

CONFIRMACION EXPERIMENTAL DEL RANGO DE ESPECIE PARA *AEONIUM MASCAENSE* BRAMWELL (CRASSULACEAE)

OCTAVIO ARANGO TORO

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

Recibido: diciembre-2015

Palabras clave: *Aeonium mascaense*, taxonomía, sistemática, síntesis artificial, híbridos, generación F1, generación F2, Islas Canarias.

Key words: *Aeonium mascaense*, taxonomy, systematics, artificial synthesis, hybrids, F1 generation, F2 generation, Canary Islands.

RESUMEN

Poco tiempo después de que *A. mascaense* fuera descrito como una nueva especie, se puso en duda su rango sistemático al considerarlo un híbrido natural fruto del cruce entre *A. haworthii* y *A. sedifolium*. Recientemente se ha vuelto sobre el supuesto origen híbrido de *A. mascaense* y han sido propuestos otros posibles parentales, *A. haworthii* y *A. decorum*. Para dilucidar este asunto, procedimos a sintetizar artificialmente dicho taxón cruzando todos los parentales que han sido sugeridos (F1), así como cruces de *A. decorum* y *A. sedifolium*. Igualmente se procedió a reproducir sexualmente *A. mascaense* por autocruzamiento controlado (F2). De los resultados obtenidos, se desprende que *A. mascaense* no es el resultado de tales cruzamientos y se comporta desde el punto de vista de su biología reproductiva como una verdadera especie, ya que en la progenie no se observa la segregación de caracteres propia de los híbridos. Finalmente se recomienda la reintroducción de esta especie en su lugar de origen en donde se da por extinguida.

SUMMARY

Few years after *A. mascaense* being described as a new species, its systematic rank was called into question due to its being considered a natural hybrid, that is, the result of the cross between *A. haworthii* and *A. sedifolium*. At present, the supposed hybrid origin of *A. mascaense* continues to be hold and other possible parentals have been proposed: *A. haworthii* and *A. decorum*. In order to elucidate this issue, we have proceed to synthesize artificially this taxon by a crossing of all the parentals that have been proposed (F1), as well as to reproduce sexually *A. mascaense* by self-crossing (F2). From the obtained results, it becomes clear that *A. mascaense* is not a natural hybrid and that it behaves, from the point of view of its reproductive biology as a true species, given that in its progeny the segregation of characters, typical of the hybrids, is not observed. Finally, it is recommended the reintroduction of this species in its original habitat, where it is considered extinct.

INTRODUCCIÓN

BRAMWELL (1984) describió *Aeonium mascaense* como una nueva especie procedente del Barranco de Masca en la Isla de Tenerife. Posteriormente LIU (1989) en su monografía "Systematics of *Aeonium* (Crassulaceae)" consideró que *A. mascaense* Bramwell no era una especie verdadera sino un híbrido natural entre *A. haworthii* (Salm-Dyck ex Webb & Berthel.) Webb & Berthel. y *A. sedifolium* (Webb ex Bolle) Pit. & Proust (LIU, 1989).

Ha pasado más de un cuarto de siglo desde que se pusiera en duda el rango específico de *A. mascaense* y todavía no se ha determinado la verdadera posición taxonómica que le corresponde a este taxón. Pero tal consideración no fue tenida en cuenta por los autores sobre flora de Canarias (HANSEN & SUNDING, 1993; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001; BAÑARES & ACEVEDO, 2003, 2004). Sin embargo en recientes publicaciones especializadas se ha vuelto a proponer el posible origen híbrido de *A. mascaense*, pero asignándole nuevos parentales, ya que consideran que puede ser el resultado del cruce entre *A. decorum* webb ex Bolle y *A. haworthii*, sin otro argumento que la simple coincidencia fenológica y geográfica en el lugar de origen de *A. mascaense* (BAÑARES, 2015a).

