jahr in grosser Zahl zu bewundern. Auf La Palma kommt die violett blühende Unterart ssp. *trichosiphon* vor, die aber sehr viel seltener ist.

E. pininana blüht ebenfalls nur einmal und ist ein Schopfrosettenbaum, d.h. an einem mehr oder weniger hohen verholzten Stamm sitzt eine blattreiche Rosette, die im Alter von ca. vier Jahren den einzigen Blütenstand bildet. Die Pflanze blüht blau und lebt im Lorbeerwald auf der Insel La Palma (Abb. 7). Die Zahl der Samen ist vergleichbar mit derjenigen von *E. wildpretii* (MATTHIES et al. 2007). Bei dieser Art ist der Lebenszyklus stärker synchronisiert, d.h. Populationen bestehen aus gleich alten Individuen. *Echium pininana* ist nicht gefährdet, benötigt aber gestörte Stellen im Lorbeerwald, damit neu entstandene Populationen gedeihen können.

Die dritte monokarpe Riesenstaude, *Echium simplex* (Abb. 8), hat einen langen, schmalen Blütenstand mit weissen Blüten und wächst auf den Küstenfelsen des Anaga-Gebirges auf Teneriffa. Wie lange die Pflanze an diesen Standorten braucht, um zu blühen, ist nicht bekannt. Unter günstigen Verhältnissen in Kultur blüht diese Pflanze bereits im zweiten oder dritten Jahr.

Schlussfolgerungen zur Evolution der Gattung *Echium* auf den Kanaren

Die Natternköpfe der Kanaren gehören zu den grossartigsten Beispielen für die Vielfalt an Wuchsformen, die durch rasche Artbildungsprozesse auf isolierten Inseln im Ozean entstehen können. Molekulare Untersuchungen haben in den letzten zehn Jahren viel dazu beigetragen, dass wir die Stammesgeschichte dieser Insel-Endemiten besser verstehen. Trotzdem bleiben Fragen offen. Bedingungen für die rasch verlaufende Evolution sind sicher die isolierten Inseln, ihr verschiedenes Alter, die Vielfalt an Habitatstypen und unterschiedliche Bodenverhältnisse auf den von den Passatregen begünstigten Inseln. Ein wichtiger Faktor für die hohe Diversität der Insel-Endemiten dürfte auch die seltene Fernausbreitung auf neu entstandene Inseln

Abb. 10 a–b: *Echium wildpretii*:
a) endemischer Kanaren-Zilpzalp (*Phylloscopus collybita canariensis*) als Blütenbesucher,
b) anfliegende Biene als Bestäuber.

sein, welche dem Zufall durch Gründereffekte und genetische Engpässe einen grossen Raum lässt. Noch ungenügend bekannt sind die ökologischen Ansprüche der Arten verschiedener Inseln, die Unterschiede zwischen Arten aus ähnlichen Habitaten, und welche Faktoren für den Erfolg bzw. das Überleben einer Art entscheidend sind. Dazu braucht es experimentelle Untersuchungen, die nicht nur ein vertieftes Verständnis der stattgefundenen Evolutionsprozesse ermöglichen, sondern auch eine Voraussetzung für einen effektiven Schutz der vorhandenen Vielfalt sind. Diese ist heute durch Klimaveränderungen und Habitatszerstörung bedroht. Das Wissen um die spektakulären Natternköpfe der kanarischen Inseln kann dazu beitragen, dass diese geschützt und auch der Zukunft erhalten bleiben.

Dank

Der Autor dankt D. Matthies für Bilder von *Echium pininana*, H. Schneider für die Bilder von *E. virescens*, *E. gigantea* und Bestäuber von *E. wildpretii*, Niek Scheepens, Stefan Stöcklin und Lucienne de Witte für Kommentare zum Text und Susi Pelaez für die Hilfe bei Abb. 1 und 2.

Literatur

- BÖHLE U-R, HILGER HH, MARTIN WF (1996) Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). Proc Natl Acad Sci USA 93: 11740–11745
- BRAMWELL D (1973) Studies in the genus *Echium* from Macaronesia. Monogr Biol Canar 4: 71–82
- BRAMWELL D, BRAMWELL Z. (2001) Wild flowers of the Canary Islands. Editorial Rueda SL, Madrid-Espana
- CARLQUIST S (1974) Insular Biology. Columbia Univ. Press, New York
- GARCIA-MAROTO F, MANAS-FERNANDEZ A, GARRIDO-VARDENAS JA, LOPEZ ALONSO D, GUIL-GUERRERO JL, GUMAN B, VARAGS P (2009) Δ^5 -Desaturase sequence evidence for explosive Pliocene radiations within the adaptive radiation of Macaronesian *Echium* (Boraginaceae). Mol Phylogen & Evol 52: 563–574
- GIVNISH TJ (2010) Ecology of plant speciation. Taxon 59: 1326–1366
- KIM S-C, MC GOWEN MR, LUBINSKY P, BARBER JC, MORT ME, SANTOS-GUERRA A (2008) Timing and tempo of early and successive adaptive radiations in Macaronesia. PLoS ONE 3: e2139
- KLOTZ G (1959) Die systematische Glieder der Gattung *Echium* L., ein Beitrag zum Problem der Gliederung bei Pflanzen. Habilitationsschrift (Martin-Luther Universität Halle, Deutschland)
- MATTHIES D, BECKER T, KIENBERG O (2007) The demography of the threatened plant *Echium pininana*, an endemic of the island of La Palma. Abstracts, Conference of Plant Population Biologie Section of GfÖ, Basel: p 43
- POTT R, HÜPPE J, WILFRED DE LA TORRE W (2003) Die Kanarischen Inseln. Natur- und Kulturlandschaften. Ulmer Verlag, Stuttgart
- SCHLUTER D (2000) The ecology of adaptive radiation. Oxford: Oxford University Press
- SEDLACEK J (2009) Demography and inbreeding depression in the rare, endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae), Masterarbeit, Universität Zürich
- VALIDO A, DUPONT YL, OLESEN JM. (2004) Bird-flower interactions in the macaronesian islands. J Biogeography 31: 1945–1953
- YOUNG TP, AUGSBURGER CK. (1991) Ecology and Evolution of Long-lived Semelparous Plants. TREE 6: 285–289