

GREENOVIA MILLENNIUM (CRASSULACEA): UNA NUEVA ESPECIE Y SUS HÍBRIDOS. TENERIFE, ISLAS CANARIAS

OCTAVIO ARANGO TORO

C/. Loreto 24-26, Esc. B. 4ª 2º, 08029 Barcelona, España. E-mail: oja.oja@hotmail.com

Recibido: Septiembre 2020

Palabras claves: Crassulaceae, *Greenovia millennium*, x*Greenonium rochae*, híbrido intergenérico, Parque Rural de Teno, Islas Canarias

Key Words: Crassulaceae, *Greenovia millennium*, x*Greenonium rochae*, intergeneric hybrid, Teno Rural Park, Canary Islands

RESUMEN

Se describe e ilustra una nueva especie, *Greenovia millennium* Arango *sp. nov.*, un endemismo exclusivo del macizo de Teno en el noroeste de Tenerife. Se aportan datos sobre su morfología, ecología, distribución, estado de conservación y sus principales amenazas. Se realiza el diagnóstico diferencial de la nueva especie con los otros cuatro taxones que constituyen el género *Greenovia*, especialmente con *G. dodrantalis* de la península de Anaga en el noreste de Tenerife, con la que hasta ahora se había confundido; se adjunta una clave para diferenciar las cinco especies del género *Greenovia*, y un mapa U.T.M. con la distribución de *G. millennium* y *G. dodrantalis*. Se discute porqué la fusión de los géneros *Greenovia* y *Aeonium* fue una decisión poco afortunada. Se designa como *holotypus* del nombre *G. millennium* Arango un pliego del Herbario TFC, y se consigna un *paratypus* en el Herbario LPA. Por último, se describe e ilustra x*Greenonium rochae*, un nuevo híbrido intergenérico fruto del cruce natural entre *G. millennium* y *A. urbicum* subsp. *meridionale*, y se revisa la sistemática de dos híbridos intergenéricos previamente descritos, en los que *G. millennium* es uno de los progenitores.

SUMMARY

A new species, *Greenovia millennium* Arango *sp. nov.* is described and illustrated, an exclusive endemism of the Teno massif in the northwest of Tenerife. Data on its morphology, ecology, distribution, conservation status and main traits are provided. A differentiating diagnosis of the new species with the other four taxa that form the genus *Greenovia* is done, especially with *G. dodrantalis* from the Anaga peninsula in the northeast of the island, with which until now it has been confused. A key for differentiate the five species of the genus *Greenovia* is attached, along with a U.T.M. map with the distribution of *G. millennium* and *G. dodrantalis*. The reason why uniting the genres *Greenovia* and *Aeonium* it was an unfortunate decision is discussed. A sheet deposited in the TFC Herbarium is designated as *holotypus* of the name *G. millennium* Arango, and *paratypus* material is consigned in LPA Herbarium. Finally, x*Greenonium rochae*, a new intergeneric hybrid, the result from the natural crossing between *G. millennium* and *A. urbicum* subsp. *meridionale*, is described and illustrated; the systematics of the two intergeneric hybrids already described, in which *G. millennium* is one of the parents, is reviewed.

INTRODUCCIÓN

Desde que WEBB & BERTHELOT (1836-1840) describieron el género *Greenovia*, siempre se le consideró un género bien caracterizado y claramente diferenciado de *Aeonium* Webb & Berthelot. Sin embargo, MES (1995) basándose exclusivamente en criterios moleculares, decide incluir *Greenovia* dentro del género *Aeonium* como una sección más; fusión que no ha sido globalmente admitida. Actualmente el género *Greenovia* está constituido por cuatro especies endémicas del archipiélago canario, habiendo sido *G. diplocycla* Webb ex Bolle la última especie en describirse hace más de siglo y medio (BOLLE, 1859).

Durante millones de años la evolución ha establecido numerosas diferencias morfológicas y fisiológicas entre los géneros *Greenovia* y *Aeonium*, como por ejemplo el elevado número de partes de la flor en *Greenovia* (dos a cuatro veces más que en *Aeonium*), la placentación central libre y no marginal como en *Aeonium*, la ausencia de escamas nectaríferas en las flores de *Greenovia*, y sobre todo, el característico hábito de las plantas, que les confiere una fisonomía única e inconfundible a *Greenovia* (WEBB & BERTHELOT, 1840; PRAEGER, 1932; BERGER, 1930; LEMS, 1960; LIU, 1989; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001; SCHULTZ, 2007; LODÉ 2010). Respecto a las diferencias fisiológicas, merece destacar que los dos géneros realizan la fotosíntesis de manera diferente, pues mientras que en *Greenovia* es principalmente de tipo C3, en *Aeonium* es de tipo CAM (TENHUNEN *et al.*, 1982; PILON-SMITS *et al.*, 1992; CRANG *et al.*, 2018).

A pesar de estas importantes diferencias que caracterizan el género *Greenovia*, MES (1995) siguiendo las tendencias de la sistemática molecular del momento, propone fusionar los dos géneros basándose exclusivamente en que compartían algunos marcadores moleculares (MES, 1995; MES *et al.*, 1996; MORT *et al.*, 2001). Lógicamente los dos linajes presentan similitudes genómicas puesto que tuvieron ancestros comunes, ya que toda la alianza *Aeonium* en Canarias se formó a partir de una única colonización llegada del noroeste de África, (HAM & 'T HART 1998, FISHBEIN *et al.* 2001, MORT *et al.* 2001); pero en absoluto es un argumento para ignorar que *Greenovia* surgió como una ramificación temprana de *Aeonium* (KIM *et al.*, 2008), y siguiendo un camino evolutivo divergente por presión adaptativa, dio origen a un género completamente diferente y cuando en un árbol evolutivo se forman dos ramas divergentes por encima del nivel de las especies, nunca vuelven a juntarse. Numerosos autores consideran que la evolución adaptativa en Canarias ha sido uno de los principales motores para la formación de su riquísima flora. (LEMS, 1960; LIU, 1989; MAY, 1990; MARRERO, 1992, 2004; JORGENSEN & FRYDENBERG, 1999; JORGENSEN & OLENSSEN, 2000, 2001; MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001a; EMERSON, 2002; JORGENSEN, 2002; THIV *et al.*, 2010; CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.*, 2017). De tal manera, qué si aplicáramos a toda la flora canaria los mismos criterios moleculares que fueron utilizados para la fusión de *Aeonium* y *Greenovia*, posiblemente se tendrían que eliminar muchos géneros y afectaría a centenares de especies de su colosal diversidad vegetal.

Teniendo en cuenta que entre los géneros *Greenovia* y *Aeonium* no existen ambigüedades morfológicas que susciten conflictos taxonómicos, no hay porque recurrir a técnicas moleculares (JAÉN, 2014), y menos aún, para sustituir *in toto* a

la taxonomía morfológica convencional. Por lo tanto, consideramos que la fusión de los dos géneros basándose únicamente en criterios moleculares, fue una decisión poco afortunada, ya que no se buscó la congruencia taxonómica mediante un análisis combinado de toda la información disponible (caracteres morfológicos, moleculares, y biogeográficos) (NIXON & CARPENTER, 1996).

El objetivo principal de este artículo es describir e ilustrar *Greenovia millennium* Arango, *sp. nov.*, un nuevo endemismo del Macizo de Teno en el NO de Tenerife, el cual presenta una serie de caracteres individuales que lo distinguen de las otras cuatro especies que forman el género *Greenovia* y justifican su descripción en el rango específico. Así como también, describir x*Greenonium rochae*, un nuevo híbrido intergenérico entre *G. millennium sp. nov.* y *Aeonium urbicum* (Chr. Smith ex Hornem.) Webb & Berthelot. subsp. *meridionale* Bañares. Por último, revisar la confusa taxonomía y nomenclatura de los otros dos híbridos naturales de la nueva especie, previamente descritos.

MATERIAL Y MÉTODO

Desde el año 2000 venimos realizando trabajos de campo en las diferentes islas del Archipiélago Canario en los géneros *Aeonium*, notablemente diverso, y *Greenovia*, endémico, con el objetivo de profundizar en el conocimiento de los diferentes taxones que los constituyen. Para ello, las poblaciones de *G. dodrantalis* de la península de Anaga en el ENE de Tenerife fueron comparadas con las que crecen en el Macizo Teno, al NO de la isla. El análisis comparativo se efectuó con ejemplares vivos “*in situ*”, plantas en cultivo y los *exsiccata* depositados en diversos herbarios canarios, nacionales y extranjeros. Se estudiaron los pliegos archivados como *Greenovia* y *Aeonium* sect. *Greenovia* que procedían de la región de Teno en Tenerife, con especial atención a los especímenes determinados como *G. dodrantalis*, incluido el *typus* nomenclatural con el que WILLDENOW (1809) relacionó el nombre *Sempervivum dodrantale* Willd. A tal efecto fueron consultados los herbarios TFC, LPA, ORT, TFCM/PV, BC y MA, y vía online los herbarios BM, BR, B-W, E, FI, G, K, L, NGOET, P, PC y ZSS. El estudio de los especímenes de herbario observados se realizó mediante el método convencional bajo magnificación 4-8X con lupa estereoscópica. Para determinar el color exacto de las flores, se compararon en fresco con la Guía de Referencia de Colores Pantone® (www.pantone-colours.com, consultado: 2019). El estado de conservación de la nueva especie fue valorado según los criterios de la UICN (2012). Por último, se revisó la literatura científica relacionada con los géneros *Greenovia* y *Aeonium*.