El objetivo de este estudio es dilucidar si *A. mascaense* se puede considerar como una especie verdadera o como un híbrido natural fruto del cruce entre alguna de las diversas especies simpátricas con las que convive, como han sugerido diversos autores.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los taxones utilizados para el presente estudio proceden de ejemplares en cultivo *ex situ*. Las plantas de *A. haworthii*, *A. sedifolium* y *A. mascaense*, procedían a su vez de la región de Teno en Tenerife y *A. decorum* var. *decorum* procedía de Las Toscas en la vecina isla de La Gomera. Todas estas especies con $2n=36$, crecen de forma más o menos simpátricas en el Barranco de Masca, en la isla de Tenerife (Islas Canarias), lugar que constituye el *locus classicus* y único natural de *A. mascaense*. Todos los ejemplares presentaban las características taxonómicas propias de cada una de las especies, según las descripciones recogidas por diversos autores (BRAMWELL, 1984; LIU, 1989; LODÉ, 2010; BAÑARES, 2015a). El período de floración de las cuatro especies en cultivo fue de mayo a junio, siendo *A. sedifolium* el último en florecer y el material de herbario prensado y secado se ha depositado en TFC y otros herbarios. Los posibles parentales de *A. mascaense* están considerados diploides ($2n=36=2x$) en *A. sedifolium* y *A. decorum*, y tetraploide ($2n=72=4x$) en el caso de *A. haworthii* (UHL, 1961; LIU, 1989).

Los experimentos se realizaron en el municipio de Tordera, al norte de la provincia de Barcelona, a 45 m s.m., en unas condiciones bioclimáticas que corresponden al piso mesomediterráneo, a los que se les ha dado protección adicional contra las heladas invernales. Las semillas obtenidas en los diferentes cruces fueron plantadas en una mezcla de tierra arcillosa con arena de río a partes iguales y cubiertas con una capa de roca volcánica triturada (SCHULZ, 2007), que ofrece un sustrato idóneo para la germinación y desarrollo de las semillas del género *Aeonium*.

Para esclarecer el rango sistemático de *A. mascaense*, diseñamos varios experimentos diferentes: a) Síntesis artificial del taxón problema mediante el cruce de todos los posibles parentales presentes en el Barranco de Masca, con los que se ha sugerido que comparte algunas de sus características y otros cruces posibles, o b) el estudio de la progenie de las plantas de *A. mascaensis*, facilitando la polinización controlada entre los distintos individuos disponibles de esta especie.

a- Síntesis experimental el taxón problema (*A. mascaense*) mediante el cruce de los supuestos o probables parentales: cruce-1: *A. haworthii* x *A. sedifolium*, cruce-2: *A. haworthii* x *A. decorum*, y cruce-3: *A. decorum* x *A. sedifolium*.

En todos los casos la generación F1 daría lugar a tres posibles situaciones: **a₁)** El cruce produce semillas estériles o embriones inviables, lo cual estaría a favor de que *A. mascaense* no es un híbrido, ya que este taxón es perfectamente fértil; **a₂)** El cruce produce semillas fértiles y las características de la progenie coinciden plenamente con *A. mascaense*, lo cual estaría a favor de su origen híbrido; y **a₃)** Las semillas son fértiles pero las plantas resultantes no coinciden fenotípicamente con *A. mascaense*, en cuyo caso estaríamos frente a un híbrido pero diferente de *A. mascaense*, lo cual estaría a favor de que la misma podría ser una buena especie (figura 1).

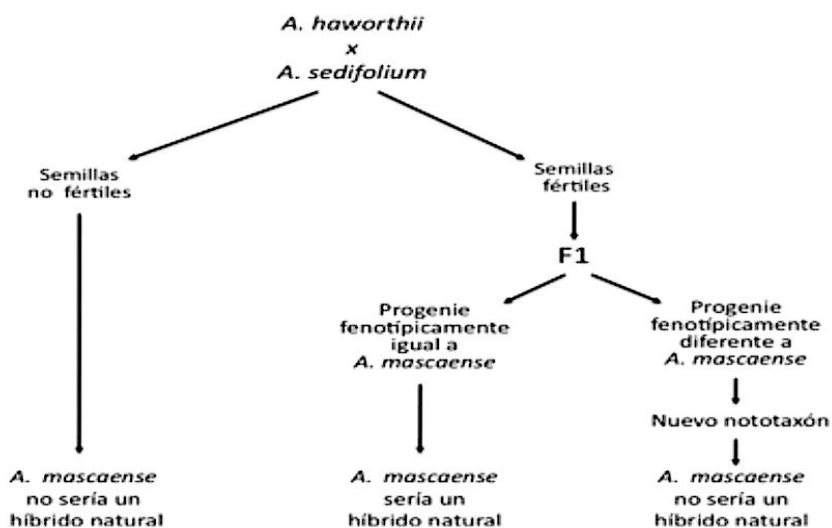


Figura 1.- Diagrama de flujo que recoge la hipótesis de trabajo para la generación F1 del cruce-1: *A. haworthii* x *A. sedifolium*. El mismo esquema es válido para el cruce-2 y cruce-3.

b- En segundo lugar crear una segunda generación filial (F2) mediante cruces controlados del taxón problema consigo mismo (*A. mascaense* x *A. mascaense*), para valorar algunos aspectos de la biología reproductiva de la progenie como la fertilidad de las semillas o el grado de segregación de caracteres y su variabilidad.

