

LA FILOTAXIS, UNA HERRAMIENTA ÚTIL PARA DIFERENCIAR TAXONES EN EL GÉNERO *AEONIUM* (CRASSULACEAE): I.- IDENTIFICACIÓN DE *A. VOLKERI* SUBSP. *PAUCIFOLIUM*, UNA NUEVA SUBESPECIE DE TENERIFE. II.- DETERMINACIÓN DE *A. HIERRENSE* Y *A. ESCOBARII* EN LA PALMA. ISLAS CANARIAS)

OCTAVIO ARANGO TORO

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

Recibido: Septiembre 2023

Palabras claves: *Aeonium volkeri*, *A. hierrense*, *A. escobarii*, Crassulaceae, filotaxis, flora endémica, taxonomía, La Palma, Tenerife, Islas Canarias

Key Words: *Aeonium volkeri*, *A. hierrense*, *A. escobarii*, Crassulaceae, phyllotaxis, endemic flora, taxonomy, La Palma, Tenerife, Canary Islands

RESUMEN

Se estudia la capacidad de la filotaxis (el patrón anatómico regular de disposición de las hojas en el tallo determinado genéticamente), para distinguir taxones con rasgos morfológicos parecidos. En primer lugar, se valoraron los principales caracteres morfológicos de las poblaciones que componen el complejo *A. volkeri* en el extremo norte de la Península de Anaga, confirmándose que se trata de un taxón morfológicamente variable. En base a la diferente filotaxis respecto a la subsp. tipo, se identificó una nueva subespecie dentro del complejo *A. volkeri*, que se describe como *A. volkeri* subsp. *paucifolium*. Se analiza el valor taxonómico que tiene la filotaxis para diferenciar taxones dentro de una especie con amplia variabilidad morfológica. En segundo lugar, se investiga la capacidad de la filotaxis para distinguir las dos especies monopódicas de la secc. *Leuconium* en La Palma, *A. hierrense* y *A. escobarii*, que presentan rasgos morfológicos parecidos y a menudo se confunden. Se confirma que mediante la filotaxis pueden ser fácilmente distinguidos, pues en *A. hierrense* la filotaxis es 8/21, mientras que en *A. escobarii* es 5/13. Se aportan los datos obtenidos sobre la distribución de ambas especies en la isla, y se incluye un listado de la filotaxis de los taxones que conforman la sección *Leucomium* en el género *Aeonium*. Finalmente, se describe un método rápido y sencillo para cuantificar la filotaxis contando las cicatrices foliares del tallo en vez de las hojas en los géneros *Aeonium* y *Greenovia*.

SUMMARY

We study the ability of phyllotaxis (the genetically determined and constant anatomic arrangement of leaves on a plant stem) to distinguish different taxa among plants with similar morphological traits. First, the main morphological characters of the populations that compose the *A. volkeri* complex in the extreme north of the Anaga Peninsula were evaluated, confirming that it is a morphologically variable taxon. Based on the different phyllotaxis with respect to the type subsp., a new subspecies was identified within the *A. volkeri* complex, described as *A. volkeri* subsp. *paucifolium*. The taxonomic value of phyllotaxis in differentiating taxa within a species with wide morphological variability is discussed. Second, we assess the ability of phyllotaxis to distinguish the two monopodic species of sect. *Leuconium* on La Palma, *A. hierrense* and *A. escobarii*, which have similar morphological features and are often confused. We confirm that they can be easily distinguished by phyllotaxis, since in *A. hierrense* the phyllotaxis is 8/21, while in *A. escobarii* it is 5/13. Data are provided on the distribution of both species on the island, and a list is included on the phyllotaxis of all the taxa that make up section *Leuconium* in the genus *Aeonium*. Finally, we describe a rapid and simple method for quantifying phyllotaxis by counting stem leaf scars instead of leaves in the genera *Aeonium* and *Greenovia*.

INTRODUCCIÓN

El objetivo principal de este trabajo es valorar la utilidad de la filotaxis en la identificación de taxones diferentes dentro de grupos de plantas con rasgos morfológicos parecidos en el género *Aeonium*. Esta relevancia se analizará a través de dos ejemplos. En primer lugar, describiendo una nueva subespecie del grupo *A. volkeri* E. Hernández & Bañares que fue identificada gracias a la filotaxis; y, en segundo lugar, diferenciando mediante la filotaxis y aportando datos corológicos sobre distribución de los dos taxones monocárpicos de la sección *Leuconium* Y.-H. Liu de la isla de La Palma, *A. hierrense* (Murray) Pit. & Proust y *A. escobarii* N. Rebmann & B. Malkmus-Hussein, que a menudo se confunden.