RESULTADOS

PRAEGER (1925, 1929, 1932) y BURCHARD (1929) publicaron que el taxón que identificaron como *G. dodrantalis* en el Macizo de Teno en el NO de Tenerife, era el mismo que se encontraba en el barranco de Tajodio (hoy Tahodio) cerca de Santa Cruz de Tenerife, en el ESE de Anaga. Sin embargo, el estudio comparativo entre los ejemplares que crecen en Teno y los de Anaga, nos permitió concluir que

los dos taxones eran diferentes y que el de Teno presentaba una serie de caracteres que justificaban su descripción en el rango de especie nueva (Tabla I).

1.- *Greenovia millennium* Arango, *sp. nov.*

= *Greenovia dodrantalis* (Willd.) Webb & Berthelot, *sensu auct.*, *pro parte*

HOLOTYPUS: España, Islas Canarias, Tenerife, Teno Alto, Leg.: del Arco, M., Acebes, J.R. y Méndez, B., 28 de marzo de 1981, TFC: 13.633, espécimen de la derecha (Figura 1), con duplicc. **Paratypus:** España, Islas Canarias, Tenerife, Teno Alto, Cumbre del Carrizal, 950 m s.n.m., N: 28° 20' 4" - O: 16° 51' 55", leg.: O. Arango, 26-03-2020, ex horto, consignado en LPA: 38601.

Diagnosis: *Perennial caespitose plant, formed by a dominant central rosette, 8-10 cm high x 6-8 in diameter, surrounded by 7-15 secondary rosettes arranged forming a crown around it. Leaf rosettes shaped like a partially open rose bud, formed by many strongly imbricated leaves. Phyllotaxy: 3/8. Leaves obovate-cuneate, 5-7 x 4-5 x 0.2-0.3 cm, rounded or truncated apex and cuneate base, lamina yellowish green; leaf margin hyaline, glabrescent provided with few short glandular hairs, especially towards the base. Inflorescence cymose in anthela, glandular-pubescent, 35-40 cm high x 18-25 cm wide, provided with few oblanceolate bracts, and 4-10 floral branches dichotomous in two floriferous branches, each with 8-14 flowers. Pedicels and chalice glandular-pubescent, with elongated linear segments. Flowers with 32 (30-34) merous, symmetrical radial corolla, 1.8-2.0 cm in diameter. Petal strongly linear, retrorse, glabrous, pale yellow. Stamen filaments glabrous, the antepetalous longer than the interpetalous. Carpels greenish with ovaries glabrescents, strongly compressed; styles glabrous, divergent from the base. Nectariferous glands absent. Seeds, 0.8 x 0.3 mm. Floral phenology: from march to April. (Icón: Figura 2).*

Planta caespitosa, perenne, constituida por una roseta principal de 8-10 cm de alto por 6-8 cm de diámetro, rodeada de 7 a 15 rosetas secundarias de menor tamaño, 4-6 x 3-5 cm, dispuestas formando una corona a su alrededor. Tallo de la roseta central corto y no visible; de la base de la roseta parten una serie de estolones cortos y delgados, de 5-8 cm de largo por 0,3 cm de grosor, que formarán las rosetas secundarias a su alrededor. **Rosetas** de forma acopada, laxas y color verde glauco durante la fase de crecimiento; que posteriormente en la fase de reposo estival adquieren forma de capullo de rosa, compactas y verdes durante toda la estación seca.. Filotaxis: 3/8. **Hojas** obovado-cuneadas, de 5-7 cm de largo por 4-5 cm de ancho y 2-3 mm de grosor, ápice truncado o redondeado, con un pequeño apículo central y base cuneada, sésil; lámina ligeramente cóncava, de color verde oliva, con el margen foliar hialino, horizontalmente poco o

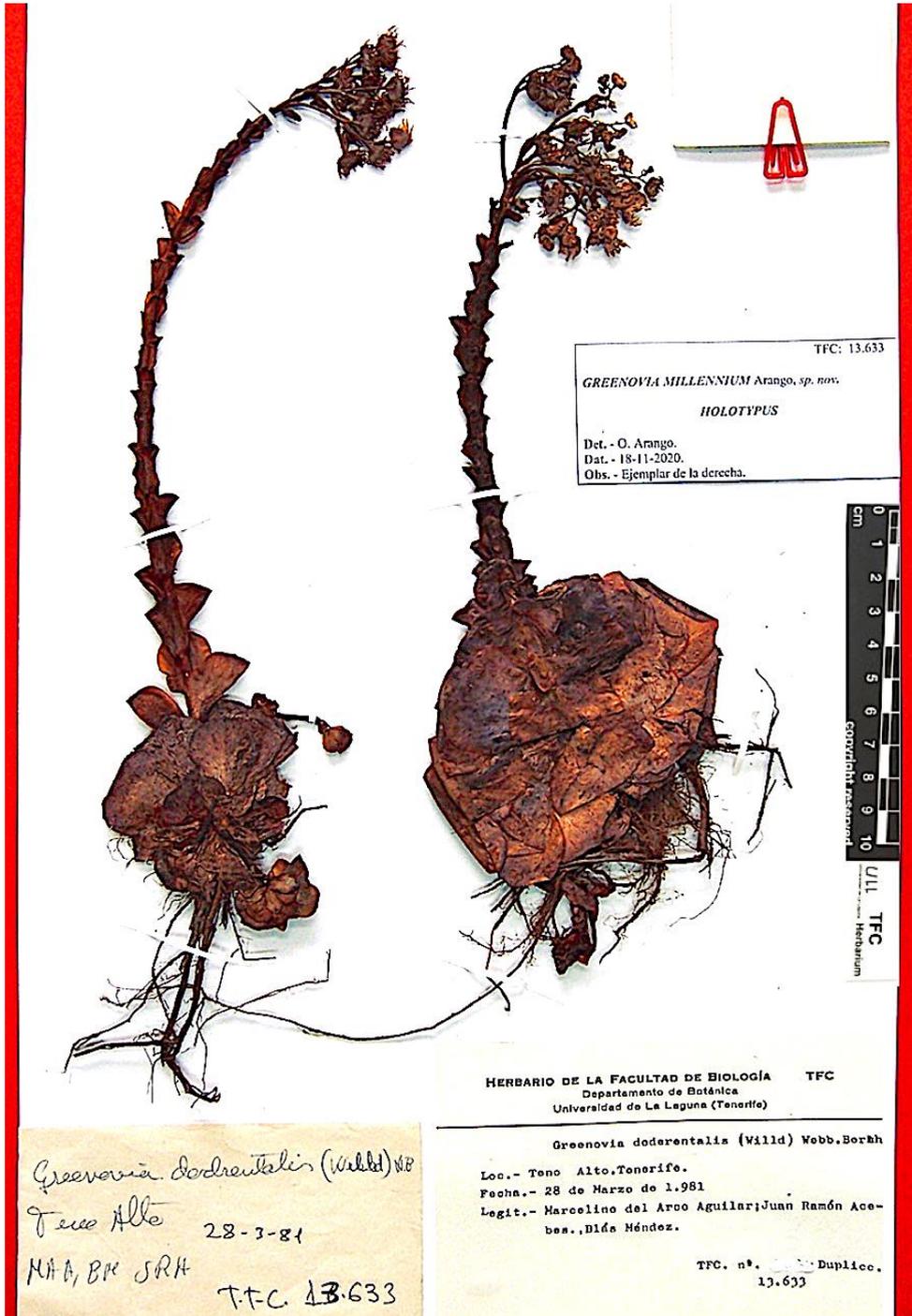


Figura 1. Pliego del Herbario TFC 13.633 determinado como *Greenovia dodrantalis* (Willd.) Webb & Berthelot, que se designa como *Holotypus* (ejemplar de la derecha) del nombre *Greenovia millennium* Arango, *sp. nov.*