Hipotéticamente los tres posibles resultados en la generación F2 serían: **b₁**) Las semillas obtenidas son infértiles, lo cual apoyaría que *A. mascaense* es un híbrido natural; **b₂**) Las semillas son fértiles y la progenie es morfológicamente uniforme, sin apreciarse la segregación de caracteres propia de un híbrido en F2, lo cual apoyaría que *A. mascaense* es una especie verdadera; y **b₃**) Las semillas son fértiles pero la progenie obtenida es fenotípicamente heterogénea y sólo algunos ejemplares se parecerían a *A. mascaense*, lo que estaría a favor de que éste es un híbrido natural (figura 2).

Todas las especies aquí tratadas presentan flores protándricas (dehiscencia de las anteras con exposición de polen antes que la exposición del estigma maduro) y en todos los experimentos se procedió a emasculiar las flores que harían de progenitor o parental femenino; luego se procedía a su polinización manualmente con polen del progenitor deseado. Finalmente todas las flores utilizadas en el estudio fueron oportunamente encapuchadas.

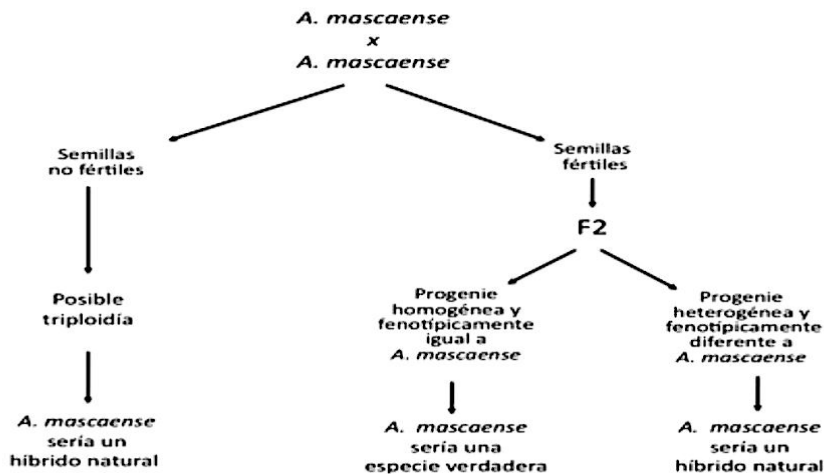


Figura 2.- Diagrama de flujo que recoge la hipótesis de trabajo para la generación F2 del autocruce (cruce-4) de *A. mascaense* x *A. mascaense*.

Desarrollo experimental

Cruce-1: *Aeonium hawothii* x *A. sedifolium*. Se realizaron sucesivos cruzamientos: un total de 95 flores de diversas plantas de *A. hawothii*, como parental femenino, que fueron fecundadas con polen de *A. sedifolium*, y 42 flores de *A. sedifolium* como

parental femenino, que fueron fecundadas con polen de *A. haworthii*. La realización de cruces inversos se hace con el fin de tener en cuenta la posible influencia de genes cloroplásticos.

Cruce-2: *Aeonium haworthii* x *A. decorum*. Se emasculan 20 flores de *A. haworthii* como progenitor femenino, que fueron polinizadas con el polen de *A. sedifolium*; y 12 flores de *A. sedifolium* como progenitor femenino, fecundadas con polen de *A. haworthii*.

Cruce-3: *A. decorum* x *A. sedifolium*. Aunque este supuesto no ha sido planteado para explicar el posible origen híbrido de *A. mascaense*, realizamos este tercer cruce porque también podría darse en la naturaleza, al tratarse de especies simpátricas. En este caso se trabajó sobre 12 flores de *A. decorum* y 12 flores de *A. sedifolium* como parental femenino, las cuales fueron polinizadas con polen de la especie alternativa como parental masculino.