La filotaxis, el patrón de disposición de las hojas en el tallo es un carácter anatómico determinado genéticamente, que tiene valor en la Sistemática de las plantas (JEAN, 1994; ITOH *et al.*, 2000; REINHARDT, 2005; CRANG, *et al.* 2018). El primer botánico que utilizó la filotaxis en la taxonomía del género *Aeonium* fue LIU (1989), quien lo incluyó en todas las descripciones de su extraordinaria monografía. Estamos de acuerdo con Y.-H. Liu en la importancia de incluir sistemáticamente la filotaxis como un parámetro objetivo en la identificación de los taxones que componen el género *Aeonium*. Como ejemplo de ello, cabe destacar que la filotaxis fue el carácter anatómico que nos condujo a la segregación de *A. volkeri* subsp. *paucifolium* subsp. *nov.*, pues al compararla con el ejemplar designado por los autores como el tipo del nombre (TFC: 37855!), nos dimos cuenta de que tenían diferente filotaxis. Ante este hecho se plantea un problema de Sistemática Botánica en cuanto al rango que le corresponde al nuevo taxón, e intentamos responder a la pregunta: ¿estamos frente a dos taxones de rango infra-específico o son dos especies diferentes?

Siempre se ha considerado que *A. volkeri* es una especie morfológicamente variable (HERNÁNDEZ & BAÑARES, 1996). Tras haber estudiado todas las poblaciones que conforman el grupo *A. volkeri* en la Península de Anaga, llegamos a la conclusión de que en realidad se trata de un grupo complejo y heterogéneo, posiblemente constituido por individuos en

diferentes rangos taxonómicos, bien sean variedades o subespecies, sin descartarse que pueda existir alguna especie críptica dentro del grupo. A menudo, los caracteres morfológicos dentro de una población simpátrica de plantas similares no permiten reconocer taxones diferentes. Por lo tanto, es necesario incorporar nuevos parámetros objetivos que faciliten su determinación, como los que se obtienen con la filotaxis. Además, los diferentes componentes del grupo *A. volkeri* a menudo se hibridan con otras especies del género con las que comparte su área de distribución, y los híbridos generados crecen entremezclados con las especies parentales, confundiendo muchas veces con ellas. A su vez, estos híbridos naturales se retrocruzan con los parentales, produciendo introgresión génica y convergencia morfológica, que hace que los híbridos se parezcan a los parentales, como en el caso de *A. x contortiflorum* Arango (ARANGO, 2021; 2023). En consecuencia, para avanzar en la Sistemática del grupo *A. volkeri* es importante averiguar si está compuesto de diferentes taxones.

De otra parte, no es tarea fácil diferenciar *A. escobarii* de *A. hierrense* en la naturaleza, cuando las plantas no están florecidas, pues ambas tienen hábito monocárpico. Además, presentan caracteres morfológicos compartidos y se desarrollan en hábitats similares, por lo que no es excepcional encontrarlas ocupando la misma área de distribución. A grandes rasgos, las plantas de *A. escobarii* se distinguen por ser de menor porte y con el tallo más delgado, por las rosetas foliares más pequeñas, las hojas habitualmente de color verde cobrizo y el margen foliar provisto de cilios delgados en cantidad moderada. Llama la atención que el autor del taxón no definió en el protólogo el tipo de indumento presente en las hojas de *A. escobarii* (REBMANN, 2013); no obstante, en la naturaleza hemos encontrado tanto ejemplares con hojas pubescentes como completamente glabras. Por el contrario, las hojas de *A. hierrense* son siempre glabras, de color verde glauco, con el margen rojizo y provisto de abundantes cilios largos y gruesos. Por todo ello, decidimos buscar nuevos parámetros que permitieran diferenciar objetivamente entre taxones con aspecto parecido, y la filotaxis, cumple con ese cometido.

MATERIAL Y MÉTODO

Valoración de la filotaxis: En el reino vegetal, la filotaxis se expresa en forma de números quebrados constantes que están relacionados con la sucesión de Fibonacci: $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$ y $8/21$, en el que el numerador indica la cantidad de vueltas que da la espiral de hojas alrededor del tallo, y el denominador la cantidad de hojas que esas vueltas contienen. En los géneros *Aeonium* y *Greenovia* la filotaxia es de tipo helicoidal, el tipo más frecuente en las plantas superiores y a su vez, el más complejo. Para calcular la filotaxis se escoge una roseta foliar bien desarrollada en la cual se localizan dos hojas de dos espirales diferentes que coincidan en la misma posición, y entre ambas, se cuenta el número de vueltas que dan alrededor del tallo (numerador) y el número de hojas que hay en esas vueltas (denominador) (JEAN, 1994; REINHARDT, 2005; VERMOUX *et al.* 2019). Otros métodos utilizados para valorar la filotaxis no fueron tenidos en cuenta puesto que son invasivos e implican la destrucción de la roseta con cortes a nivel del meristemo central y de las hojas caulinares. Dado que cuantificar la filotaxis contando las hojas es un proceso engorroso de realizar en el campo, hemos desarrollado un método fácil y rápido basado en contar las cicatrices foliares de la parte media del tallo, o sea la porción comprendida entre el tallo verde y el tallo leñoso. Para calcular la filotaxis con este método, el observador se sitúa en un plano frontal al tallo y en la hemi-circunferencia que tiene delante escoge dos cicatrices que coincidan en una línea