nada eroso, con pocos pelos glandulares cortos, especialmente en los ejemplares jóvenes. **Inflorescencia** cimosa en antela, terminada en una sola flor de mayor tamaño y las ramas florales sobresaliendo por encima de ésta, de 10-15 cm de alto por 18-25 cm de ancho en la base, y 30-40 cm desde la roseta, pubescente glandular, provisto de brácteas pequeñas, oblanceoladas, cóncavas y alternas; raquis muy corto con 4 a 10 ramas florales, igualmente pubescente glandulares, dicótomas en el 1/3 proximal en dos ramas floríferas cada una de ellas con 8-14 flores con antesis secuencial; frecuentemente brotan de 1 a 3 ramas florales accesorias en la unión del pedúnculo principal de la inflorescencia con la roseta. Habitualmente la inflorescencia se origina en el centro de la roseta principal, pero no es raro observar que algunas rosetas secundarias también florecen sincrónicamente. **Pedicelos** pubescentes, de 4-6 mm de longitud. **Cáliz** densamente pubescente glandular, dividido en segmentos lineares-ensiformes, alargados, de 2,5 mm de largo por 1,0 mm de ancho, con el ápex agudo y soldados entre si muy cerca de la unión con el receptáculo. Botones florales en forma de elipsoide aplastado, con los pétalos en disposición recta, que pueden no estar unidos en el ápice, formando un orificio central. **Flores** con 32 (30-34) partes, corola radial asimétrica, ligeramente ovalada, de 1,8-2,0 cm de diámetro. **Pétalos** glabros, estrechos, lineares, transversalmente cóncavos y fuertemente retrorsos, de 7,0-7,5 x 1,0-1,5 mm, de color amarillo pálido (PMS 101 de Pantone®, consultado: de 2019). **Estambres** con filamentos cilíndricos glabros, de color amarillo pálido; los antepétalos de 6,5 mm y los interpétalos de 5,5 mm de longitud. Anteras deltoideas, basifijas, ditecas, de color amarillo oro. **Gineceo** pluricarpelar apocárpico, con disposición ovalada; carpelos con ovarios achatados, fuertemente inmersos en el receptáculo floral, más largos que altos, de 3,5 x 2,0 x 1,0 mm, de color amarillo-verdoso, abaxialmente pubescentes; con la cavidad ovárica unilocular, placentación de tipo central libre, en la que los primordios seminales se disponen en dos filas paralelas sobre sendas placentas filiformes situadas sobre una columna o eje central libre, en las que se originan de 18 a 24 semillas pequeñas y alargadas de 0,8 x 0,3 mm; estilos de 2,5 mm de longitud, glabros, ligeramente divergentes desde la base. Nectarios ausentes. **Semillas** pequeñas y alargadas de 0,8 x 0,3 mm. Fenología: florece de marzo a abril. (Figura 3).

Etimología: Epíteto que hace referencia al presente milenio, ya que, desde mediados del siglo XIX en el pasado milenio, no se describía ninguna especie nueva del género *Greenovia*.

Hábitat y Distribución: *G. millennium* es un endemismo exclusivo del extremo noroccidental de Tenerife y su área de ocupación se circunscribe a las cumbres de los barrancos del Carrizal, Aneas, Juan López, Madre del Agua, y Masca. Más concretamente lo hemos encontrado en las localidades de Altos de Baracán, Roque de los Carrizales, Montaña Catorce Reales, Montaña El Cerco, Pico Yeje, El Tablero y Roque la Fortaleza, y la Calzada de los Antiguos. La distribución de *G. millennium* sp. nov. y de *G. dodrantalis* especie con la que hasta ahora se había confundido, aparecen reflejados en la cartografía U.T.M. (Figura 4).

En general, *G. millennium* prefiere hábitats rocosos y escarpes, formados por las coladas basálticas que dieron origen a las primeras tierras emergidas en el

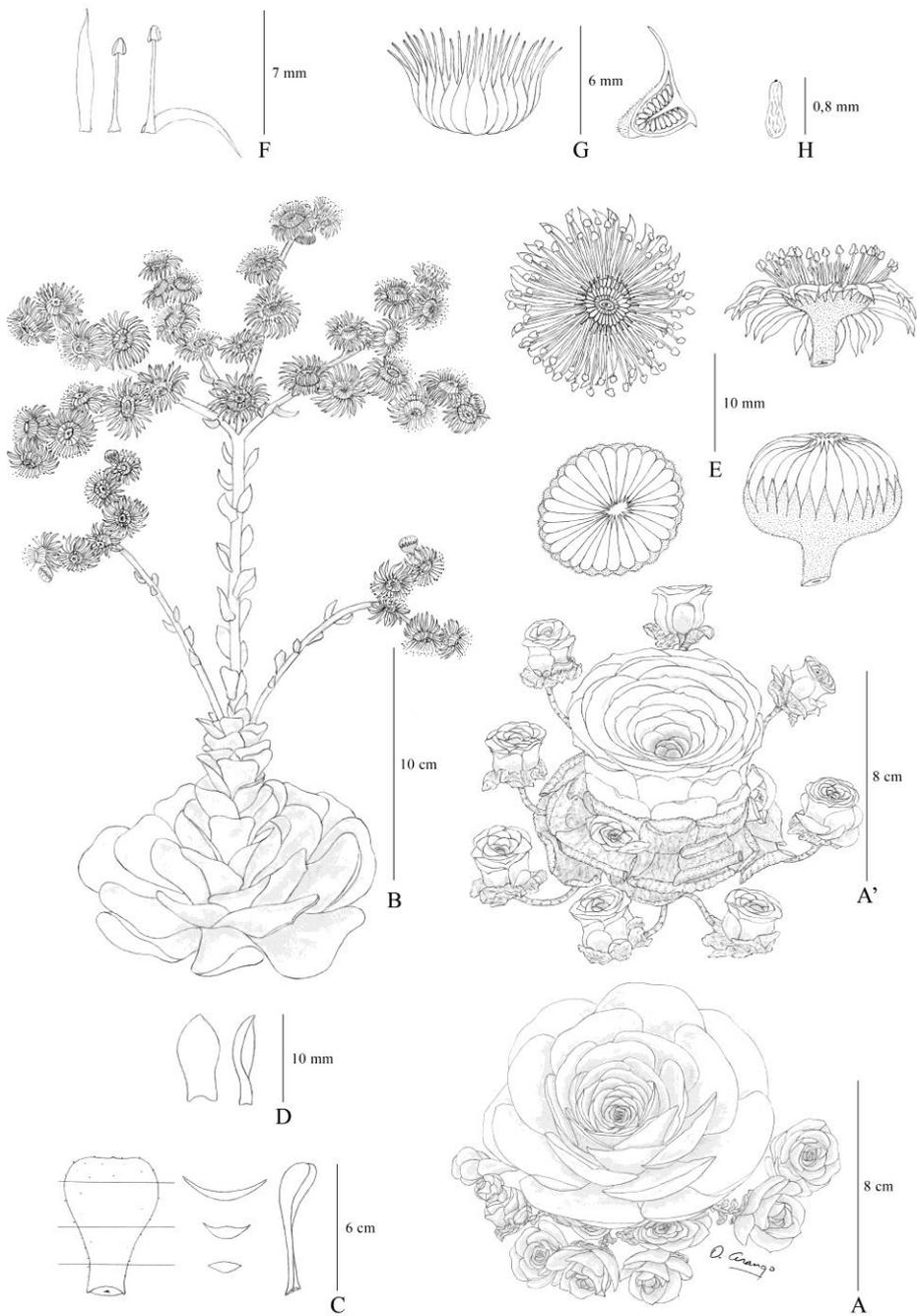


Figura 2. Dibujo de *Greenovia millennium* Arango, sp. nov. **A)** aspecto de la planta durante el período de crecimiento; **A')** planta en la fase de reposo estival; **B)** inflorescencia; **C)** hojas; **D)** brácteas florales; **E)** flores y botones florales; **F)** pétalos y estambres; **G)** carpelos y cavidad placentaria; y **H)** semillas.

Macizo de Teno, en cuyas oquedades se acumulan pequeñas cantidades de tierra y detritus orgánicos; más raramente se observa en suelos arcillosos y pedregosos. Se trata de un elemento con tendencia a formar colonias pequeñas en superficie, pero densas en el número de individuos. Sus poblaciones suelen estar orientadas hacia el oeste, y tienen preferencia por zonas soleadas, expuestas al rebose de los vientos alisios del norte, que con frecuencia se cubren con espesas nieblas que aportan un manto de humedad. Desde el punto de vista bioclimático, su área



Figura 3. *Greenovia millennium* Arango *sp. nov.* en su hábitat. **A)** aspecto típico de la planta durante el período de reposo estival. **B)** aspecto de la planta en la fase metabólicamente activa. **C)** planta con inflorescencia y **D)** detalle de las flores.

de distribución se circunscribe a la zona de transición entre el matorral xerófito y el bosque termoesclerófilo, a altitudes entre 600 y 1000 m s.n.m., con una precipitación anual de 650 a 700 mm, y una temperatura media entre 14 y 16 °C (DEL ARCO *et al.* 2006).

Estado de conservación: El estado de conservación de *G. millennium* no es bueno, a pesar de que todas sus poblaciones se hallan dentro del espacio natural protegido del Parque Rural de Teno (Ley 12/1994). Dado que su área de ocupación es inferior a 25 Km², consideramos que le corresponde la categoría de Vulnerable (VU-2) según la UICN (2012).

Desafortunadamente en los últimos años hemos comprobado como el número de ejemplares en algunas poblaciones de *G. millennium* está disminuyendo considerablemente. Las principales amenazas que están poniendo en peligro la supervivencia de la nueva especie son: 1- Las prolongadas sequías y el aumento progresivo de la temperatura que están afectando su área de distribución. Diversos estudios han constatado el preocupante aumento de la temperatura, la insolación y la sequía en muchas zonas del archipiélago canario como consecuencia del cambio climático en curso, y auguran una disminución catastrófica de numerosos endemismos canarios en las próximas décadas; fenómeno que ya está ocurriendo en la zona donde crece *G. millennium sp. nov.* (SANROMA *et al.* 2010; MARTÍN *et al.* 2012; Expósito *et al.* 2015; PATIÑO *et al.* 2016; MARTÍN & PÉREZ, 2019). 2- El parasitismo de las plantas de *G. millennium* por un miriápodo fitófago estacional (especie no identificada), que se introduce en el interior de la roseta causando la muerte de la planta. Algunos años hemos comprobado los cuantiosos daños que causa este parásito, posiblemente foráneo, en algunas colonias de *G. millennium*. 3- El tráfico ilegal de plantas y el coleccionismo también están contribuyendo a diezmar las poblaciones de la nueva especie, pues varios cultivadores extranjeros la tienen a la venta por Internet.

