

## **Principios que rigen la hibridación F1 en los géneros Aeonium y Greenovia en La Gomera, Islas Canarias**

Autor: Arango, Octavio.

Fuente: Willdenowia, 53(3): 257-268

Publicado por: Jardín Botánico y Museo Botánico de Berlín (BGBM)

URL: <https://doi.org/10.3372/wi.53.53305>

---

BioOne Complete (complete.BioOne.org) es una base de datos de texto completo de 200 títulos suscritos y de acceso abierto en ciencias biológicas, ecológicas y ambientales publicados por sociedades, asociaciones, museos, instituciones y editoriales sin fines de lucro.

El uso de este PDF, el sitio web de BioOne Complete y todo el contenido publicado y asociado indica su aceptación de los Términos de uso de BioOne, disponibles en [www.bioone.org/terms-of-use](http://www.bioone.org/terms-of-use).

El uso del contenido de BioOne Complete está estrictamente limitado al uso personal, educativo y no comercial. Las consultas comerciales o solicitudes de derechos y permisos deben dirigirse al editor individual como titular de los derechos de autor.

---

BioOne ve las publicaciones académicas sostenibles como una empresa inherentemente colaborativa que conecta a autores, editoriales sin fines de lucro, instituciones académicas, bibliotecas de investigación y financiadores de investigaciones con el objetivo común de maximizar el acceso a la investigación crítica.

## Principios que rigen la hibridación F1 en los géneros *Aeonio* y *Greenovia* en La Gomera, Islas Canarias

Octavio Arango<sup>1</sup>

Versión del registro publicada por primera vez en línea el 23 de enero de 2024.

**Abstracto:** Un estudio fitocorológico y ecobiológico de las nueve especies, dos subespecies y dos variedades de los géneros *Aeonio* y *Greenovia* en La Gomera, con especial atención a la hibridación F1 en la naturaleza. A los diez híbridos ya descritos en la isla se han descubierto siete nuevos híbridos, que son objeto de una publicación aparte. En todos los híbridos conocidos determiné si los padres eran simpátricos o alopátricos. La coincidencia geográfica de los progenitores era un requisito sine qua non para que se produjera la hibridación en todos los híbridos conocidos hasta el momento, ya que la transferencia de polen por agentes bióticos y abióticos no funciona entre zonas disyuntas. Las dos barreras reproductivas precigóticas que actualmente impiden la hibridación interespecífica en *Aeonio* hibridación intergenérica entre *Aeonio* y *Greenovia* son la separación geográfica de las poblaciones y las diferentes épocas de floración. La capacidad de sobrevivir y reproducirse exitosamente de los híbridos F1 en *Aeonio* y *Greenovia* suele ser inferior al de las especies parentales y generalmente desaparecen del medio ambiente en la primera generación filial sin dejar descendencia. Se extraen los principios fundamentales que rigen la hibridación F1 en La Gomera, y tras comprobar que también se cumplían en el resto de islas montañosas, se sintetizan en ocho principios, que aportan una visión actualizada de la hibridación en el género *Aeonio*.

**Palabras clave:** *Aeonio*, Canarias, corología, ecología, *Greenovia*, hibridación, La Gomera, biología reproductiva, simpatría

**Historia del artículo:** Recibido el 13 de abril de 2023; revisión por pares (1 caso Fonda) finalizada el 31 de mayo de 2023; recibido en forma revisada el 4 y 18 de julio de 2023; revisión por pares (2 casos del Norte Fonda) finalizada el 22 de agosto de 2023; recibido en forma revisada el 23 de septiembre de 2023; aceptado para publicación el 10 de octubre de 2023.

**Citación:** Arango O. 2024: Principios que rigen la hibridación F1 en los géneros *Aeonio* y *Greenovia* en La Gomera, Islas Canarias. – Willdenowia 53: 257–268. <https://doi.org/10.3372/wi.53.53305>

### Introducción

Esta investigación se basa en el estudio fitocorológico de Voggenreiter (1999), donde describe detalladamente la distribución de todas las especies, subespecies e híbridos que componen los géneros *Aeonio* Webb y Berthel. y *Greenovia* Webb y Berthel. en La Gomera, y ubica cartográficamente cada uno de los taxones en grillas de 1×1 km. Además, establece las relaciones de la especie con los híbridos conocidos hasta ese momento. Su estudio muestra cómo los taxones de ambos géneros se distribuyen por prácticamente toda la isla, y más de la mitad de ellos son endémicos de La Gomera. La notable adaptabilidad de estas plantas les ha permitido colonizar la gran variedad de nichos ecológicos de la isla, convirtiéndola en un laboratorio natural óptimo para estudios corológicos, ecológicos y de biología reproductiva.

el género *Greenovia* fue reconocido como diferente de *Aeonio* hace mucho tiempo (1836-1840) basándose en caracteres morfológicos significativos, como las partes florales o la placentación. Con la introducción de los estudios moleculares aparecieron dos hechos. Primero el *Greenovia* miembros formaron un grupo monofilético apretado y, en segundo lugar, este grupo

apareció dentro del grupo más grande *Aeonio* grupo (Mes 1995; Jorgensen y Frydenberg 1999; Mort y al. 2002).

Dado que es deseable que un género sea monofilético, Mes sugirió incluir *Greenovia* como una sección de *Aeonio* y por lo tanto *Aeonio*. Ya no era parafilético.

Ambos hechos se han mantenido a medida que se construyeron árboles más detallados y robustos, siendo el último y más completo el de Messerschmid & al. (2023). Cambiando el nombre de *Greenovia* a *Aeonio* Sin duda es una salida fácil. Sin embargo, creo que es prematuro. A pesar de los numerosos nucleótidos incluidos en este último estudio, el árbol no se resolvió bien. Y varios taxones aparecen en diferentes ramas cuando los árboles se construyen con diferentes criterios. Esto significa que todavía no hay suficiente información para describir adecuadamente la filogenia del grupo. Hasta que el orden de ramificación de todo el grupo esté bien establecido, cambiar el nombre de un género es prematuro. Y varios autores han seguido esta línea (Lodé 2010; Schönfelder & Schönfelder 2018; Sauerbier & al. 2023).

De todos los géneros que componen la rica y variada flora de Canarias, *Aeonio* tiene el mayor número de especies y subespecies (Bramwell & Bramwell 2001; Acebes-Ginóvés & al. 2009; Schönfelder & Schönfelder

<sup>1</sup> cl. Loreto 24–26, Escalera B, 4º 2ª, 08029 Barcelona, España. Autor de correspondencia: Octavio Arango, [oja.oja@hotmail.com](mailto:oja.oja@hotmail.com)

2018; BIOTA 2023; Sauerbier y otros. 2023) y ha generado el mayor número de híbridos naturales de todo el archipiélago. Además, con frecuencia se forman híbridos intergenéricos entre *Aeonio Greenovia*. Los trabajos de Praeger (1929, 1932) fueron los artículos fundamentales sobre la hibridación en el género *Aeonio* en las Islas Canarias. A ellos se sumaron posteriormente las publicaciones de Lems (1960), Liu (1989), Marrero (1992), Voggenreiter (1999) y Jorgensen & Olsen (2001). Desde entonces, se ha avanzado muy poco en la comprensión de los mecanismos ecobiológicos que rigen la hibridación en los géneros *Aeonio Greenovia*, y la mayoría de las publicaciones posteriores se centran únicamente en los aspectos taxonómicos de los híbridos.

Marrero (1992) estableció tres grupos diferentes de plantas en la flora canaria según el proceso de hibridación, en función del nivel de diferenciación que habían alcanzado los taxones durante el aislamiento geográfico al que habían sido sometidos, y de la capacidad de hibridación cuando coincidían. de nuevo. Además, analizó la efectividad de las barreras reproductivas adquiridas durante el aislamiento y la viabilidad de los híbridos que generan. El primer grupo incluye especies alopatricas que normalmente se hibridan cuando se reencuentran debido a diversos factores, como *Cheirolophus* Cass., *Crambe* *Tierralimonio* Molino. El segundo grupo incluye especies aisladas o simpátricas, en las que la hibridación es más o menos viable según los taxones, como por ejemplo *Equiol.*, *micromeria* Benth. *ysideritis* L. Y el tercer grupo, el más numeroso, está formado por especies simpátricas pero con hibridaciones esporádicas y descendencia generalmente inviable como *Aeonio*, *argirantemo* Webb y *Sonchus*.