Cruce-4: *Aeonium mascaense* x *A. mascaense*. Se fecundaron todas las flores de 3 inflorescencias de individuos diferentes con polen de ellas mismas. Para comprobar que los ejemplares utilizados en el estudio eran especies puras, se procedió a crear una generación F2 con cada individuo por separado mediante autopolinización controlada y de esta manera comprobar que la progenie resultante era homogénea y similar al patrón que define a *A. mascaense*.

RESULTADOS

Cruce-1: *Aeonium haworthii* x *A. sedifolium*. Los repetidos intentos durante 4 años consecutivos, para crear una generación F1 no dieron resultado alguno. No se obtuvieron semillas fértiles o embriones viables en ninguno de los ensayos realizados.

Cruce-2: *Aeonium haworthii* x *A. decorum*. Los cruzamientos realizados entre estas dos especies, usando alternativamente una u otra como progenitor femenino, dieron lugar a semillas fértiles. Tras ser plantadas germinaron adecuadamente, dando como resultado una progenie híbrida de la cual 6 plantas florecieron al cuarto año de cultivo. Desde el punto de vista morfológico todas estas plantas eran muy similares entre sí, pero diferentes de *A. mascaense*. La planta presenta pocas ramificaciones y éstas se disponen de manera candelabroforme, las rosetas son de mayor tamaño que las de *A. mascaense* y la forma de las hojas recuerda a las de *A. decorum*, las flores son de color amarillo pálido con tintes rosados y poseen el borde distal de los pétalos finamente serrulado como las de *A. haworthii*, no estando presentes ninguno de estos caracteres en *A. mascaense* (figura 3).

Cruce-3: *A. decorum* x *A. sedifolium*. Los cruzamientos entre estas dos especies produjeron semillas fértiles, pero las plantas de este cruce aún no han florecido. Sin embargo los caracteres morfológicos en cuanto al indumento y coloración de la corteza del tallo o la forma, coloración, viscosidad y ausencia de cilios en el margen de las hojas, no concuerdan con las características que definen a *A. mascaense*.

Cruce-4: *Aeonium mascaense* x *A. mascaense*. El cruzamiento entre los especímenes que manteníamos en cultivo como *A. mascaense* para crear la generación F2 fue autocompatible y dio origen a semillas con un alto nivel de fertilidad (cercano al 100%) que produjeron cientos de plantas, todas fenotípicamente similares. Entre ellas se separaron 25 plantas que fueron cultivadas hasta obtener su floración, la

que ocurrió al tercer año (figura 4). A su vez, dichas flores fueron autopolinizadas y nuevamente se obtuvo una cuantiosa progenie de plantas similares a *A. mascaense*.

DISCUSIÓN

La síntesis artificial de un híbrido que existe en la naturaleza a partir del cruce de los supuestos parentales, es un método válido y de eficacia comprobada para esclarecer la ascendencia de los híbridos o de una nueva especie formada a partir de un híbrido natural. Este método ha sido utilizado por diversos investigadores para probar la relación existente entre una nueva especie y un determinado híbrido natural (INGRAM, 1977; WEIR & INGRAM, 1980).

A la luz de los resultados obtenidos en la fase experimental de este trabajo, este método nos ha permitido esclarecer que *A. mascaense* no es el resultado directo del cruce, por ejemplo, entre *A. haworthii* y *A. sedifolium* como sugirió LIU (1989). En nuestra experiencia este cruce resultó ser inviable. A pesar del tiempo transcurrido desde que LIU (1989) pusiera en duda el rango taxonómico de *A. mascaense*, no se conoce ningún reporte que haya conseguido crear artificialmente este híbrido a partir de los parentales propuestos por este autor. En esta línea, otros expertos cultivadores de Crasuláceas han intentado cruzar *A. haworthii* y *A. sedifolium*, con resultados igualmente vanos (Carles Jiménez, com. per.), hecho que avala los resultados obtenidos por nosotros.

Aquí conviene comentar que una característica de valor taxonómico relevante es el color de las flores. En las angiospermas, en general, éste suele heredarse como un gen mendeliano (CUBERO, 2003), hecho que hemos comprobado en múltiples ensayos en el género *Aeonium* donde el color amarillo de las flores es dominante o codominante respecto a otros alelos del color, ejerciendo la mayoría de las veces una dominancia incompleta. Por lo tanto, resulta poco probable que de dos especies con flores amarillas (*A. sedifolium* amarillo intenso y *A. haworthii* amarillo pálido) se obtenga una descendencia con flores blancas o blancas con tonos rosados como las de *A. mascaense* (ver BRAMWELL, 1984; BAÑARES & ACEVEDO, 2003, 2004).