Discusión y comentarios

La primera cita que identifica a *G. dodrantalis* en el Macizo de Teno corresponde a PRAEGER (1925), quien inicialmente la determinó como *Sempervivum gracile* Christ, y en las publicaciones posteriores pasó a llamarlo “*G. dodrantalis*”, (PRAEGER, 1929, 1932). En su artículo de 1925, el célebre Botánico irlandés expone literalmente: “El Dr. O. Burchard ha descubierto una nueva estación para esta especie en el noroeste de Tenerife, entre Buenavista y Teno, a unos 500 metros de altitud, y corresponde a la misma especie que previamente había encontrado en las cercanías de Santa Cruz, en el Barranco Tajodio” (Traducción del autor).

Ha pasado casi un siglo y hasta ahora no se había reparado en las diferencias morfológicas entre las poblaciones de los dos extremos de Tenerife, Anaga y Teno. Nadie se había detenido a compararlos entre sí, ni con la breve descripción de *S. dodrantale* de WILLDENOW (1809), o con el pliego de Broussonet (B-W 09414-010), con el que Willdenow relacionó el nombre de *S. dodrantale*.

El estudio comparativo del material vivo determinado como *G. dodrantalis* en las localidades de Teno y Anaga, así como del material de herbario de ejemplares procedentes de ambas localidades, nos permitió concluir que se trataba de dos taxones completamente diferentes (ver Tabla I). De hecho, ambas especies son tan diferentes fenotípicamente, que consideramos poco probable que la especiación se haya producido como consecuencia del aislamiento topográfico a partir de un ancestro común en los dos extremos de la isla debido a la irrupción de las construcciones volcánicas del Teide en medio (CARRACEDO *et al.*, 2007), hipótesis que se ha sugerido para otras Crassuláceas (HERNÁNDEZ & BAÑARES, 1996). Por el contrario, consideramos más probable que *G. millennium* y *G. dodrantalis* hayan surgido como dos especies independientes en territorios antiguamente disyuntos, puesto que geológicamente Teno y Anaga fueron dos paleoislas aisladas, generadoras de importante divergencia y especiación vegetal (MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001b; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2011; FERNÁNDEZ DE CASTRO, 2016). De otra parte, consideramos que fenotípicamente *G. millennium* se halla más cerca de las otras dos especies de *Greenovia* con rosetas grandes, *G. aurea* Chr. Smith ex Hornem, de Tenerife y Gran Canaria, y *G. diplocycla* de La Gomera, La Palma y El Hierro, que de *G. dodrantalis* del extremo noreste de Tenerife. (Figura 4).

Las plantas de *G. millennium* exhiben un hábito muy característico y fácilmente reconocible, pues están formadas por una roseta dominante, rodeada de una corona de rosetas satélites de menor tamaño. Durante la fase de crecimiento, las rosetas adquieren forma acopada laxa, y durante la fase de reposo se hacen compactas y adquieren la forma de un capullo de rosa; de hecho, algunos viveros extranjeros la anuncian en Internet como la “rosa verde” o “rosa de montaña”. Las hojas son de color verde pálido, ligeramente glabrescentes en los ejemplares jóvenes, y el margen hialino es poco o nada eroso. La inflorescencia se origina en el centro de la roseta dominante, tiene forma de cima en antela, en la que el eje central termina en una sola flor de mayor tamaño y las ramas florales sobresalen por encima de ésta; las flores poseen de 30 a 34 partes, los pétalos son delgados, fuertemente retrorsos y color amarillo pálido.

Durante el período metabólicamente activo, *G. millennium* y *G. dodrantalis* presentan cierto parecido, lo que posiblemente originó la confusión que ha perdurado hasta el día de hoy, pues ambas especies presentan rosetas acopadas y color verde glauco; sin embargo las rosetas de *G. millennium* son bastante más grandes y no suelen formar matas grandes como las de *G. dodrantalis*, que pueden llegar a estar formadas por 100 o 150 rosetas pequeñas, todas de igual tamaño, que adquieren forma esférica y quedan completamente cubiertas por hojas marcescentes durante la fase de reposo estival (Figura 5); mientras que las rosetas de *G. millennium* conservan las hojas verdes durante toda la estación seca. Así mismo, la inflorescencia de *G. millennium* es bastante más grande, ya que mide 30 a 40 cm de alto, y dobla en tamaño a la pequeña inflorescencia de *G. dodrantalis*, pues etimológicamente “dodrantale” significa de una cuarta o palmo, no superando los 18-22 cm de alto. Así mismo, las flores de *G. millennium* son de mayor tamaño y tienen el doble de partes que las de *G. dodrantalis* (Tabla 1).

Tabla 1. Principales diferencias entre *G. millennium* Arango, *sp. nov.* y *G. dodrantalis* con la que hasta ahora se había confundido.

	<i>Greenovia dodrantalis</i>	<i>Greenovia millennium sp. nov.</i>
Plantas	Matas grandes y compactas, constituidas por numerosas rosetas pequeñas (100 a 150 rosetas) todas del mismo tamaño.	Matas laxas, constituidas por una roseta central dominante y rodeada de 7-15 rosetas satélites de menor tamaño.
Rosetas	De forma acopada en la fase de crecimiento y completamente esférica durante la fase de reposo estival, en la que queda totalmente cubierta por hojas marcescentes. Rosetas pequeñas, todas del mismo tamaño, de 2-4 cm de alto por 3-5 cm de diámetro.	De forma acopada en la fase de crecimiento y de capullo de rosa en la fase de reposo estival, en la que sus hojas permanecen verdes. Roseta dominante de 8-10 cm de alto por 6-8 cm de diámetro, y rosetas secundarias de 4-6 cm de alto por 3-5 cm de diámetro.
Hojas	Lámina de color verde glauco o verde rojizo, forma obovado-espulada de 2,0-3,5 x 1,5-2,0 x 0,1-0,2 cm, glabrescente. Margen hialino, eroso.	Lámina de color verde amarillento, forma obovado-cuneada de 5-7 x 4-5 x 0,2-0,3 cm, glabrescente en los ejemplares jóvenes. Margen hialino, no eroso.
Inflorescencias	Cima globosa pequeña, pauciflora, pubescente, de 10-20 cm de alto por 3-6 cm de ancho, con solo 2-4 ramas florales no dicótomas, cada una con 4-6 flores. Pedúnculo principal completamente cubierto por brácteas obovado-espuladas con el ápex redondeado.	Cima en antela, multiflora, pubescente, de 35-40 cm de alto por 18-25 cm ancho, con 5-10 ramas florales dicótomas en dos ramas floríferas cada una con 8-14 flores. Pedúnculo principal con pocas brácteas oblanceoladas con el ápex agudo.
Botones florales	De forma cónica achatada, con los pétalos unidos en el ápice formando un pequeño pináculo.	De forma elipsoidal aplastado, con los pétalos generalmente no unidos en el ápice formando un orificio central.
Flores	Con 8-22 partes. Pétalos oblanceolados, poco retrorsos. Estambres glabrescentes, de 5 mm de longitud (iguales los antepétalos y los interpétalos).	Con 30-34 partes. Pétalos lineares, estrechos, muy retrorsos. Estambres glabros, los antepétalos de 6 mm de longitud y los interpétalos de 5 mm.
Semillas	Placentación central libre en la que solo se forman 8-10 semillas grandes, redondeadas, y abundantes restos embrionarios.	Placentación central libre en la que se forman 18-24 semillas pequeñas y alargadas, sin restos embrionarios.
Hibridación	No se conoce ningún híbrido natural.	Se han descrito tres híbridos naturales (todos bigenéricos).
Hábitat	Exclusivamente rupícola, en zonas áridas y soleadas.	Rupícola o terrestre, en zonas semi-húmedas, moderadamente soleadas y ventosas.
Fenología	Florece de febrero a marzo.	Florece de marzo a abril.

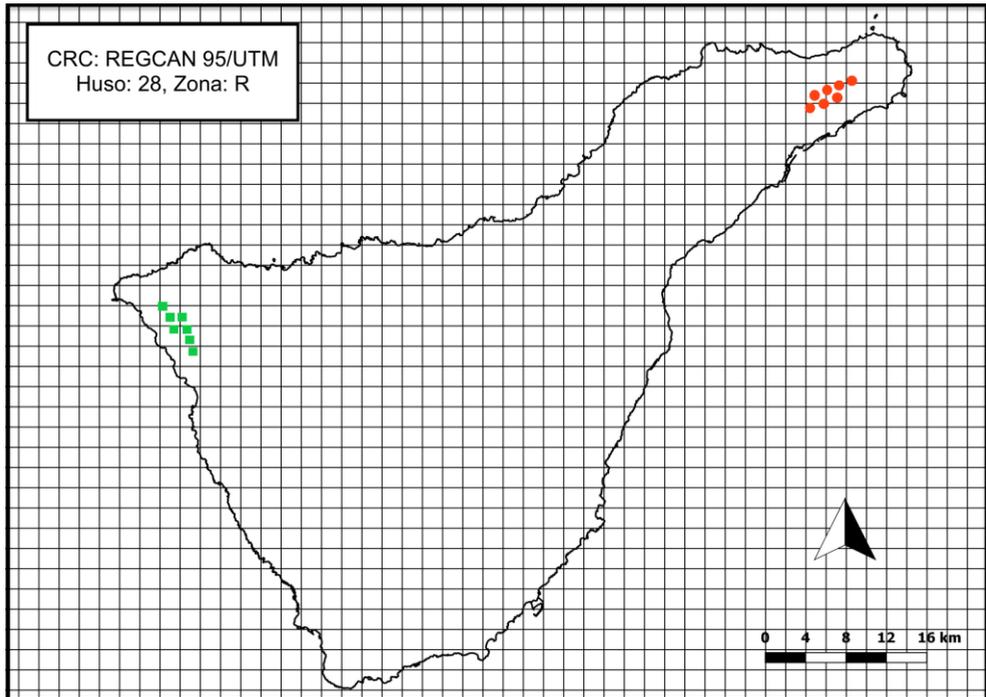


Figura 4.- Mapa U.T.M. de Tenerife con cuadrícula 2 x 2 km. Distribución de *Greenovia millennium* Arango, *sp. nov.* (cuadrados verdes), y de *Greenovia dodrantalis* Willd. (círculos rojos), especie con la que hasta ahora se había confundido.