Para avanzar en el conocimiento de este difícil y complejo grupo de plantas, este proyecto de investigación tiene tres objetivos principales: (1) continuar el estudio corológico de Voggenreiter (1999) sobre la hibridación en los géneros *Aeonio Greenovia* y validar sus resultados; (2) sintetizar los principios fundamentales que gobiernan la hibridación F1 en los géneros *Aeonio Greenovia* en La Gomera, y explorar si se cumplen en el resto de islas montañosas del Archipiélago Canario; (3) identificar nuevos híbridos en su hábitat y estudiar las particularidades en que se presentan en la naturaleza.

Los resultados generales de esta investigación se han dividido en dos artículos. En el presente artículo, los resultados relacionados con la historia natural de los híbridos F1 y los principios fundamentales que rigen la hibridación en los géneros *Aeonio Greenovia* son presentados. En el segundo artículo (Arango 2023c), se proporcionan los resultados taxonómicos y se describen e ilustran siete nuevos híbridos descubiertos en el trabajo de campo.

## material y métodos

Con base en las áreas de distribución de las especies que integran los géneros *Aeonio Greenovia* proporcionado por Voggenreiter (1999), el trabajo de campo se llevó a cabo en

muchas partes de la isla de La Gomera. La búsqueda de nuevos híbridos se realizó según el método de búsqueda dirigida desarrollado previamente (Arango 2021c). El método consta de tres pasos: (1) la distribución de todas las especies en la isla fue tomada de Voggenreiter (1999) y autores posteriores; (2) para cada par de especies con superposiciones en sus áreas de distribución, se buscó en la literatura si se habían descrito híbridos entre ellas; (3) para aquellos pares de especies que no tenían híbridos descritos, se buscaron extensamente las áreas de superposición en busca de híbridos potenciales.

Se recogieron datos sobre la morfología, corología, ecología y biología reproductiva de los taxones que componen ambos linajes y sus híbridos, con especial atención a la identificación de nothotaxas desconocidas para la ciencia (ver Apéndice 1). Los nuevos nothotaxa fueron reconocidos por encontrarse viviendo inter parentes y por los rasgos distintivos que presentaban, de acuerdo con los caracteres morfológicos críticos con valor taxonómico establecidos por Praeger (1932) y Liu (1989) para los géneros *Aeonio* y *Greenovia*.

Para los experimentos de hibridación, se cultivaron esquejes de las diferentes especies en el jardín hasta que florecieron. Las flores que iban a actuar como receptores fueron castradas cuando aún estaban en etapa de capullo y los estigmas se cubrieron para evitar una polinización no deseada. Se dejaron entre 24 y 48 horas para que los carpelos se volvieran receptivos. Luego se recogió polen de las plantas donantes y se colocó sobre el estigma. Finalmente, las flores polinizadas se cubrieron nuevamente para evitar nuevas polinizaciones. Después de la fructificación, las semillas se recolectaron y plantaron en el otoño siguiente. Las semillas fueron procesadas y sembradas según la técnica descrita por Schulz (2007).

Finalmente, a cada uno de los datos observacionales recolectados en campo y laboratorio se le asignó una puntuación de 0, 1 o 2 (0: el parámetro no existe en los híbridos; 1: existe pero no es constante; 2: existe y es compartido por todos los híbridos naturales), lo que me permitió conocer los caracteres comunes en los híbridos naturales de *Aeonio Greenovia*, y a partir de esta información sintetice los principios que rigen el fenómeno de la hibridación en La Gomera. Entonces, el análisis de la información almacenada en la base de datos obtenida a partir de la observación de numerosos híbridos naturales en todas las islas y mis publicaciones confirman que estos principios son extrapolables al resto de islas montañosas del Archipiélago Canario (Arango 2015, 2016a, 2016b, 2017, 2019a, 2019b, 2019c, 2021a, 2021b, 2021c, 2023a).

## Resultados y discusión

### Híbridos en La Gomera

Hay 13 taxones de *Aeonio Greenovia* en La Gomera (Fig. 1, Tabla 1). Por tanto, si todos pudieran hibridarse entre ellos, habría 78 híbridos potenciales.

|   | <i>apendiculatum</i> | <i>canariense</i><br>subsp. <i>latifoliado</i> | <i>A. castello-paivae</i> | <i>A. decoro</i> | <i>A. decoum</i><br>var. <i>alucense</i> | <i>A. gomerense</i> | <i>A. holocrisum</i> | <i>A. holocriso</i><br>var. <i>rubrolineatum</i> | <i>A. saundersii</i> | <i>A. sedifolium</i> | <i>A. spathulatum</i> | <i>A. lindleyi</i><br>subsp. <i>viscatum</i> | <i>G. diplocicla</i> |
|---|----------------------|--|---------------------------|------------------|--|---------------------|----------------------|--|----------------------|----------------------|-----------------------|--|----------------------|
| <i>Aeonio</i><br><i>apendiculado</i>              |                      |  |                           |                  |  |                     |                      |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>canariense</i><br>subsp. <i>latifoliado</i>    | PAG                  |  |                           |                  |  |                     |                      |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. castello-paivae</i>                         | PAG D                |  |                           |                  |  |                     |                      |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. decoro</i>                                  | D                    | D  | D                         |                  |  |                     |                      |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. decoro</i><br>var. <i>alucense</i>          | X                    | X  | X                         | PAG              |  |                     |                      |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. gomerense</i>                               | X                    | PAG D  |                           | norte            | X  |                     |                      |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. holocrisum</i>                              | X                    | X  | PAG                       | PAG              | X  | X                   |                      |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. holocrisum</i><br>var. <i>rubrolineatum</i> | PAG                  | PAG  | PAG                       | PAG              | X  | X                   | PAG                  |  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. saundersii</i>                              | PAG D                |  | PAG                       | norte            | X  | X                   | X                    | PAG  |                      |                      |                       |  |                      |
| <i>A. sedifolium</i>                              | X                    | X  | X                         | PAG              | PAG                                      | X                   | X                    | X  | X                    |                      |                       |  |                      |
| <i>A. spathulatum</i>                             | PAG                  | PAG  | PAG                       | PAG              | X  | PAG                 | PAG                  | D  | norte                | X                    |                       |  |                      |
| <i>A. lindleyi</i><br>subsp. <i>viscatum</i>      | X                    | D  | D                         | norte            | PAG                                      | PAG                 | PAG                  | PAG  | PAG                  | PAG                  | X                     |  |                      |
| <i>Greenovia</i><br><i>diplocicla</i>             | PAG                  | PAG  | norte                     | D                | X  | PAG                 | PAG                  | PAG  | norte                | X                    | norte                 | PAG  |                      |

■ = padres simpátricos; ■ = padres alopátricos; D=híbridos descritos previamente; norte=híbridos recientemente reconocidos;

PAG=los híbridos son teóricamente posibles; X=Los híbridos no son teóricamente posibles.

Fig. 1. Matriz de todos los cruces potenciales entre taxones de géneros *Aeonio* y *Greenovia* viviendo en La Gomera. Para cada cruce, el fondo verde indica simpatría y, por lo tanto, el cruce es teóricamente posible, mientras que el fondo naranja indica alopatría y, por lo tanto, el cruce no es teóricamente posible.

Sin embargo, como argumentaré más adelante, la hibridación en la naturaleza sólo ocurrirá cuando las dos especies parentales coexistan en simpatría. Por lo tanto, de los 78 cruces posibles, no se espera que ocurran 27 debido a la distribución alopátrica de los padres, mientras que 51 existen potencialmente. Hasta el momento, 10 han sido descritos en la literatura y siete adicionales están publicados en Arango (2023c) (Tabla 2).

De los siete nuevos híbridos aportados por Arango (2023c), tres son intergenéricos entre *Aeonio*

y *Greenovia*. El único representante del género *Greenovia* en La Gomera es *G. diplocicla* Webb ex Bolle (Praeger 1929, 1932; Bramwell y Bramwell 2001; Lodé 2010). Sin embargo, es un taxón bastante frecuente que se distribuye por casi toda la isla y crece entremezclado con distintas especies del género *Aeonio*. De los diez híbridos descritos previamente por otros autores, sólo uno era intergenérico, *xGreenonium laxiflorum* Macarrón & Bañares. El enfoque selectivo y sistemático

El método de búsqueda que he estado utilizando favoreció el hallazgo de tres nuevos híbridos intergenéricos de *G. diplociclacon* *A. castellopaivaebolle*, *A. saundersi* Bollé y *A. spathu latum* (Hornem.) Praeger (Tabla 2). De estos, *xGreenonium cabreræ* A. Santos ya había sido descrito en la isla de La Palma (Santos 1983). En La Gomera encontré una nothovariedad vicariante de este último en las proximidades del Roque de Ojila, lugar donde los padres son simpátricos.