Así mismo, las flores de *A. mascaense* tienen forma acampanada como todas las otras especies de la sección *Leuconium* donde taxonómicamente se le ubica y nada tiene que ver con la forma de las flores de *A. sedifolium* de la sección *Pethrothamnium*, las cuales presentan corola radial plana, pétalos oblanceolados y ausencia de glándulas nectaríferas. *Aeonium* x *burchardii* (Praeger) Praeger, por ejemplo, un híbrido natural entre especies de la sección *Leuconium* y *Pethrothamnium* presenta flores de color amarillo y la corola aplanada, caracteres que no presenta *A. mascaense*.

Igualmente de los resultados obtenidos en los experimentos del cruce-2 deducimos que del cruce *A. haworthii* x *A. decorum* no se obtiene *A. mascaense* (figura 3), como habían sugerido BAÑARES & ACEVEDO (2004) y propuesto finalmente como tal (BAÑARES, 2015a). Este híbrido presenta una serie de caracteres intermedios entre ambos progenitores, como hemos detallado más arriba, que lo hacen diferente desde el punto de vista morfológico de *A. mascaense*.



Figura 3.- Planta y flor del cruce-2: *A. haworthii* x *A. decorum*, en la que se puede apreciar la diferencia con *A. mascaense*.



Figura 4.- Planta y flor de *A. mascaense* de la generación F2 obtenidas por autofecundación.

De este híbrido artificial (*A. haworthii* x *A. decorum*), nuevo y aún no descrito, se ha realizado su herborización, cuya *exsiccata* se conserva en el herbario TFC de la Universidad de La Laguna, en Tenerife. Asimismo, consideramos muy probable que este híbrido se dé en la naturaleza, ya que tanto *A. decorum* como *A. haworthii* están presentes en el Barranco de Masca y florecen en la misma época del año (KUNKEL, 1980; HERNANDEZ, 1998; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001).

Del cruce entre *A. decorum* y *A. sedifolium* (cruce-3), como otra opción entre las especies que conviven de forma simpátrica en el Barranco de Masca, tampoco se obtienen plantas que podamos asimilar a lo que se ha descrito y conocemos como *A. mascaense*. Este nototaxón ha sido recientemente descrito como *Aeonium* x *puberulum* Bañares & A. Acev.-Rodr., como un nuevo híbrido natural del oeste de

Tenerife (BAÑARES, 2015b), hecho que avala nuestros resultados preliminares y llevan a descartar esta vía como origen de *A. mascaense*.

Aeonium mascaense, según los resultados de los experimentos del cruce-4, se comporta como una buena especie, fértil y con una elevada tasa de germinación de las semillas obtenidas por autocruzamiento controlado (generación F2), presentando una progenie bastante homogénea en cuanto a sus caracteres morfológicos y diagnósticos establecidos por BRAMWELL (1984), BRAMWELL & BRAMWELL (2001) o BAÑARES & ACEVEDO (2004). Además se tiene evidencia de su propagación, no sólo vegetativa, sino también sexual (por semillas) de forma subespontánea, en una población que crece en los escarpes del Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo” de la isla de Gran Canaria (Marrero, com. per.), donde igualmente mantiene las características propias de la especie. La homogeneidad fenotípica observada en la progenie F2 resultante de la autopolinización de *A. mascaense* en nuestro estudio, apoya la hipótesis de que *A. mascaense* no es una notoespecie.