Aunque infrecuente, *Greenovia aurea* también se distribuye por la vertiente occidental de la isla, pero se encuentra en zonas altas de montaña, entre 800 y 2.000 m s.n.m. en relación a los bosques de pino canario, cotas en las que ya no crece *G. millennium*. Inclusive los ejemplares de *G. aurea* que menciona MES (1995) en su estudio, posiblemente correspondan a *G. millennium*, pues en el barranco del Carrizal no existe *G. aurea*. La nueva especie que describimos se diferencia de *G. aurea* porque las plantas de esta última están formadas por 3 a 6 rosetas todas del mismo tamaño y más grandes que las de *G. millennium*; sus hojas son de color verde glauco, completamente glabras, y con el borde hialino fuertemente eroso; la inflorescencia es frondosa, con mayor número de ramas florales pluridictómas, las flores son de color amarillo intenso y presentan 30 a 35 meras. Por último, *Greenovia millennium* se distingue sin dificultad de *G. aizoon* Bolle, ya que aparte de que este taxón no existe en el extremo occidental de la isla, sus rosetas son bastante más pequeñas, y generalmente están agrupadas formando matas grandes; las hojas son de color verde esmeralda y densamente pubescentes; la inflorescencia es pequeña, globosa, con pocas flores de color amarillo intenso que poseen solamente 20 partes. Aunque *G. diplocycla* no existe en Tenerife, *G. millennium* se diferencia de *G. diplocycla* porque las plantas de esta última están formadas por una sola roseta de mayor tamaño que las de *G. millennium*, las hojas son de color verde glauco, la inflorescencia es más grande y las flores poseen solamente 18 a 20 partes.

Greenovia millennium parece ser un taxón bastante hibridógeno, del que al menos se conocen dos híbridos intergenéricos con *Aeonium*, a los que añadimos un nuevo híbrido natural que se describe a continuación, fruto del cruce con *A. urbicum* subsp. *meridionale*. Por el contrario, llama la atención que para *G. dodrantalis*, la especie de Anaga con la que siempre se había confundido, no se ha descrito ni se conoce ningún híbrido natural.

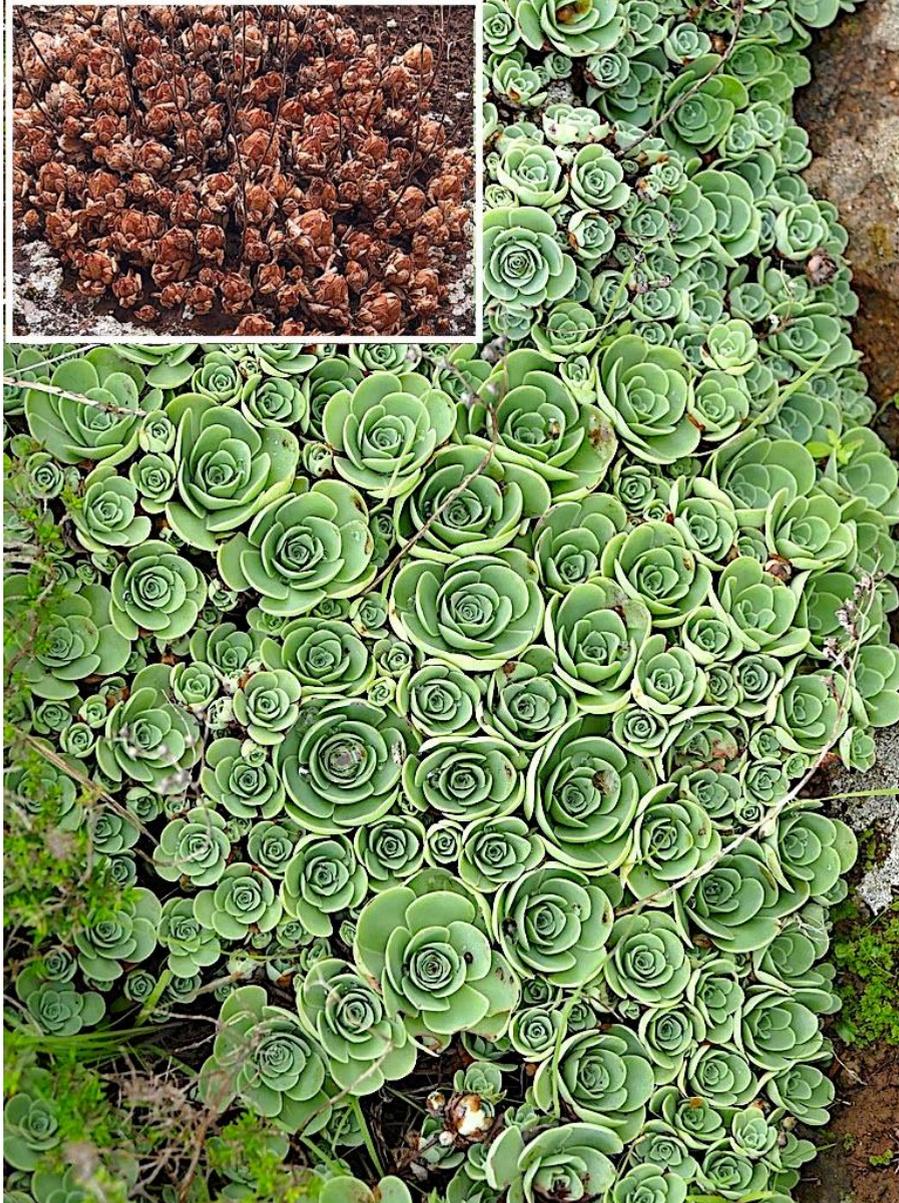


Figura 5.- Hábito de la planta de *Greenovia dodrantalis* Willd., especie con la que se había confundido a *Greenovia millennium* sp. nov. Recuadro superior: la planta durante el período de reposo estival. (Foto cortesía de Ignacio Rocha).

Clave para distinguir las cinco especies que forman el género *Greenovia* en las Islas Canarias

- 1.- Hojas densamente pubescente-glandular.
Plantas con múltiples rosetas pequeñas (4-5 cm de diámetro) agrupadas formando matas grandes, hojas de color verde esmeralda, flores con 17-20 partes ***G. aizoon***
- 1'.- Hojas glabras o glabrescentes 2, 2'
- 2.- Hojas completamente glabras.
Planta con 3-5 rosetas grandes (8-20 cm de diámetro), de color verde glauco, flores con 30-35 partes ***G. aurea***
- 2'.- Hojas glabrescentes 3, 3'
- 3.- Plantas con una sola roseta grande (12-18 cm de diámetro) de color verde glauco, flores con 18-20 partes ***G. diplocycla***
- 3'.- Plantas con rosetas pequeñas, o con una roseta central más grande rodeada de otras más pequeñas a su alrededor 4, 4'
- 4.- Plantas con rosetas pequeñas (3-5 cm de diámetro), agrupadas formando matas grandes con 100-150 rosetas, hojas de color verde glauco o rojizo, flores con 18-22 partes ***G. dodrantalis***
- 4'.- Plantas con una roseta central dominante de tamaño mediano (6-8 cm de diámetro) y 6-15 rosetas secundarias más pequeñas a su alrededor, hojas de color verde amarillento, flores con 30-34 partes ***G. millennium* sp. nov.**

2.- Híbridos de *Greenovia millennium* Arango sp. nov.

Hasta el momento, se conocen tres híbridos naturales de *G. millennium*, y los tres son bigenéricos con *Aeonium*; dos de ellos fueron descritos hace bastante tiempo, y el tercero se describe a continuación:

2.1-. *xGreenonium rochae* Arango, *nothosp. nov.*

Greenovia millennium Arango x *Aeonium urbicum* (Chr. Smith ex Hornem.) Webb & Berthelot. subsp. *meridionale* Bañares.

HOLOTYPUS: España, Islas Canarias, Tenerife, cercanías de Teno Alto, sendero PR-TF 51, Altos de Baracán, 850 m s.n.m., Leg.: O. Arango, 18-08-2019 (rec. 08-04-2015), TFC: 53.344. *Isotypus* en LPA: 38602. (Icón, Figura 6).