En un estudio reciente, Messerschmid & al. (2023), en un extenso análisis del género *Aeonio* SL (incluyendo *Greenovia*) concluyó que “aquellas islas con la historia más larga de ocupación por *Aeonio* tenían los porcentajes más bajos de pares de taxones coexistentes e hibridados en comparación con las islas donde *Aeonio* llegó más tarde”. Basaron esta conclusión en sus recuentos de taxones e híbridos en diferentes islas, lo que dio como resultado que Gran Canaria (colonizada más recientemente por el género) tuviera un mayor porcentaje de híbridos que Tenerife (colonizada antes). Lamentablemente, parece que estos autores finalizaron su muestreo en 2019 y no han considerado todos los taxones novedosos válidamente publicados de los géneros *Aeonio* (dos especies, una subespecie y diez notoespecies) y *Greenovia* (dos especies y una noespecie) desde entonces (Arango 2019a, 2019b, 2019c, 2019d, 2021a, 2023a, 2023b). Considerando todos los datos disponibles, el número de híbridos conocidos en cada isla es el siguiente: Tenerife 30, La Palma 18, La Gomera 17, Gran Canaria nueve y El Hierro seis. Además, Tenerife (21 taxones y 30 híbridos) tiene aproximadamente tres veces más taxones que Gran Canaria y tres veces más híbridos (ocho taxones frente a nueve híbridos). Dado que el número de híbridos conocidos es simplemente proporcional al número de taxones en una isla, la suposición más compleja de la edad de la colonización es innecesaria y no refleja la realidad.

### Cruces experimentales

Los experimentos controlados en el laboratorio fueron fundamentales para comprender cómo funciona la hibridación F1 en los géneros *Aeonioy Greenovia*. Siempre que estuvieron disponibles semillas maduras de los nuevos híbridos F1 encontrados en la naturaleza, se realizó una prueba de germinación en el laboratorio para determinar la fertilidad de las semillas. Además, conocer si las barreras genéticas impedían la hibridación entre especies de los géneros *Aeonioy Greenovia*, se realizaron diferentes cruces artificiales entre especies endémicas de diferentes Islas Canarias, Madeira y Cabo Verde (Apéndice 2), y todas produjeron semillas fértiles y embriones viables. Desafortunadamente, los dos taxones de África Oriental, *A. leucoblepharum* Webb ex A. Rich. y *A. stuessyi* H.-Y. Liu, no han florecido en cultivo y no se pudieron intentar cruces similares con especies macaronésicas. Sin embargo, no tengo conocimiento de ninguna publicación que informe sobre incompatibilidad reproductiva entre especies de estos géneros. Por lo tanto, en principio, no existen barreras genéticas para la hibridación entre especies y las semillas de los híbridos F1 son fértiles.

Tabla 1. Taxones totales e híbridos potenciales y descritos en La Gomera.

| Híbridos   | Número | Porcentaje      |
|--|--------|-----------------|
| Número total de especies y subespecies.                  | 13     |                 |
| Número total de cruces posibles (todos contra todos)     | 78     | 100             |
| No se esperan híbridos debido a la alopatría             | 27     | 34              |
| Híbridos potencialmente existentes debido a la simpatría | 51     | sesenta y cinco |
| Híbridos descritos                                       | 17     | 21              |
| Híbridos descritos anteriormente                         | 10     | 13              |
| Híbridos descritos en Arango (2023c)                     | 7      | 9               |

### La necesidad de simpatía

Como se puede observar en la Fig. 1, todos los híbridos descritos cumplen la condición de que las especies parentales sean simpátricas. Esto también puede verse en Messerschmid & al. (2023: figura 5). Hasta donde yo sé, no se ha descrito ningún híbrido entre especies alopatricas. Esto se puede extrapolar a todas las islas. Además, esta observación aparece en la mayoría de las descripciones de otros autores, en las que se incluye constantemente el comentario “encontrado viviendo entre los padres”. Estos hallazgos apoyan la hipótesis de que la simpatría entre padres es una condición sine qua non para que ocurra la hibridación F1 en los géneros *Aeonioy Greenovia* en Canarias. Este constituirá el primer principio (ver más abajo).

Cabe preguntarse por qué es necesaria la simpatía si tanto los insectos polinizadores como el viento, en principio, parecen tener capacidad suficiente para transportar polen a lugares distantes y, como se mostró en la sección anterior, no existen barreras para la hibridación. Polinización cruzada entre especies de los géneros *Aeonioy Greenovia* puede ser llevada a cabo por agentes tanto bióticos como abióticos, dado que la mayoría de las plantas canarias, incluidas *Aeonioy Greenovia*, se considera que tienen un síndrome de polinización generalista. Entre los primeros, se ha demostrado que están activos insectos, lagartos, murciélagos y aves (Bernardello & al. 2001; Olsen & al. 2002; Valido & al. 2004; Esfeld 2009; Padrón & al. 2009; Traveset & al. 2009; Nelson 2010; Severio & Rodríguez-Rodríguez 2011; Ortega-Olivencia & al. 2012; Arango 2013). El viento, a su vez, normalmente sólo produce la dispersión efectiva del polen entre individuos situados a corta distancia (Levin & Kerster 1974). Aunque algunos insectos pueden viajar varios kilómetros en sus actividades de alimentación y el viento puede transportar polen a largas distancias (Heinrich 1979; Roubick 2001; Ollerton & al. 2011), los resultados de este trabajo muestran que la transferencia de polen a través de estos vectores no funciona entre insectos alopatricas. especies. Como se mencionó anteriormente, todos los híbridos F1 en La Gomera siempre se produjeron cuando coincidían las áreas geográficas de distribución de los progenitores (Arango 2023c). Este fue también el caso de los 28 nuevos híbridos estudiados en otras islas del archipiélago (T, GC, P, H) (Arango 2015, 2016a, 2016b, 2017, 2019a, 2019b, 2019c, 2021a, 2021b, 2021c, 2023a).

Tabla 2. *Aeonio*/*Greenovia* híbridos descubiertos hasta el momento en La Gomera.

| Híbridos  | Padre 1  | Padre 2   | Año  |
|---|--|---|------|
| <b>Híbridos previamente descritos.</b>  |  |   |      |
| <i>A. xaguajilvense</i> Bañares   | <i>A. castellopaivae</i> Bollé                         | <i>A. gomerense</i> (Praeger) Praeger             | 1996 |
| <i>A. xbeltrani</i> Bañares   | <i>canariensesubsp. latifoliado</i> (Burchard) Bañares | <i>A. decoro</i> Webb ex Bolle var. <i>decoro</i> | 1986 |
| <i>A. xbravoanum</i> Bramwell y GD Rowley ex Heath                            | <i>A. castellopaivae</i>                               | <i>A. lindleyisubsp. viscatum</i> (Bolle) Bañares | 1992 |
| <i>A. xcastellodecorum</i> Bañares  | <i>A. castellopaivae</i>                               | <i>A. decoro</i> var. <i>decoro</i>               | 1986 |
| <i>A. xcastelloplanum</i> Bramwell y GD Rowley ex Heath                       | <i>canariensesubsp. latifoliado</i>                    | <i>A. castellopaivae</i>                          | 1992 |
| <i>A. xholospathulatum</i> nothovar. <i>sanchezi</i> (Bañares) Bañares        | <i>arboreovar. rubrolineatum</i> (Svent.) HY Liu       | <i>A. spathulatum</i> (Hornem.) Praeger           | 1996 |
| <i>A. xperezii</i> Bañares  | <i>apendiculatum</i> Bañares                           | <i>A. decoro</i> var. <i>decoro</i>               | 1990 |
| <i>A. xsanctisebastiani</i> Bramwell y GD Rowley ex Heath                     | <i>canariensesubsp. latifoliado</i>                    | <i>A. saundersii</i> Bollé                        | 1992 |
| <i>A. xvegamora</i> Bramwell y GD Rowley ex Heath                             | <i>canariensesubsp. latifoliado</i>                    | <i>A. lindleyisubsp. viscatum</i>                 | 1992 |
| <i>xGreenonium laxiflorum</i> Macarrón y Bañares                              | <i>A. decoro</i> var. <i>decoro</i>                    | <i>Greenovia diplocicla</i> Webb ex Bolle         | 2007 |
| <b>Nuevos híbridos</b> (Arango 2023c)   |  |   |      |
| <i>A. xdendroides</i> O. arango   | <i>A. decoro</i> var. <i>decoro</i>                    | <i>A. saundersii</i>                              | 2023 |
| <i>A. xpéndulo</i> O. arango  | <i>A. saundersii</i>                                   | <i>A. spathulatum</i>                             | 2023 |
| <i>A. xpraedictum</i> O. arango   | <i>A. decoro</i> var. <i>decoro</i>                    | <i>A. gomerense</i>                               | 2023 |
| <i>A. xrhombifolium</i> O. arango <sup>(1)</sup>                              | <i>A. decoro</i> var. <i>decoro</i>                    | <i>A. lindleyisubsp. viscatum</i>                 | 2023 |
| <i>xGreenonium cabraea</i> nothovar. <i>ojilense</i> O. arango <sup>(1)</sup> | <i>A. spathulatum</i>                                  | <i>Greenovia diplocycla</i>                       | 2023 |
| <i>xGreenonium haeckelii</i> O. arango  | <i>A. castellopaivae</i>                               | <i>G. diplocicla</i>                              | 2023 |
| <i>xGreenonium lajense</i> O. arango  | <i>A. saundersii</i>                                   | <i>G. diplocicla</i>                              | 2023 |

(1) Sólo se conoce la parte vegetativa.