Otro supuesto a tener en consideración, es que la especiación de *A. mascaense* pudo haberse producido por aloploidía. Este supuesto explicaría que fuera fértil y autocompatible, pero por sí mismo no anula el rango de especie. Los cruzamientos entre *A. haworthii*, tetraploide con $n=2x=36$ y los otros dos supuestos parentales, *A. sedifolium* y *A. decorum*, diploides con $n=x=18$ (UHL, 1961; LIU, 1989), que conviven en el Barranco de Masca, darían lugar a híbridos triploides. Pero no conocemos el número cromosómico de *A. mascaense*, lo que aclararía muchas cuestiones. En todo caso la hibridación como mecanismo de especiación en plantas no es un hecho tan frecuente como se venía aceptando (ELLSTRAND *et al.*, 1996), y ha sido escasamente documentada para la flora canaria (ver p. ej. SANTOS, 1999; MARRERO & FRANCISCO ORTEGA, 2001; JORGENSEN & OLESEN, 2001; MARRERO, 2004; BROCHMANN *et al.*, 2000; FJELLHEIM *et al.*, 2009), pero se viene justificando desde distintas filogenias de ADNcp para explicar ciertas incongruencias, que se pueden entender desde transferencias de genes cloroplásticos vía materna. Así se ha sugerido para diversos géneros de la flora canaria y en concreto para la alianza *Aeonium* (MORT *et al.*, 2002). El resultado de algunos estudios moleculares, a pesar de no haber sido específicamente diseñados con esta finalidad, no apoyan una supuesta poliploidía o un origen híbrido de *A. mascaense*, ya que no se encontraron incongruencias en las regiones del DNA ribosomal que fueron secuenciadas (JORGENSEN & FRYDENBERG 1999).

CONCLUSIONES

Del estudio experimental que hemos llevado a cabo, queda patente que de los cruces de *A. haworthii* x *A. sedifolium*, y *A. haworthii* x *A. decorum* no se obtiene *A. mascaense* como supuso LIU (1989) y BAÑARES (2015a). Adicionalmente, la descendencia del cruce *A. decorum* x *A. sedifolium*, al menos desde los caracteres morfológicos vegetativos, tampoco se corresponden morfológicamente con *A. mascaense*. De otra parte, los autocruces de *A. mascaense* x *A. mascaense* (F2) producen descendencia como una especie biológica normal: son autocompatibles y producen semillas con una alta tasa de fertilidad, las cuales dan origen a una progenie fenotípicamente homogénea, similar a los progenitores, sin que se observe la segregación de caracteres propia de los híbridos en la



Figura 5. Ejemplar joven del cruce-3, *A. decorum* x *A. sedifolium*, recientemente descrito como *A. x puberulum* Bañares & A. Acev.-Rodr.

generación F2. Por todo esto defendemos aquí la aceptación de *A. mascaense* como buena especie y sea aceptada de nuevo como tal en el Biota de Canarias (ARECHAVALETA et al. 2010).

De cruces adicionales de *A. mascaense* de la población en estudio con otras especies del género, esta se mostró con distintos grados de compatibilidad, obteniéndose híbridos artificiales con: *A. aureum*, *A. canariense* var. *christii*, *A. cuneatum*, *A. pseudourbicum*, *A. sedifolium* y *A. simsii*. Igualmente se han observado híbridos subespontáneos con *A. percarneum*, en la población antes comentada del Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo” (Marrero, com. per.). Todo ello, hace inexplicable la desaparición de este taxón en su lugar de origen, sin descartar su posible localización en los abruptos escarpes del Barranco de Masca, con muchos rincones, andenes o taliscas de muy difícil exploración.

Como ya fue propuesto por BAÑARES & ACEVEDO (2004), si este taxón se aceptara como buena especie, como aquí proponemos, apoyamos igualmente la reintroducción en su ambiente natural. Esta actuación se vería facilitada por dos hechos principales: Se dispone de abundante material vivo conservado en cultivo, tanto dentro de las Islas Canarias como fuera de ellas, en jardines botánicos y colecciones privadas, y se trata de una especie que se reproduce con gran facilidad, tanto a partir de semillas como de forma vegetativa.

AGRADECIMIENTOS

A Águedo Marrero Rodríguez por la lectura crítica de este manuscrito, así como sus acertados y oportunos comentarios. Así mismo agradezco las correcciones y cambios sugeridos por un corrector anónimo que han mejorado notablemente el manuscrito original.