Diagnosis: *Perennial monopodial-monocarpic subshrub, size intermediate between parents, 20-25 cm tall. Stems to 1.5-2.0 cm in diameter, brown and smooth bark. Leaf rosette cup-shape, moderately dense, 12-15 cm in diameter. Phyllotaxy: 3/8. Leaves spatulate-cuneate, 7-8 x 4-4.5 cm. and 2-3 mm thick, lamina slightly concave, puberulent, olive green, hyaline leaf margin with short cilia and glandular hairs intermixed. Inflorescence in anthela cymose, glandular-pubescent, laxe, 20-22 cm x 8-10 cm, floral stems covered by bracteas oblanceolate with apex retrorse, and 8-10 peduncles dichotomous in two floral*

branches. Pedicels and chalice glandular-pubescent. Flowers 12 merous, radial flat corolla, 1.8 cm in diameter; petals linear-lanceolate, glabrate, pale yellow. Stamen filaments glabrate, the antepetalous longer than the interpetalous; gold yellow ovoid anthera; carpels white, with ovarios compressed, glabrate, and styles glabrous, divergent from the base. Nectariferous glands absent. (Figura 7).

Planta subarborescente perenne, monopódica-monocárpica, de porte y características intermedias entre los progenitores, de 20-25 cm de alto, constituida por un tallo único, erecto, de 1,5-2,0 cm de sección, corteza lisa, de color marrón, con cicatrices foliares planas, romboideas alargadas, de 7 x 2 mm. **Roseta** foliar de forma acopada, moderadamente densas, de 12-15 cm de diámetro. Filotaxis: 3/8. **Hojas** espatulado-cuneadas, de 7-8 cm de largo por 4-4,5 cm de ancho y 2-3 mm de grosor, lámina ligeramente cóncava, de color verde oscuro, puberulenta, con indumento constituido por pelos muy cortos como los de *A. urbicum* subsp. *meridionale*; margen foliar ligeramente hialino, provisto de cilios cortos, de 0,2 mm longitud con una densidad de 20-24 cilios x cm lineal en la parte más ancha de la lámina, entre los que se intercalan algunos pelos glandulares más largos; ápex redondeado con pequeño apículo y base cuneada, sésil. **Inflorescencia** cimosa en antela, con las ramas florales sobresaliendo por encima de la flor central en la que termina el raquis, densamente pubescente glandular, de 20-22 cm de alto desde la roseta por 8-10 cm de ancho en la base, completamente cubierto por brácteas oblanceolado-cuneadas con el ápex retrorso; y 8 a 10 ramas florales dicótomas en el 1/3 distal en 2 ramas floríferas, cada una de ellas con 6-8 flores con antesis secuencial. Pedicelos de 4-5 mm de longitud, pubescentes. **Cáliz** con segmentos en forma de triángulo isósceles, alargados, agudos, de 2,5 de largo por 1,2 mm de ancho, hendidos hasta la unión con el receptáculo, densamente pubescente glandular. **Botones florales** cónicos, con los pétalos ligeramente sinistrorsos. **Flores** con 12 (10-14) partes, corola radial plana, de 1,8 cm de diámetro; **pétalos** linear-lanceolados, glabrescentes, con el ápice agudo, apiculados, de 7-7,5 mm de largo por 1,8-2,0 mm de ancho, de color amarillo pálido (PMS 602 de Pantone®; consulta julio 2019). **Estambres** con filamentos cilíndricos, delgados, glabrescentes, de color blanco, los antepétalos más largos que los interpétalos, cuyas anteras maduran antes, antepétalos de 6 mm e interpétalos de 5,5 mm de longitud. **Anteras** pequeñas, ovoideas, basifijas, ditecas, de color amarillo intenso. **Carpelos** con ovarios de 2,0 x 1,5 x 1,0 mm, de color blanco, glabrescentes en el borde abaxial, sin protuberancias; estilos de 2,5 mm de longitud, de color blanco-verdoso con el estigma amarillo, glabros, divergentes desde la base. **Nectarios** ausentes. **Semillas** cilíndricas ligeramente engrosadas en la base, de 4,0 x 0,2 mm. **Fenología**: florece de julio a agosto.

Etimología: Notoespecie dedicada a Ignacio Rocha Fernández, profesional de Magisterio en Tenerife y experto conocedor del medio natural de las Islas Canarias.

Comentarios: Se trata de un nototaxón infrecuente en la naturaleza, que fue encontrado viviendo entre sus progenitores. Las plantas están constituidas por un tallo grueso, corto, y sin ramificaciones, caracteres sin duda obtenidos de *A. urbicum* subsp. *meridionale*; el tallo termina en una roseta única de tamaño mediano y forma acopada; las hojas son de color verde oliva, puberulentas, con el

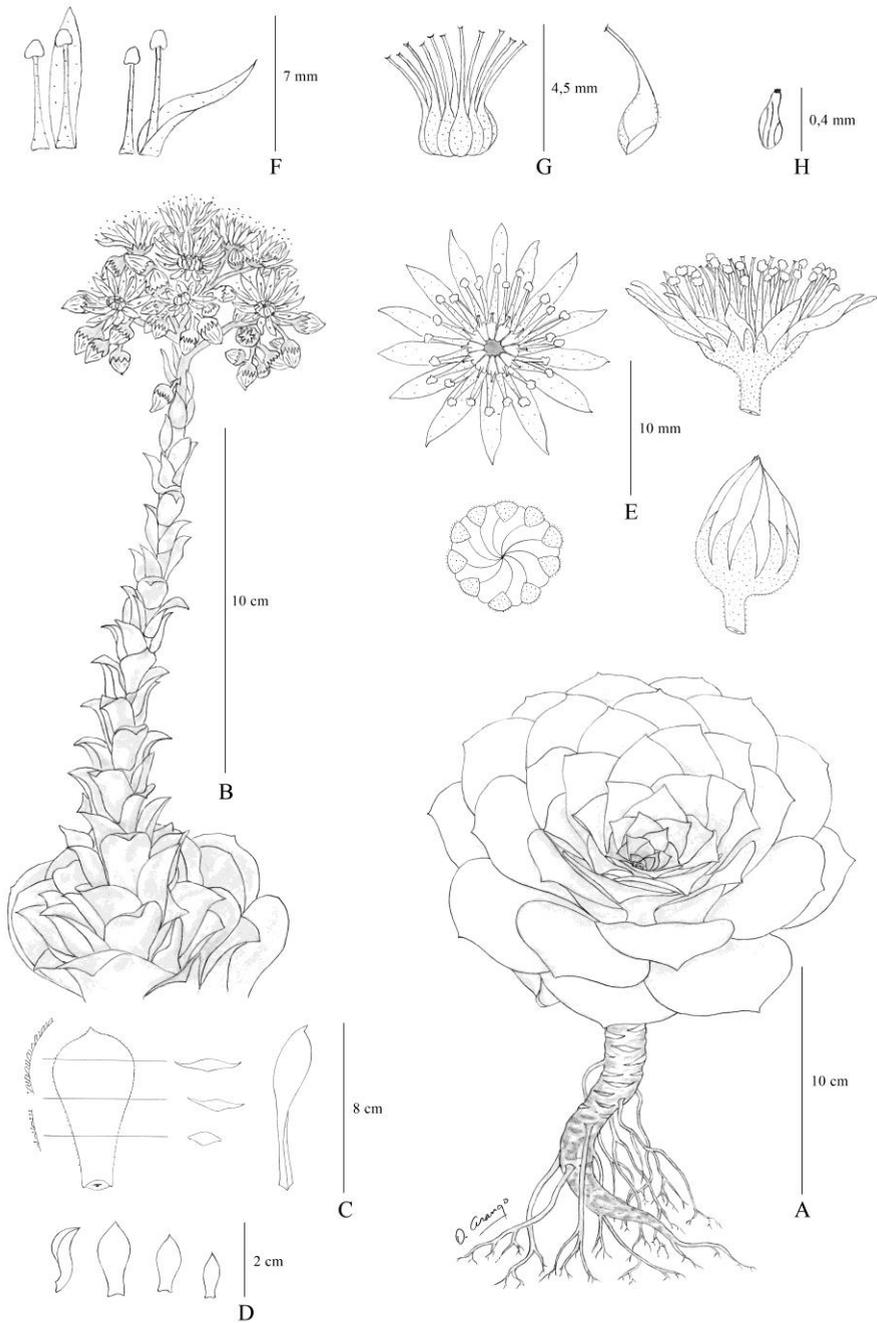


Figura 6. Dibujo de *xGreenonium rochae* Arango, *nothosp. nov.* **A)** aspecto general de la planta; **B)** inflorescencia; **C)** hojas y detalles del margen; **D)** brácteas de la inflorescencia; **E)** flores y botones florales; **F)** pétalos y estambres; **G)** carpelos; **H)** semillas.



Figura 7. *xGreenonium rochae* Arango, *nothosp. nov.* A) aspecto general de la planta. B) inflorescencia.

margen ligeramente hialino, provisto de pequeños cilios y pelos glandulares intercalados; la inflorescencia es cimosa en antela como en *G. millennium*, pequeña, con el tallo central pubescente y cubierto por numerosas brácteas; las flores son de color amarillo pálido, con 12 partes y carecen de escamas nectaríferas.