Posiblemente las grandes inflorescencias de *Aeonio*, formado por numerosas flores de vivos colores, extraordinariamente nectaríferas y poliníferas, ejercen un efecto de atracción y fidelidad hacia el polinizador, impidiéndole así que tenga que desplazarse a otras zonas en busca de la recompensa que busca (Rademaker & De Jong 1998; Santos & al. 2004; Ares 2019). Sin embargo, otros autores han encontrado una baja transferencia de polen entre pares de células simpátricas. *Aeonio* especies y explican sus resultados por un comportamiento específico de los polinizadores durante la búsqueda de alimento, como la preferencia floral de una especie determinada por la recompensa que recibe (Esfeld & al. 2009). Están de acuerdo con Campbell & al. (2002) que la calidad y cantidad de la transferencia de polen se ven afectadas principalmente por el comportamiento de los polinizadores más que por las características variables de las flores, como el color, el aroma y el régimen de recompensa.

#### Encontrar los híbridos naturales que faltan

La riqueza de especies y la complejidad taxonómica del género *Aeonio*, unido a su formidable capacidad hibridogénica, ha generado el mayor número de híbridos naturales de toda la flora canaria, conociéndose hasta la fecha al menos 80 nothotax. Como se mencionó anteriormente, todavía quedan muchos híbridos teóricamente posibles por descubrir.

ered en La Gomera (y en otras islas), con al menos 34 cruces entre especies que comparten las mismas áreas de distribución. Sin embargo, cada vez es más difícil encontrar nuevos híbridos en la isla, posiblemente debido a factores bien conocidos como (1) la progresiva antropogenización y fragmentación del entorno natural; (2) los graves daños causados por los numerosos herbívoros introducidos (cabras y ovejas, tanto domésticas como asilvestradas) que pastan sin control en muchas partes de la isla; (3) los devastadores incendios que ha sufrido la isla en las últimas décadas; y (4) los efectos negativos que el cambio climático está provocando en el medio ambiente insular (Caujapé-Castells & al. 2010; Arango 2021d). Estos factores han llevado a un estado de conservación (CR) crítico para especies endémicas como *A. gomerense*, *A. saundersii* y *A. decoro* Webb ex Bolle var. *alucense* (Gómez 1996; Moreno 2008, 2011; UICN 2012); y si no se adoptan soluciones efectivas en el corto plazo, otros taxones como *apendiculatum* Bañares, cuya zona de distribución se vio gravemente afectada por el incendio de 2012, probablemente tendrá que añadirse a la lista de especies en peligro de extinción.

Generalmente, el reconocimiento de híbridos interespecíficos en la primera generación filial (F1) del género *Aeonio* híbridos intergenéricos entre *Aeonio*/*Greenovia* es fácil, ya que generalmente se encuentran entremezclados con los

padres y suelen expresar caracteres morfológicos de ambos. Sin embargo, determinar híbridos en las generaciones F2, F3, F4 y sucesivas es extremadamente complejo ya que los caracteres que expresan ocultan rasgos heredados de los padres. Asimismo, el flujo introgresivo de genes provocado por el retrocruzamiento con la especie parental genera descendencia con muy poca diferenciación morfológica respecto a los progenitores, con los que generalmente se confunden.

Tres casos particulares ilustran los caprichos del descubrimiento híbrido. Un resultado interesante de este trabajo ha sido confirmar cómo las áreas de distribución de dos especies que originalmente no coincidían espacialmente, *decoro aeonium* var. *decoro* Webb ex Bolle y *A. gomerense* (Praeger) Praeger, han sido puestos en contacto por la acción humana. Esto ha ocurrido debido al fenómeno que Voggenreiter (1999) denominó "translocación antropogénica siguiendo los caminos". Esto acercó a las poblaciones de ambos progenitores debido a la progresiva colonización del borde de la carretera por *A. de corum*; y, como predijo el botánico alemán, finalmente se ha producido la hibridación entre ellos. El nuevo nothotaxon, *A. xpraedictum* Arango, fue encontrado en uno de los márgenes de la carretera GM-1 cerca de La Degollada de San Sebastián, lugar donde las zonas de los padres están próximas entre sí. Es un hecho bien conocido que los bordes de las carreteras de Canarias constituyen un microhábitat óptimo para la propagación de numerosos endemismos (Delgado & al. 2007; Hengstum 2012).

Por otra parte, el cruce entre *A. decoro* y *A. sedifolium* (Webb ex Bolle) Pithard & Proust, descrito en Tenerife como *A. xpubérulo* Bañares, aún no ha sido encontrado en La Gomera. Sin embargo, no se descarta que pueda existir en las zonas rocosas inaccesibles de la Reserva Natural Especial de Puntallana, al este de la isla, donde ambas especies crecen entremezcladas (Casanova 1990; Voggenreiter 1999). En este caso, las condiciones extremadamente áridas (del Arco & Rodríguez, 2019) pueden no ser favorables para el desarrollo de los híbridos, ya que he observado que una proporción muy alta de *Aeonias* plántulas que germinaron durante la temporada de lluvias no sobreviven a veranos muy secos y calurosos. En cualquier caso, encontrar este híbrido en la zona occidental de Tenerife fue inesperado, ya que *A. decoro* es extraordinariamente rara en Tenerife (Ceballos & Ortuño 1976; Hernández 1998). Quizás las condiciones ambientales de Masca en Tenerife sean más favorables para el desarrollo posterior de la progenie.

Finalmente, en unos pocos casos se encontró un híbrido alejado de las poblaciones parentales. Por lo general, los padres se encontraban contra el viento y/o cuesta arriba del híbrido, lo que sugiere que las semillas fueron arrastradas por el viento de las poblaciones de padres. Los tres casos encontrados fueron *Aeonium xbra voanum* (*A. castellopaiva* ex *A. lindleyi* subsp. *viscatum* (Bolle) Bañares en La Gomera; *A. xbornmuelleri* (*A. ca narienses* subsp. *canario* (L.) Webb y Berthel. *x A. urbicum* subsp. *urbicum* (C.Sm. ex Hornem.) Webb y Berthel. en Tenerife; *A. canarios* subsp. *canario* *x A. liui* Arango en Tenerife.

### Persistencia de los híbridos

La reproducción de híbridos F1 naturales mediante propágulos vegetativos es rara en *Aeonioy Greenovia* sólo ocurre cuando los padres son estoloníferos como *A. simsii* (Dulce) Stearn o *A. cuneatum* Webb y Berthel. En mis exhaustivas exploraciones sólo he encontrado dos híbridos naturales con esta propiedad, *A. xstoloniferum* Arango en Gran Canaria y *A. xacebesii* Arango en Tenerife (Arango 2019a, 2021c).

Alguna vez, en las cinco islas montañosas del archipiélago canario (T, P, G, GC, H), me he encontrado con algunos *Aeonio* formando pequeños enjambres híbridos compuestos por individuos con capacidad de reproducirse por semillas fértiles, posiblemente obtenidas por autogamia, retrocruzamientos o cruces introgresivos con otras especies, sin descartar la apomixis, que no ha sido estudiada en el género *Aeonio* (Figura 2). El número de parejas parentales diferentes que producen estas generaciones F2 y sucesivas no supera los ocho cruces, por lo que pueden considerarse una excepción. Son más raros los híbridos estables con capacidad de colonizar áreas geográficas más amplias, algo que sólo he observado en la isla de La Palma, donde el fenómeno de la hibridación es muy complejo. Un ejemplo de este tipo de hibridación lo podemos observar en El Time, un yacimiento del oeste de La Palma, donde es difícil encontrar ejemplares morfológicamente representativos de *A. davidbramwellii* HY Liu, y la mayor parte de la población está compuesta por ejemplares híbridos. Probablemente, esta población haya alcanzado la estabilidad mediante sucesivos retrocruzamientos con la especie parental o mediante cruces introgresivos con otras especies con las que comparte su área de distribución. Este fenómeno es bien conocido en otros grupos taxonómicamente complejos como *galletas* L. (*Crucíferas*). Algunos autores han optado por considerar estos híbridos estabilizados como especies de origen hibridogénico ante la falta de datos que los situaran definitivamente en el rango de noespecies (Mateo 2023).