REFERENCIAS

- ARECHAVALETA, M., S. RODRÍGUEZ, N. ZURITA & A. GARCÍA (coord.) 2010.- *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. 2009. Gobierno de Canarias. 579 pp.
- BAÑARES, Á. 2015.- Las plantas suculentas (*Crassulaceae*) endémicas de las Islas Canarias. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. 122pp.
- BAÑARES, Á., 2015.- Híbridos de la familia Crassulaceae en las islas Canarias. *Vieraea*, 43: 189-206.
- BAÑARES, Á. & A. ACEVEDO, 2003.- *Aeonium mascaense* Bramwell. In Bañares, A., G. Blanca, J. Güemes, J. C. Moreno & S. Ortiz (Eds.), 2003.- *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España: 77*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid.
- BAÑARES, Á. & A. ACEVEDO, 2004.- *Aeonium mascaense* Bramwell. In Bañares, A., G. Blanca, J. Güemes, J. C. Moreno & S. Ortiz (Eds.), *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España: 77*. Dirección General para la Biodiversidad, Publicaciones del O.A.P.N. Madrid.
- BRAMWELL, D., 1984.- *Aeonium mascaense*, a new species of crassulaceae from the Canary Islands. *Bot. Macaronésica* 10: 57-66.
- BRAMWELL, D. & Z. BRAMWELL, 2001.- *Flores silvestres de las Islas Canarias*. Ed. Rueda, Madrid. 160 pp.
- BROCHMANN, C., L. BORGÉN & O.E. STABBETORP, 2000.- Multiple diploid hybrid speciation of the Canary Island endemic *Argyranthemum sundingii* (Asteraceae). *Plant Syst. Evol.* 220: 77-92.
- CUBERO, J.I., 2003. *Introducción a la Mejora Genética Vegetal*. 2ª Edición, Editorial Artes Gráficas S.A. Madrid.
- ELLSTRAND, N.C., R. WHITHKUS & L.H. RIESEBERG, 1996.- Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 5.090-5.093.
- FJELLHEIM, S., M.H. JØRGENSEN, M. KJOS & L. BORGÉN, 2009.- A molecular study of hybridization and homoploid hybrid speciation in *Argyranthemum* (Asteraceae) on Tenerife, the Canary Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 159 (1): 19-31.
- HANSEN, A. & P. SUNDING, 1993.- Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 4ª revidida edición. *Sommerfeltia*, 17: 1-299.
- HERNANDEZ, E. 1998.- Nota sobre la presencia de *Aeonium decorum* Webb ex Bolle (*Crassulaceae*) en la isla de Tenerife. *Anales Jard. Bot. Madrid* 56 (1): 158-159.
- INGRAM, R., 1977.- Synthesis of the hybrid *Senecio squalidus* L. x *S. vulgaris* L. f. *radiatus* Hegi. *Heredity* 39: 171-173.
- JØRGENSEN, T.H. & FRYDENBERG, J., 1999.- Diversification in insular plants: inferring the phylogenetic relationship in *Aeonium* (*Crassulaceae*) using ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Nordic J. Bot.* 19: 613-622.
- JØRGENSEN, T.H. & J.M. OLESEN, 2001.- Adaptive radiation of island plants: evidence from *Aeonium* (*Crassulaceae*) of the Canary Islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4 (1): 29-42.
- KUNKEL, G. 1980.- *Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt*. Ed. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, New York.
- LIU, H.-Y., 1989.- Systematics of *Aeonium* (*Crassulaceae*). Special Pub. *Natl. Mus. Nat. Sci. Taiwan* 3. 43 y 80 pp.
- LODÉ, J., 2010.- *Plantas suculentas de las Islas Canarias. Guía de identificación fácil*. Ed. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. 66, 80 y 94pp.
- MARRERO, A. 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, A. & FRANCISCO-ORETEGA, J. 2001.- Evolución en islas: La Forma en el Tiempo. In: Fernández-Palacios, J.M. & Martín Esquivel, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. pp. 141-150. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.
- MORENO, J.C (Coord), 2008.- *Lista Roja 2008 de la Flora Vasculare Española*. Dirección General del Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas). Madrid, 86 pp.
- MORT, M.E., D.E., SOLTIS, P.S., SOLTIS, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS, 2002.- Phylogenetic and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany* 27: 271-288.
- SANTOS, A. 1999.- Origen y evolución de la flora canaria. En: Fernández-Palacios, J.M., Bacallado, J.J. & Belmonte, J.A. (eds.) *Ecología y Cultura en Canarias*. pp. 107-129. Museo de las Ciencias y el Cosmos, Santa Cruz de Tenerife.
- SCHULZ, R., 2007.- *Aeonium in habitat and cultivation*. Everbest Printing Co. Ltd, China. 194 pp.
- UHL, C. H., 1961.- The chromosomes of the sempervivoideae (*Crassulaceae*). *Amer. J. Bot.* 48: 114-123.
- WEIR, J. & INGRAM, R., 1980.- Ray morphology and cytological investigations of *Senecio cambrensis* Rosser. *New Phytol.* 86: 237-241.