Para el diagnóstico diferencial de *xG. rochae* se tuvieron en cuenta dos híbridos intergenéricos descritos en el Macizo de Teno en el extremo NO de Tenerife, y dos híbridos entre especies del género *Aeonium*, en los que en su génesis había participado alguno de los progenitores del nuevo híbrido que describimos. En primer lugar, *xG. rochae* se distingue fácilmente de *xG. gordonii* Arango, ya que las plantas de este último son achaparradas, de hábito ramificado y los tallos rugosos; las rosetas son más pequeñas que las de *xG. rochae*, las hojas son más gruesas, glabras, y de color verde glauco. También se incluyó en el diagnóstico diferencial a *xG. bramwellii* Rowley ex Heath, un híbrido que solamente se conoce en cultivo a partir de semillas recolectadas en el barranco del Carrizal (PRAEGER, 1929); la planta referida por Praeger se diferencia de *xG. rochae* por el hábito ramificado, las rosetas pequeñas completamente planas y las hojas con el margen fuertemente eroso, provisto de apéndices largos e irregulares.

xGreenonium rochae se distingue fácilmente de los dos híbridos entre especies del género *Aeonium* presentes en la zona. De *A. x mixtum* Heath, se diferencia porque las plantas de este último son de mayor tamaño, 30-50 cm de alto, ramificadas y con los tallos rugosos; las rosetas son aplanadas, poco densas, y las hojas de color verde oscuro con el margen rojo; la inflorescencia es en panícula piramidal, glabra, con flores de color blanco con matices rosados, y poseen escamas nectaríferas. Del mismo modo, *xG. rochae* se diferencia de *A. x tenense* Bramwell & Rowley ex Heath, porque las plantas de este último son más grandes y de hábito ramificado, las rosetas son aplanadas, con las hojas glabras, de color verde oscuro y el margen rojo; las flores son de color blanco amarillento con matices rojizos, y poseen escamas nectaríferas.

Por último, se revisa el confuso tratamiento sistemático que se ha dado a los dos híbridos intergenéricos descritos previamente en los que *G. millennium* es uno de sus progenitores:

2.2-. *xGreenonium gordonii* Arango, *nom. nov.*

Greenovia millennium Arango x *Aeonium haworthii* Salm-Dyck ex Webb & Berthelot

≡ *xGreenonium rowleyi* Bramwell ex Heath, *Calyx* 2(2): 59, 1992; *Aeonium x gordonii* Bañares, *Vieraea* 35: 9-32, 2007; *Aeonium x gordonii* Arango, *Vieraea* 44: 127-132, 2016.

Los cambios taxonómicos y nomenclaturales que ha sufrido este nototaxón a lo largo de su historia se resumen de la siguiente manera:

- PRAEGER (1929) describe e ilustra el híbrido intergenérico que designa con los nombres de los dos parentales como era habitual en sus publicaciones: *G. dodrantalis* x *A. haworthii*.
- JACOBSEN & ROWLEY (1973) publican un listado de nombres y combinaciones nuevas, y crean el nombre *A. x rowleyi* Bramwell *nom. nov.*, pero no aportan diagnosis ni designan *typus*; además, consideran erróneamente que los progenitores son *A. smithii* x *A. spathulatum*.
- HEATH (1992) mantiene el epíteto *rowleyi*, lo denomina *xGreenonium rowleyi* y designa como *lectotypus* el dibujo 24 de la plancha XIV del artículo de PRAEGER (1929); pero considera erróneamente que los progenitores son *A. haworthii* y *G. aurea*.
- BAÑARES (2007) opina que el nombre *A. x rowleyi* es incorrecto puesto que corresponde a otro híbrido natural; lo denomina *A. x gordonii* Bañares y conserva el *lectotypus* designado por HEATH (1992).
- ARANGO (2016) descubre por primera vez el híbrido en la naturaleza, mantiene el nombre *Aeonium x gordonii* y designa como *neotypus* el pliego 52.469 (TFC). Además, ratifica la validez de los taxones parentales propuestos por Praeger.

- Finalmente, consideramos que el epíteto que le corresponde a este híbrido es el propuesto por BAÑARES (2007), y el *typus* el designado por HEATH (1992), Art. 40.4, Código de Melbourne, 2012; Código de Shenzhen, 2018, pero con la fórmula para los híbridos intergenéricos *xGreenonium* (TURLAND *et al.* 2018).

2.3-. *xGreenonium bramwellii* Rowley ex Heath, *Calyx* 2(2): 59, 1992.

Greenovia millennium Arango x *Aeonium spathulatum* (Hornem.) Praeger.

≡ **A. x *davidii*** Bañares *Vieraea* 35: 12, 2007.

Los cambios taxonómicos y nomenclaturales que ha sufrido este nototaxón a lo largo de su historia se resumen de la siguiente manera:

- PRAEGER (1929) describe e ilustra el híbrido intergenérico que designa con el nombre de los dos parentales como era habitual en sus publicaciones: *G. dodrantalis* x *A. spathulatum*.
- JACOBSEN & ROWLEY (1973) publican un listado de nuevos nombres y combinaciones, y crean el nombre *A. x bramwellii* Rowley *nom. nov.*, pero no aportan diagnosis ni designan *typus* nomenclatural. Consideran erróneamente que los progenitores son *A. canariense* x *A. cuneatum*.
- HEATH (1992) mantiene el epíteto *bramwellii*, lo denomina *xGreenonium bramwellii* Rowley, y designa como *lectotypus* el dibujo 26 de la plancha XV de la publicación de PRAEGER (1929). Mantiene los progenitores propuestos por Praeger (1929).
- BAÑARES (2007) injustificadamente considera que el epíteto *bramwellii* no es correcto ya que había sido utilizado para designar un híbrido de otro género (*Aichryson*), y lo denomina *A. x davidii* Bañares.
- Finalmente, consideramos que tanto el nombre, como el *typus* que le corresponde a este híbrido, son los propuestos por HEATH (1992).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Águedo Marrero Rodríguez el análisis ponderado y los sabios consejos que generosamente me aportó, pues fueron fundamentales para disipar mis dudas respecto a la descripción de la nueva especie dentro del género *Greenovia*. A Ignacio Rocha Fernández, experto conocedor del medio natural de Tenerife, le agradezco su valiosa ayuda para localizar las poblaciones de *G. dodrantalis* en Anaga, ya que fueron fundamentales para poder compararlas con la nueva especie de Teno. Así mismo, agradezco a Juan Ramón Acebes Ginovés, curator del Herbario TFC, su inestimable colaboración durante el proceso de identificación de la nueva especie, y por facilitarme la designación de un espécimen recolectado por él como holotipo de la nueva especie. A Cristina González Montelongo le agradezco las facilidades que siempre me ha dado para

consultar el material del herbario TFC y su valiosa ayuda en la confección de los mapas, pero sobre todo le agradezco su amistad y sus acertados comentarios. Por último, agradezco a Jesús Matallanas García la revisión del manuscrito, pues es un lujo tener como corrector a un Catedrático de Biología y castellano de pura cepa.

REFERENCIAS

- ARANGO, O., 2016.- Primera observación en la naturaleza de *Aeonium x gordonii* (Crassulaceae) y designación de neotipo, Tenerife, islas Canarias. *Vieraea* 44: 127-132.
- BAÑARES, A., 2007.- Híbridos de la familia Crassulaceae en las Islas Canarias IV. *Vieraea* 35: 9-37.
- BERGER, A., 1930.- Crassulaceae. In: A. Engler & K. Prantl (eds), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 18: 352-483. Leipzig, Willhelm Engelmann.
- BOLLE, C., 1859.- *Greenovia gracilis*. Addenda ad floram Atlantidis, praecipue insularum Canariensium Gorgadumque. *Bonplandia* (Hannover), 7: 242.
- BRAMWELL, D. & Z. BRAMWELL, 2001.- *Flores silvestres de las Islas Canarias*. 4ª edición. Editorial Rueda, Madrid. 160-176; 437 pp.
- BURCHARD, O., 1929.- Beiträge zur Ökologie und Biologie der Kanarenpflanzen, pp: 142, *Bibliotheca Botanica*, 98: 1-262. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.
- CARRACEDO, J. C., E. RODRÍGUEZ BADIOLA, H. GUILLOU, M. PATERNE, S. SCAILLET, F.J. PÉREZ, R. PARIS, U. FRA-PALEO & A. HANSEN, 2007.- Eruptive and structural history of Teide volcano and rift zones of Tenerife, Canary Islands. *Geological Society of America Bulletin*. 119: 1027-1051.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., C. GARCÍA-VERDUGO, A. MARRERO-RODRÍGUEZ, D.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, D.J. CRAWFORD & M.E. MORT, 2017.- Island ontogenies, syngameons, and the origins and evolution of genetic diversity in the Canary Islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 27: 9-22.
- CRANG R., S. LYONS-SOBASKI & R. WISE, 2018.- Plant Anatomy. A concept-based approach to the estructura of seed plants. Springer Nature, Cham. pp: 620-624. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-77315-5>
- DEL ARCO M., P.L. PÉREZ DE PAZ, J.R. ACEBES, J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO, J.A. REYES-BETANCORT, J.A. BERMEJO, S. DE ARMAS & R. GONZÁLEZ, 2006.- Bioclimatology and climatophilous of Tenerife (Canary Islands). *Annales Botanici Fennici*, 43: 167-192.
- EMERSON B.C., 2002.- Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular Ecology*, 11: 951-966.
- EXPÓSITO, J., J.C. ALBANO, J. PÉREZ, J.P. DÍAZ & D. TAIMA, 2015.- High-Resolution future projections of temperature and precipitations in the Canary Islands. *Journal of Climate*, 28: 7846-7856.
- FERNÁNDEZ DE CASTRO, A., 2016.- Islas dentro de islas: biología y conservación del paleoendemismo macaronésico *Navaea phoenicea* (Vent.) Webb & Berthel. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M., L. DE NASCIMENTO, R. OTTO, J.D. DELGADO, E. GARCIA-DEL-REY, J.R. ARÉVALO & R.J. WITTAKER, 2011.- A reconstruction of paleo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forest. *Journal of Biogeograph.*, 38: 226-246.
- FISHBEIN M., C. HIBSCH-JETTER, D.E. SOLTIS & L. HUFFORD, 2001.- Phylogeny of Saxifragales (Angiosperms, Eudicots): analysis of a rapid ancient radiation. *Systematic Biology*. 50, pp. 817-847.
- HAM, R.C.H.J. VAN & H. 'T HART, 1998.- Phylogenetic relationships in the *Crassulaceae* inferred from chloroplast DNA restriction size variations. *American Journal of Botany*. 85(1): 123-134.
- HEATH, P.V., 1992.- The type of *Aeonium webb & Bertheloth*. *Calyx* 2(2): 56-59.
- HERNÁNDEZ, E. & Á. BAÑARES, 1996.- *Aeonium volkerii* sp. nov., nuevo endemismo de la isla de Tenerife, Islas Canarias (Crassulaceae). *Vieraea* 25: 159-168.
- JACOBSEN, H. & G.D. ROWLEY, 1973.- Some name changes in succulent plants. Part V. *The National Cactus and Succulent Journal*, 28(1): 4-6
- JAÉN, R., 2014.- Aplicabilidad del concepto de "código de barras de ADN" a la flora endémica de Canarias/ Applicability of the "DNA barcoding" concept to the endemic flora of the Canary Islands. Tesis Doctoral. University of La Laguna, Tenerife.
- JORGENSEN, T.H. & J. FRYDENBERG, 1999.- Diversification in insular plants: inferring the phylogenetic relationship in *Aeonium* (Crassulaceae) using ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Nordic Journal of Botany* 19: 613-621.