### Principios que rigen la hibridación en los géneros. *Aeonioy Greenovia*

Análisis de los resultados de este trabajo y de los de Voggenreiter (1999), además de estudios de numerosos híbridos naturales en otras islas montañosas del archipiélago (GC, H, P, T), y observaciones metódicas (Arango 2015, 2016a, 2016b, 2017), 2019a, 2019b, 2019c, 2021a, 2021b, 2021c, 2023a) han proporcionado información esencial para comprender mejor la historia natural de los híbridos F1 de los géneros *Aeonioy Greenovia*, que he sintetizado en los siguientes ocho principios. Los principios que rigen la hibridación en la generación F1 en los géneros *Aeonio* y *Greenovia* se han expresado como principios y no como leyes porque, en las ciencias naturales, las leyes son universales, mientras que los principios están sujetos a la evolución biológica y a los cambios en el medio natural y pueden tener excepciones (Elgin 2003; Martínez & al. 2017).



Fig. 2. Semillero de un enjambre híbrido de *Aeonium xjunoniae* Bramwell & GD Rowley ex Heath de La Palma, obtenida con semillas procedentes de la naturaleza, lo que confirma fertilidad ocasional de algunos híbridos en generación F2 o posterior.

**Primer principio**—La hibridación F1 en la naturaleza sólo ocurre entre especies que comparten la misma área geográfica, o al menos donde las áreas de distribución de ambos progenitores entran en contacto en algún momento. La transferencia de polen a través de agentes bióticos y abióticos no funciona entre áreas disyuntas.

**Segundo principio**—Cuando dos especies que comparten una misma zona geográfica tienen una fenología de floración superpuesta, siempre acaba produciéndose una hibridación F1 entre ellas.

**Tercer principio**—Los cruces entre las distintas especies producen semillas fértiles que dan lugar a híbridos F1 ya que no existen barreras genéticas entre ellas que lo impidan. Sin embargo, la fertilidad de los híbridos F1 es bastante variable, desde la esterilidad absoluta hasta la fertilidad completa.

**Cuarto principio**—Las semillas de los híbridos F1 suelen germinar en el lugar donde se originan, pero dado su pequeño tamaño, en casos raros, son dispersadas por el viento y germinan entre cientos de metros y algunos kilómetros de distancia del lugar donde se formaron.

**Quinto principio**—La aptitud evolutiva de los híbridos F1 en la naturaleza, entendida como la capacidad de sobrevivir o reproducirse con éxito, suele ser baja o nula, y generalmente desaparecen del medio natural en la generación F1. Sin embargo, algunos cruces sí generan híbridos fértiles con cierta estabilidad y capacidad para formar pequeños enjambres, pero son la excepción.

**Sexto principio**—El número de individuos híbridos generados por los diferentes cruces en la naturaleza no depende del tamaño de las poblaciones de las especies parentales ni de la afinidad taxonómica entre ellas, como por ejemplo pertenecer a la misma sección o al mismo clado molecular. Lo más común es que se presenten en una frecuencia baja.

**Séptimo principio**—Generalmente, los híbridos F1 expresan los caracteres morfológicos heredados de ambos progenitores en proporciones similares. Pero en algunos casos, los alelos de uno de los padres son dominantes sobre los del otro, lo que hace que la descendencia se parezca más al padre dominante.

**Octavo principio**—A pesar de la baja fertilidad de los híbridos F1, en la naturaleza se producen esporádicamente retrocruzamientos con las especies parentales. Cuando esto ocurre, se produce introgresión genética y convergencia morfológica entre la progenie y los padres.

De estos principios se puede deducir que las únicas dos barreras precigóticas efectivas que previenen la hibridación F1 intraespecífica en el género *Aeonioy* la hibridación intergenérica entre *Aeonioy Greenovia* en Canarias son la separación geográfica de las poblaciones y las diferentes épocas de floración. Probablemente, el tiempo que llevan separados no ha sido suficiente para establecer tales barreras reproductivas. Además, la eficacia de las diferentes épocas de floración como barrera reproductiva está disminuyendo debido a los efectos del cambio climático en Canarias. Hoy en día es cada vez más frecuente observar floración más temprana, alargamiento del periodo de floración o floración extemporánea (datos no publicados del autor). Este hecho es evidente al comparar los datos fenológicos que he recopilado desde 2010 con las fechas de floración proporcionadas por Liu (1989), muchas de ellas obtenidas de hojas de herbario históricos. Estos cambios en la fenología floral harán posible la aparición de nuevos híbridos naturales.

#### Comentarios finales

Aunque los híbridos individuales en los géneros *Aeonioy Greenovia* Aunque suelen desaparecer de la naturaleza en la primera generación filial, pueden producir una dilución genética en las especies con las que coexisten, ya que la viabilidad del polen puede alcanzar el 80-90% en algunos híbridos (Liu 1989). De ahí la importancia de reconocer los híbridos en la naturaleza, describirlos y depositar los tipos en las colecciones del herbario. Además, deberían incluirse en todas las bases de datos canarias, como hace la web Endémicas Canarias (2023), porque pueden contribuir a una mejor comprensión de la historia evolutiva y la filogenia de la flora de Canarias.

Una mejor comprensión de la corología, ecología y biología reproductiva de los géneros *Aeonioy Greenovia* puede favorecer el desarrollo de nuevas estrategias de conservación para asegurar la supervivencia a largo plazo de estas plantas. Cada vez más se le da importancia a los efectos perjudiciales de los híbridos sobre las especies debido a la pérdida de identidad genética, lo que compromete su reproducción y los hace más vulnerables a diversas amenazas en el medio natural. También es bien sabido que los genes, la evolución y la adaptación ambiental siempre van de la mano (Levin & al. 1996; Francisco-Ortega & al. 2000; Brillhante & al. 2021). Quizás comprender estos fenómenos pueda ayudar a explicar por qué Canarias

La Red Insular de Espacios Naturales Protegidos (Ley 12/1994, de 19 de diciembre), tras tres décadas de funcionamiento, no ha conseguido proteger *Aeonio* especies, las cuales se encuentran en estado crítico de conservación categoría CR (UICN 2012), ya que todas se encuentran dentro de áreas protegidas, y ninguna se ha recuperado, ni en número de individuos ni en área cubierta. Sería interesante saber por qué estas áreas no han logrado un objetivo tan básico como es la conservación in situ de especies amenazadas (Chape & al. 2005; Reyes-Betancort & al. 2008; Moreno 2015; UICN 2012).

## Agradecimientos

Agradezco a Águedo Marrero Rodríguez, Departamento de Sistemática Vegetal y Herbario LPA, Jardín Botánico Viera y Clavijo, por sus interesantes comentarios y magistrales enseñanzas sobre el fenómeno de la hibridación en la flora canaria. También agradezco a Carlos Pedrós-Alió, profesor e investigador del CSIC en Madrid, por el tiempo dedicado a la lectura crítica del manuscrito, ya que sus comentarios mejoraron considerablemente este artículo, y por su "insistencia" sobre dónde y cómo debería publicarse este artículo. Agradezco a Cristina González Montolongo del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna el acceso que siempre me ha brindado para consultar las fichas del Herbario TFC, la colección más completa de híbridos naturales de los géneros *Aeonio* y *Greenovia* del mundo. Finalmente, se agradece a un revisor anónimo por brindar comentarios sobre dos versiones anteriores de este artículo. Asimismo, agradezco al editor su cuidadosa revisión y útiles comentarios.

## Referencias

- Acebes-Ginovés JR, León-Arencibia MC, Rodríguez-Navarro L., del Arco-Aguilar M., García-Gallo A., Pérez de Paz PL, Rodríguez-Delgado O., Martín-Osorio VE & Wildpret de la Torre W. 2010: *Pterido fita, espermatofitos*. – págs. 119–172 en: Arechavaleta M., Rodríguez S., Zurita N. & García A. (coord.), Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres. 2009. – Santa Cruz de Tenerife: Gobierno de Canarias.
- Arango O. 2013: Consideraciones sobre la polinización ornitófila del bejeque *Arboreto de aonium*ssp. *holo criso* en el Parque Nacional de La Caldera de Taburiente (La Palma). – *Makaronesia* **15**:98–105.
- Arango O. 2015: *Aeonio X claperas* (*Crasuláceas*), ONU nuevo híbrido natural de Tenerife (Islas Canarias). – *Vieraea* **43**:329–334.
- Arango O. 2016a: Confirmación experimental del rango de especie para *Aeonium mascaense* Bramwell (*Crasuláceas*). – *Bot. Macarones.* **29**:25–34.
- Arango O. 2016b: *Aeonio X salvaje preti* Bañares (*Crasuláceas*): descripción de la flor, nueva localidad y actualización taxonómica. El Hierro, Islas Canarias. – *Bot. Macarones.* **29**:83–89.
- Arango O. 2017: *Aeonio X monte aquaense*, *A. Xafu sentido* y *A. X marrero* (*Crasuláceas*), tres nuevas notoespecies de las islas Canarias. – *Vieraea* **45**:267–284. <https://doi.org/10.31939/vieraea.2017.45.15>
- Arango O. 2019a: Descripción de cuatro nuevas notoespecies del género *Aeonio* (*Crasuláceas*) en las Islas Canarias y aportaciones corológicas y nomenclaturales al género. – *Vieraea* **46**:115–146. <https://doi.org/10.31939/vieraea.2019.46.tomo01.06>
- Arango O. 2019b: *Aeonium liu* (*Crasuláceas*): una nueva especie de Tenerife, islas canarias. – *Bot. Macarones.* **30**:7–22.
- Arango O. 2019c: Descripción de *Aeonio X exsul* (*Crasuláceas*). Un viejo nombre para un nuevo híbrido natural de Tenerife (Islas Canarias). – *Bot. Macarones.* **30**:143–152.
- Arango O. 2019d: Descripción de *Aeonium urbicum*ssp. *borea* (*Crasuláceas*), una nueva subespecie de uno de los endemismos más representativos de Tenerife, Islas Canarias. – *Vieraea* **46**:11–28. <https://doi.org/10.31939/vieraea.2019.46.tomo01.02>
- Arango O. 2021a: *Milenio de Greenovia* (*crasulaceae*): una nueva especie y sus híbridos. Tenerife, Islas Canarias. – *Bot. Macarones.* **31**:11–32.
- Arango O. 2021b: Confirmación experimental del rango de especie de *Aeonium mascaense* (*Crasuláceas*). (Adenda). – *Bot. Macarones.* **31**:33–40.
- Arango O. 2021c: Nuevas aportaciones al género *Aeonio* (*Crasuláceas*): descripción de cinco notoespecies nuevas y ampliación corológica. Islas Canarias. – *Vieraea* **47**:79–114. <https://doi.org/10.31939/vieraea.2021.47.07>
- Arango O. 2021d: El «mal de las hojas moradas» en el género *Aeonio* (*Crasuláceas*): etiología, síntomas y evolución. La Gomera, Islas Canarias. – *Rev. Acad. Cañar. Ciencia.* **33**:21–34.
- Arango O. 2023a: Descripción de *Aeonio X guliveri* (*Crasuláceas*), un nuevo y singular híbrido de La Palma. – *Bot. Macarones.* **32**:167–174.
- Arango O. 2023b: *Greenovia ignea* y *Aeonium caldesentido* (*Crasuláceas*): dos nuevas especies de La Palma, Islas Canarias. – *Bot. Macarones.* **32**:145–166.
- Arango O. 2023c: Contribución al conocimiento de la híbridos naturales de los géneros *Aeonio* y *Greenovia* (*Crasuláceas*) en La Gomera, Islas Canarias. – *Recoge Bot.* **42**(e008). <https://doi.org/10.3989/collectbot.2023.v42.008>
- Ares R. 2019: Los atractivos de las flores para los polinizadores. En: La conducta de las plantas: etología botánica. – Buenos Aires: Editorial Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Bernardello G., Anderson GJ, Stuessy TF y Crawford DJ 2001: un estudio de los rasgos florales y la cría

- Sistemas, visitantes florales y sistemas de polinización de las angiospermas de las Islas Juan Fernández (Chile). - Bot. Rdo.**67**:255–308. <https://doi.org/10.1007/BF02858097>
- Biota 2023: Banco de datos de biodiversidad de Canarias. - Publicado en <https://www.biodiversidadcanarias.es/biota/especies> [consultado varias veces en 2021 y 2023].
- Bramwell D. & Bramwell Z. 2001: Flores silvestres de las Islas Canarias. 4º edición. - Madrid: Editorial Rueda.
- Brilhante M., Roxo G., Catarino S., Dos Santos P., Reyes-Betancort A., Caujapé-Castells J., Meneses Sequeira M., Talinhas P. & Romeiras MM 2021: Diversificación de *Aeonio* Especies en los archipiélagos macaronésicos: correlaciones entre la variación del tamaño del genoma y su estado de conservación. - Fronteras Ecológicas. *evolucionar*. **9**(607338). <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.607338> Campbell DR, Waser NM y Pederson GT 2002: Predecir patrones de apareamiento y posible hibridación a partir del comportamiento de los polinizadores. -Amer. Naturalista**159**: 438–450. <https://doi.org/10.1086/339457>
- Casanova J. 1990: Sobre la presencia de *Sedi Aeonium folio* (*Crasuláceas*) en la isla de La Gomera. - *Vieraea***19**:139–140.
- Caujapé-Castells J., Tye A., Crawford DJ, Santos-Guerra A., Sakai A., Beaver K., Lobin W., Florens FBV, Moura M., Jardim R., Gómes I. & Kueffer C. 2010: Conservación de la flora de las islas oceánicas: desafíos globales presentes y futuros. - Perspectiva. Pl. Ecológico. *Evolución. Sistema*. **12**:107–129. <https://doi.org/10.1016/j.jppees.2009.10.001>
- Ceballos L. & Ortuño F. 1976: Estudio sobre la vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales. - Tenerife: Ed. Excmo. Cabildo Insular.
- Chapes S., Harrison J., Spalding M. y Lysenko I. 2005: Medir el alcance y la eficacia de las áreas protegidas como indicador para cumplir los objetivos mundiales de biodiversidad. - *Filos. Trans., Ser. B*.**360**:443–455. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1592>
- del Arco M. & Rodríguez O. 2019: Vegetación del Ca-Islands Narias. - Planta y vegetación **ndieciséis**. - Utrecht: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-77255-4>
- Delgado JM, Arroyo NL & Fernández-Palacios JR 2007: Efectos del borde de las carreteras sobre la temperatura, la luz, la cobertura del dosel y la altura del dosel en bosques de laurisilva y pinos (Tenerife, Islas Canarias). - *Plan Urbano Paisajístico***81**:328–340.
- Elgin M. 2003: Biología y leyes a priori. - *Filos. Ciencia*. **70**:1380–1389. <https://doi.org/10.1086/377415>
- Endémicas Canarias 2023: Especies vegetales de Canarias. - Publicado en <https://endemicscanarias.com/index.php/es/> [consultado el 2 de febrero de 2023].
- Esfeld K., Koch MA, van der Niet T., Seifan M. y Thiv M. 2009: Poca transferencia de polen interespecífica a pesar de la superposición de polinizadores entre simpátricos. *Aeonio (Crasuláceas)* pares de especies. - *Flora***204**:709–717. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.10.002>
- Francisco-Ortega J., A. Santos-Guerra A., Kim SC & Crawford DJ 2000: Diversidad fitogenética en Canarias: una perspectiva conservadora. - *Amer. J. Bot.***87**:909–19. <https://doi.org/10.2307/2656988>
- Gómez C., del Arco M., Acebes JR, Bañares A., Beltrán E., Betancort MJ, Cabrera MA & Fernández M. 1996: Libro rojo de especies vegetales amenazadas de las Islas Canarias. - Santa Cruz de Tenerife: Gobierno de Canarias.
- Hengstum T. van, Lachmuth S., Oostermeijer JGB, Dennijs HCM, Meirmans PG & van Tienderen PH 2012: Hibridación inducida por humanos entre plantas endémicas congenéricas en Tenerife, Islas Canarias. - *pl. Sistema. Evolución*.**298**:1119–1113. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0624-6>
- Heinrich B. 1979: Economía del abejorro. -Cambridge Y Londres: Harvard University Press. Hernández E. 1998: Nota sobre la presencia de *Aeonio decoro* Webb ex bolle (*Crasuláceas*) en la isla de Tenerife. - *Anales Jard. Bot. Madrid***56**:158–159. UICN 2012: Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN. Versión 3.1. Segunda edición. Preparado por la Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. - Gland y Cambridge: UICN. <https://www.iucnredlist.org/resources/categories-and-criteria>
- Jorgensen TH y Olsen JM 2001: Radiación adaptativa de plantas insulares: evidencia de *Aeonio (crasulaceae)* de las Islas Canarias. - Perspectiva. Pl. Ecológico. *Evolución. Sistema*.**4**:29–42. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00013>
- Lems K. 1960: Notas botánicas sobre las Islas Canarias. tierras II. La evolución de las formas vegetales en las islas: *Aeonio*. - *Ecología***41**:1–17. <https://doi.org/10.2307/1931934>
- Levin DA, Francisco-Ortega J. y Jansen RK 1996: Hibridación y extinción de especies vegetales raras. - *Conservación Biol.***10**:10–16. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010010.x>
- Levin DA y Kerster HW 1974: Flujo genético en semillas plantas. - *Evolución. Biol.***7**:139–220. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6944-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6944-2_5)
- Liu H.-Y. 1989: Sistemática de *Aeonio (Crasuláceas)*. - Publicación especial. Nacional. Mus. Nat. Ciencia. Taiwán**3**.
- Lodé J. 2010: Plantas suculentas de las Islas Canarias. Guía de identificación fácil. - Santa Cruz de Tenerife: Publicaciones Turquesa.
- Marrero Á. 1992: Evolución de la Flora Canaria. - págs. 62–63 en: Kunkel G. (ed.), Flora y vegetación del Archipiélago Canario. Tratado florístico de Canarias, Primera parte. - Las Palmas de Gran Canaria: Editora Regional de Canarias.
- Martínez M., García E. & Bernal C. 2017: Reduccionismo, leyes naturales y complejidad: diferentes estrategias de investigación y explicación científica. - *Ciencia. Semental*.**15**:243–262. <https://doi.org/10.11606/51678-31662017000200003>