- JORGENSEN, T.H., 2002.- The importance of phylogeny and ecology in microgeographical variation in the morphology of four Canarian species of *Aeonium* (Crassulaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 521-533.
- JORGENSEN, T.H. & J.M. OLENSON, 2000.- Growth rules based on the modularity of the Canarian *Aeonium* (Crassulaceae) and their phylogenetic value. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 132, 223-240.
- JORGENSEN, T.H. & J.M. OLENSON, 2001.- Adaptive radiation of island plants: evidence from *Aeonium* (Crassulaceae) of the Canary Islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4: 29-42.
- KIM, S.C., P. MCGOWEN, J.C. LUBINSKY, M.E. BARBER, M.E. MORT, & A. SANTOS-GUERRA, 2008.- Timing and tempo of early and successive adaptive radiations in Macaronesia. *PLoS One*, 3: 1-7.
- LEMS, K., 1960.- Botanical notes on the Canary Islands. 2. The evolution of plant forms in the islands: *Aeonium*. *Ecology*, 41, 1-17.
- LIU, H.-Y., 1989.- *Systematics of Aeonium (Crassulaceae)*. - Special Pub. Nat. Mus. Nat. Sci. Taiwan 3.
- LODÉ, J., 2010.- *Plantas suculentas de las Islas Canarias. Guía de identificación fácil*. Ed. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. 108-111pp.
- MARRERO, Á., 1992.- Evolución de la flora canaria. In: Kunkel, G. (Ed.). *Flora y vegetación del Archipiélago Canario. Tratado Florístico, 1a parte*. Edirca, Las Palmas de Gran Canaria.
- MARRERO, Á., 2004.- Procesos evolutivos en plantas insulares, el caso de Canarias. En Fernández-Palacios & Morici, eds., *Ecología Insular / Island Ecology*, 305-356. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET) y Cabildo Insular de La Palma. Santa Cruz de Tenerife.
- MARRERO, Á. & J. FRANCISCO-ORTEGA, 2001a.- Evolución en islas: la metáfora espacio-tiempo-forma. In: J. M. Fernández-Palacios & J. L. Martín-Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 133-140. Publicaciones Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.
- MARRERO, Á. & J. FRANCISCO-ORTEGA, 2001b.- Evolución en islas: la forma en el tiempo. In: J. M. Fernández-Palacios & J. L. Martín-Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, pp. 141-150. Publicaciones Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.
- MARTÍN, J.L., J. BETHENCOURT & E. CUEVAS-AGULLÓ, 2012.- Assessment of global warming on the island of Tenerife, Canary Islands (Spain). Trends in minimum, maximum and mean temperatures since 1944. *Climatic Change*, 114: 343-355. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0407-7>
- MARTÍN J.L. & M.J. PÉREZ, 2019.- *Cambio climático en Canarias. Impactos*. Gobierno de Canarias, Publicaciones Turquesa, Sta. Cruz de Tenerife.
- MAY, R.M., 1990.- Taxonomy as destiny. *Nature* 347, 129-130.
- MES, T.H.M., 1995.- Phylogenetic and systematic implications of chloroplast and nuclear spacer sequence variation in the Macaronesian Sempervivoideae and related Sedoideae (Crassulaceae). In: H't Hart & U. Eggli (eds.): 30-44. *Evolution and Systematics of the Crassulaceae*. Backhuys Publisher. Leiden.
- MES, T.H.M., J. VAN BREDERODE, H't HAR, 1996.- Origin of the woody macaronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. *Botanica Acta* 109: 477-491.
- MORT, M. E., D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS-GUERRA, 2001.- Phylogenetic relationships and evolution of the Crassulaceae inferred from *matK* sequence data. *American Journal of Botany*. 88: 76-91.
- NIXON, K.C. & J.M. CARPENTER, 1996.- On simultaneous analysis. *Cladistics*, 12: 221-241.
- PANTONE, GUÍA DE REFERENCIA DE COLORES.- <http://www.pantone-colours.com/> [Consultado: 12 de junio de 2019].
- PATIÑO, J., G.R. MATEO, F. ZANATTA, A. MARQUET, S.C. ARANDA, P.A. BORGES, G. DIRKSE, R. GABRIEL, J.M. GONZALEZ-MANCEBO, A. GUIBAN, J. MUÑOZ, M. SIM-SIM & A. VANDERPROORTEN, 2016.- Climate threat on the Macaronesian endemic bryophyte flora. *Scientific Reports* 6: 29156. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep29156>
- PILON-SMITS, E.A.H., H. 'T, J.W. MAAS, J.A.N., MEESTERBURRIE, R. KREULER & J. VAN BREDERODE, 1992.- The evolution of the crassulacean acid metabolism in *Aeonium* inferred from carbon isotope composition and enzyme activities. *Oecologia*: 91, p. 548-553.
- PRAEGER, R. L., 1925.- Notes on Canarian and Madeira Semperviva. *Trans. Bot. Soc. Edimburgo* 29, pp: 215.
- PRAEGER, R.L., 1929.- Semperviva of the Canary Islands area. *Proc. Roy. Irish Acad.* 38B (15): 454-499.
- PRAEGER, R.L., 1932.- *An account of the Sempervivum Group* (Reprint 2012). Plant Monograph reprints J. Cramer & H. K. Swann, Stuttgart.
- SANROMA, E., E. PALLE & A. SANCHEZ-LORENZO, 2010.- Long-term changes insolation and temperatures at different altitudes. *Environmental Research Letters* 5 (2010) 024006 (6pp). DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/5/2/024006>

- SCHULZ, R., 2007.- *Aeonium in habitat and cultivation*. Everbest Printing Co. Ltd, China. 78pp.
- TENHUNEN, J.D., L.C. TENHUNEN, H. ZIEGLER, W. STICHLER, & O.L. LANGE, 1982.- Variation in carbon isotope ratios of Sempervivoidea species from different habitats of Tenerife in the spring. *Oecology* 55: 217-224.
- THIV, M., K. ESFELD & M. KOCH, 2010.- Studying adaptive radiation at the molecular level: a case study in the Macaronesian Crassulaceae-Sempervivoideae. In Glaubrecht, M. (ed.). *Evolution in Action - Adaptive Radiations and the Origins of Biodiversity*. pp. 35-59. Springer Verlag, Heidelberg. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-12425-9_3
- TURLAND N.J., J.H. WIERSEMA, BARRIE F.R., W.R. GREUTER, D.L. HAWKSWORTH, P.S. HERENDEEN, S. KNAPP, W.-H. KUSBER, D.-Z. LI, K. MARHOLD, T.W. MAY, J. MCNEIL, A.M. MONRO, J. PRADO, M.J. MICHEL, G.F. SMITH & J.H. WIERSEMA, 2018.- Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas, (Código de Shenzhen, China).
- WEBB P.B. & S. BERTHELOT, 1836-1840.- *Histoire naturelle des Îles Canaries. Géographie Botanique*, 3 (2.1). París.
- UICN, 2012.- *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición*. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34pp. Originalmente publicado como IUCN Red List categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012).
- WILLDENOW, C.L., 1809.- *Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis*. Berolini. (Reprint 2015). Lightning Source UK, Ltd.