- Mateo G. 2023: Sobre el género *galletas* L. (*Cruciferae*) en la Cordillera Ibérica. – *Flora Montiber.* **85**: 16–26.
- Mes THM 1995: Implicaciones filogenéticas y sistemáticas. cationes de cloroplasto y variación de secuencia de espaciador nuclear en el Macaronésico *Sempervivoideae* relacionado *Sedoideae* (*Crasuláceas*). – págs. 30–44 en: Hart H. 't & Eggli U. (ed.), *Evolución y sistemática de la Crasuláceas*. – Leiden: Backhuys.
- Messerschmid TFE, Avrahamczyk S., Bañares Baudet A., Brillhante MA, Eggli U., Hühn P., Kadereit J. W., dos Santos P., de Vos JM & Kadereit G. 2023: Especiación entre islas e intraslas y sus correlatos morfológicos y ecológicos en *Aeonio* (*Crassulaceae*), una radiación macaronésica rica en especies. – *Ana. Bot.* **131**:697–721. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad033>
- Moreno JC (coord.) 2008: Lista Roja 2008 de la flora vascular española. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas). – Madrid: Gobierno de España.
- Moreno JC 2011: Lista roja de la flora vascular española. Adenda 2010. Actualización con los datos de la adenda 2010 al atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada. Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. – Madrid: Gobierno de España.
- Moreno JC, Domínguez F., Marrero M. & Bañares A. 2015: Aplicación del índice de la Lista Roja para una evaluación de la conservación de las plantas vasculares españolas. – *Conservación Biol.* **29**:910–919. <https://doi.org/10.1111/cobi.12437>
- Mort ME, Soltis DE, Soltis PS, Francisco-Ortega J. & Santos-Guerra A. 2002: Filogenética y evolución del clado macaronésico de *Crasuláceas* inferido a partir de datos de secuencia nuclear y de cloroplastos. – *Sist. Bot.* **27**:271–188.
- Nelson EC 2010: Lagartos en *Aeonium lancerotense* Lanzarote, Islas Canarias: ¿un nuevo ejemplo de polinización por reptiles? – *Bradleya* **28**:15-18. <https://doi.org/10.25223/brad.n28.2010.a3>
- Nyffeler R. 2003: *Aeonio* (*Crasuláceas*). – págs. 15-23 en: Eggli U. (ed.), *Manual ilustrado de plantas suculentas: Crasuláceas*. – Berlín: Springer.
- Ollerton J., Winfree R. y Tarrant S. 2011: ¿Cuántos ¿Las plantas con flores son polinizadas por animales? – *Oikos* **120**:321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Olsen JM, Skildsen LI y Venkatasamy S. 2002: Invasión de redes de polinización en islas oceánicas: importancia de los complejos invasores y supergeneralistas endémicos. – *Diversidad y Distribución.* **8**:181–192. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2002.00148.x>
- Ortega-Olivencia A., Rodríguez-Riaño T., Pérez-Bote JL, López J., Mayo C., Valtueña FJ & Navarro-Pérez M. 2012: Insectos, pájaros y lagartos como polinizadores de las flores más grandes *escrofulariade* Europa y la Macaronesia. – *Ana. Bot.* **109**:153–167. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr255>
- Padrón B., Traveset A., Biedenweg T., Díaz D., Nogales M. & Olsen JN 2009: Impacto de plantas invasoras exóticas en las redes de polinización en dos archipiélagos. – *Más uno* **4**(e6275). <https://doi.org/10.1371/journal.teléfono.0006275>
- Praeger RL 1929: *Semperviva* de Canarias área. – *Proc. Roy. Académico irlandés*, **B.38**: 454–499.
- Praeger RL 1932 [reimpresión 2012]: Un relato de la *Sempervivum* grupo. – Stuttgart: reimpresiones de monografías de plantas de J. Cramer y HK Swann.
- Rademaker MCJ y De Jong TJ 1998. Efectos de Número de flores sobre la transferencia estimada de polen en poblaciones naturales de tres especies hermafroditas: un experimento con tinte fluorescente. – *J. Evol. Biol.* **11**:623–641. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1998.11050623.x>
- Reyes-Betancort A., Santos Guerra A., Guma IR, Humphries CJ & Carine MA 2008: Diversidad, rareza y evolución y conservación de la flora endémica de Canarias. – *Anales Jard. Bot. Madrid* **sesenta y cinco**: 25–45. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2008.v65.i1.244>
- Roubik DW 2001: Altibajos en las poblaciones de polinizadores: ¿cuándo hay una disminución? – *Ecología. & Soc.* **5**(1) (2). <https://doi.org/10.5751/ES-00255-050102>
- Santos JM, Bentabol A., Hernández Z. & Modino D. 2004: Catálogo de flora de interés apícola de Tenerife. Descripción morfológica de sus pólenes. – Santa Cruz de Tenerife: Ediciones Casa de la Miel. Exmo. Cabildo de Tenerife.
- Santos Guerra A. 1983: Flora y vegetación de La Palma. – Santa Cruz de Tenerife: Ed. Canarias Interinsular SA
- Sauerbier H., Cabrera F. & Muer T. 2023: Flora vascular de Canarias. – Santa Cruz de Tenerife: Publicaciones Turquesa.
- Schönfelder P. & Schönfelder I. 2018: Flora Canaria. Guía de identificación. Edición en español. – Santa Cruz de Tenerife: Editorial Turquesa.
- Schulz R. 2007: *Aeonio* en hábitat y cultivo. – San Bruno: Schulz.
- Severio F. & Rodríguez-Rodríguez MC 2011: *Gallotia cesar* (El lagarto de César). Nectarivario. – *Herpetol. Rdo.* **42**:602–603.
- Thiede J. y Eggli U. 2007: *Crasuláceas*. – págs. 83-119 en: Kubitzki K., Bayer C. & Stevens P. (ed.), *Las familias y géneros de plantas vasculares*. Editado por K. Kubitzki. Volumen **IX**. Plantas floreciendo. Eudicots. *Berberidopsidales, Buxales, cruzosomatales, fabales* páginas, *Geraniales, Gunnerales, Myrtales* páginas, *proteales, saxifragales, vitales, Zygophyllales, Clusiáceas* Alianza, *pasifloráceas* Alianza, *Dillenia ceae, Huáceas, picramniáceas, sabiáceas*. – Berlín Heidelberg: Springer.

- Traveset A., Nogales M. & Navarro L. 2009: Mutualismos planta-animal en islas: influencia en la evolución y mantenimiento de la biodiversidad. – págs. 157–180 en: Mendel R., Nogales M. & Navarro L. (ed.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. – Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Turland Nueva Jersey, Wiersema JH, Barrie FR, Greuter W., Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May TW, McNeill J., Monro AM, Prado J., Price MJ y Smith GF (ed. ) 2018: Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (Código Shenzhen) adoptado por el Decimonoveno Congreso Botánico Internacional Shenzhen, China, julio de 2017. – *Regnum Veg.* **159**.– Glashütten: Libros botánicos de Koeltz. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Valido A., Dupont YL & Olsen JM 2004: Pájaro-flor Interacciones en las islas Macaronesias. – *J. Biogeogr.* **31**:1945-1953. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01116.x>
- Voggenreiter V. 1999: Fitocorología de las 11 especies y sus híbridos de *Aeonio* Webb y *atraque*. y de *Greeno* vía *diplocicla* Webb ex Bolle en La Gomera, Islas Canarias (*Crasuláceas*). – *Vieraea* **27**:27–44.
- latifoliado* (Burchard) Bañares × *A. decoro* Webb ex Bolle), El Bailadero, 950 m, marzo 1981, *A. Bañares* (TFC 19946). ***Aeonium × bravoanum*** Bramwell y GD Rowley ex Heath ( *A. castellopaiva* × *A. lindleyi* subsp. *viscatum* (Bolle) Bañares), El Bailadero, 950 m, mayo de 1983, *A. Bañares* (TFC 19944); Tamargada, 350 m, junio de 1983, *C. Ríos Jordania* (TFC 9951). ***Aeonium × cas telodecorum*** Bañares (*A. castellopaiva* × *A. ron deco*), El Bailadero, 950 m, mayo de 1983, *A. Bañares* (TFC 19944). ***decoro aeonium*** Webb ex Bolle, Barranco del Agua, Valle de San Sebastián, abril de 1845, *burgués*, (FI 000088). ***Aeonium gomerense*** (Praeger) Praeger, sin localidad, 8 de mayo de 1951, *ER Sventenius* (ORT 5621); ibidem, Cumbre Carbonera, 950m, junio 1996, *A. Bañares & al.* (TFC 38718). ***Aeonium × perezii*** Bañares (*apendiculatum* Bañares × *A. decoro*), Barranco de Benchejigua, 600 m, abril 1985, *A. Bañares* (TFC 25024). ***Aeonium sedifolium*** (Webb ex Bolle) Pozo. y Proust, Masca, *ER Sventenius* (ORT 12400). ***× Greenonium laxiflorum*** Macarrón y Bañares (*A. decoro* × *Greeno* vía *diplocicla* Webb ex Bolle), Barranco de La Laja, 550 m, marzo 1987, *A. Bañares* (TFC 25003). — El Hierro: ***Aeonium × holospathulatum*** Bañares (*arboreo* var. *holocriso* HY Liu × *A. spathulatum* (Hornem.) Praeger), cerca de San Andrés, marzo de 1989, *A. Bañares* (TFC 3974); ibidem, San Andrés, 1020 m, 29 de mayo de 2012, *O. arango* (LPA). — La Palma: ***× Greenonium cabreræ***

## Apéndice 1

Material adicional estudiado — España, Islas Canarias, La Gomera: ***Aeonium × aguajilvense*** Bañares (*A. cas tellopaiva* bolle × *A. gomerense* (Praeger) Praeger), Aguajilva, 700 m, mayo de 1991, *A. Bañares* (TFC 37963). ***Aeonium × beltrani*** Bañares (*canariense* subsp.

*A. Santos* (*A. spathulatum* × *Greenovia diplocicla*), Las Manchas (supra Jedey), 1000 m, julio 1990, *A. Bañares* (TFC 37964). — Tenerife: ***Aeonium × holospathulatum*** Bañares nothovar. ***holospathulatum*** (*arboreo* var. *holocriso* × *A. spathulatum*), Arafo, 950 m, marzo 1981, *A. Bañares* (TFC 19949).

## Apéndice 2

Cruces experimentales entre especies alopátricas de *Aeonioy Greenovia*. Todos los cruces dieron como resultado semillas fértiles y embriones viables. – (CV) = Cabo Verde; (G) = La Gomera; (GC) = Gran Canaria; (H) = El Hierro; (L) = Lanzarote; (M) = Madeira; (T) = Tenerife.

| Padre 1   | Padre 2  |
|---|--|
| <b>Inter archipiélagos</b>  |  |
| <i>arboreo</i> (L.) Webb y Berthel. subsp. <i>arboreo</i> (CG)                    | <i>A. glutinosum</i> (Aiton) Webb y Berthel. (METRO)                           |
| <i>arboreo</i> subsp. <i>arboreo</i> (CG)   | <i>A. gorgoneo</i> A Schmidt (CV)  |
| <i>A. glandulosum</i> Webb y Berthel. (METRO)                                     | <i>A. urbicum</i> (C.Sm. ex Hornem.) Webb y Berthel. subsp. <i>urbicum</i> (t) |
| <i>A. glutinosum</i> (METRO)  | <i>A. haworthii</i> Salm-Dyck ex Webb & Berthel. (t)                           |
| <i>A. glutinosum</i> (METRO)  | <i>A. sedifolium</i> (Webb ex Bolle) Pozo. y Proust (G)                        |
| <i>A. glutinosum</i> (METRO)  | <i>A. tabuliforme</i> (Haw.) Webb y Berthel. (t)                               |
| <i>A. gorgoneo</i> (CV)   | <i>A. haworthii</i> (t)  |
| <b>Entre islas</b>  |  |
| <i>canariense</i> (L.) Webb y Berthel. subsp. <i>canario</i> (PAG)                | <i>A. simsi</i> (Dulce) Stearn (GC)  |
| <i>canariense</i> subsp. <i>cristian</i> (Burchard) Bañares (P)                   | <i>A. pseudourbicum</i> Bañares (T)  |
| <i>canariense</i> subsp. <i>cristian</i> (PAG)                                    | <i>G. milenio</i> O. Arango (T)  |
| <i>A. davidbramwellii</i> HY Liu (P)  | <i>A. lancerotense</i> (Praeger) Praeger (L)                                   |
| <i>A. davidbramwellii</i> (PAG)   | <i>A. liui</i> O. Arango (T)   |
| <i>A. decoro</i> Webb ex Bollevar. <i>decoro</i> (GRAMO)                          | <i>A. haworthii</i> (t)  |
| <i>A. decoro</i> var. <i>decoro</i> (GRAMO)                                       | <i>A. simsi</i> (CG)   |
| <i>A. goochiae</i> Webb y Berthel. (PAG)  | <i>A. volkeri</i> E. Hern. & Bañares (T)                                       |
| <i>A. haworthii</i> (t)   | <i>A. noble</i> (Praeger) Praeger (P)  |
| <i>A. lindleyi</i> subsp. <i>viscatum</i> (Bollé) Bañares (G) <sup>(1)</sup>      | <i>A. noble</i> (PAG)  |
| <i>A. liui</i> (t)  | <i>A. percarneo</i> (RP Murray) Pozo. y Proust (GC)                            |
| <i>A. mascaense</i> Bramwell (T)  | <i>A. sedifolium</i> (GRAMO)   |
| <i>A. mascaense</i> (t)   | <i>A. simsi</i> (CG)   |
| <i>A. pseudourbicum</i> (t) <sup>(1)</sup>  | <i>A. saundersii</i> Bollé (G)   |
| <i>A. pseudourbicum</i> (t)   | <i>A. simsi</i> (CG)   |
| <i>A. saundersii</i> (GRAMO)  | <i>A. simsi</i> (CG)   |
| <i>A. sedifolium</i> (GRAMO)  | <i>A. simsi</i> (CG)   |
| <b>Dentro de las islas</b>  |  |
| <i>arboreo</i> var. <i>holocriso</i> HY Liu (H)                                   | <i>A. valvulardense</i> (Praeger) Praeger (H)                                  |
| <i>canariense</i> subsp. <i>cristian</i> (PAG)                                    | <i>A. spathulatum</i> (Hornem.) Praeger (P)                                    |
| <i>A. haworthii</i> (t)   | <i>A. smithii</i> (Sims) Webb y Berthel. (t)                                   |
| <i>A. holocrisum</i> var. <i>rubrolineatum</i> (Svent.) HY Liu (G) <sup>(1)</sup> | <i>A. lindleyi</i> subsp. <i>viscatum</i> (GRAMO)                              |
| <i>A. mascaense</i> (t)   | <i>A. pseudourbicum</i> (t)  |
| <i>A. mascaense</i> (t)   | <i>G. aurea</i> (C.Sm. ex Hornem.) Webb y Berthel. (t)                         |

(1) Híbrido creado por Carles Jiménez Box.

## Willdenowia

Edición en línea de acceso abierto [bioone.org/journals/willdenowia](https://bioone.org/journals/willdenowia)



ISSN en línea 1868-6397 · ISSN impreso 0511-9618 · 2022 Factor de impacto de la revista 1.900

Publicado por el Jardín Botánico y el Museo Botánico de Berlín, Freie Universität Berlin © 2024

El autor · Este artículo de acceso abierto se distribuye bajo la licencia CC BY 4.0