vertical imaginaria, entre ellas se cuenta el número de cicatrices visibles, ambas incluidas y, a ese número “n” se le aplica la fórmula: $n \times 2 (+/- 1)$, con lo que se obtiene el denominador de la fracción (Figura 1). El factor +/- 1, o incluso +/- 2, se aplica cuando por asimetrías del tallo o por un ángulo de observación incorrecto, no son visibles todas las cicatrices foliares. Así mismo, entre las dos cicatrices se pueden contar las vueltas que dan las espirales de hojas alrededor del tallo, pero no es necesario, puesto que las fracciones de la filotaxis son constantes (ver al inicio del párrafo), y el numerador será el de la fracción que corresponda al denominador que se ha obtenido. La validez del método se ha comprobado en numerosas rosetas de diferentes especies y siempre coincide con el resultado obtenido contando las hojas. También cabe destacarse que este método es aplicable a especímenes de herbario preservados, dado que el secado y prensado hace inviable el contaje de las hojas sin destruir el espécimen.

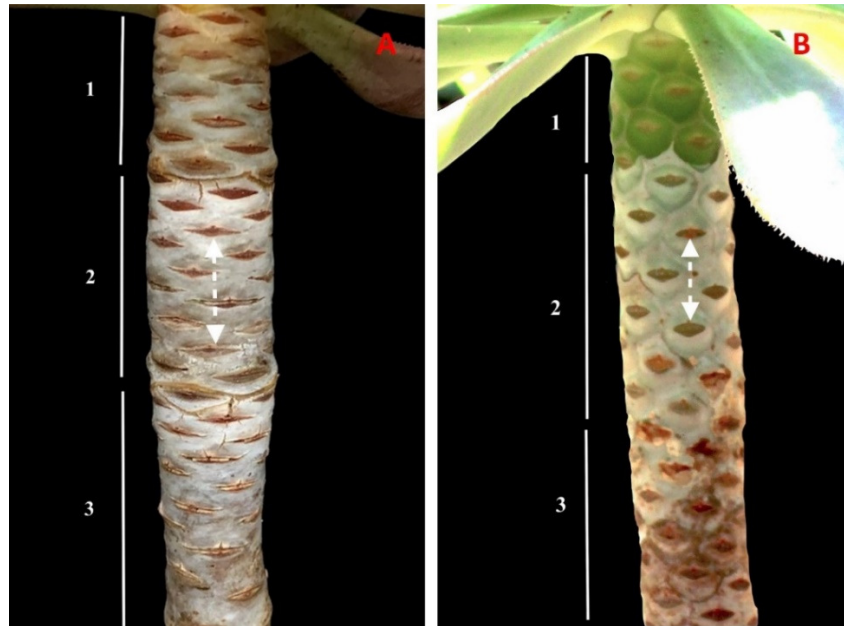


Figura 1. A) Tallo de *A. hierrense* con filotaxis 8/21. B) Tallo de *A. escobarii* con filotaxis 5/13. Las flechas señalan dos cicatrices alineadas verticalmente aptas para cuantificar la filotaxis. 1- Tallo verde, 2- Tallo intermedio adecuado para valorar la filotaxis y, 3- Tallo leñoso antiguo.

Determinación de una nueva subespecie: Todas las poblaciones de *A. volkeri* conocidas hasta el momento, fueron estudiadas *in situ* durante la última década, pues es un taxón con un área de distribución relativamente pequeña y fácilmente abarcable. Sólo dos poblaciones no pudieron ser estudiadas; la primera, de la localidad de Los Campitos en Santa Cruz de Tenerife, mencionada por HERNÁNDEZ & BAÑARES (1996), que no pudo ser localizada, pues se trata de una zona con una intensa presión antrópica con presencia de cabras. La segunda población que tampoco pudimos estudiar fue la de los Roques de Anaga mencionada por HERNÁNDEZ (1993), pues no disponíamos de medios náuticos para acceder a ella. Las principales diferencias diagnósticas entre la nueva subespecie *A. volkeri* subsp. *paucifolium* y *A. volkeri* subsp. *volkeri* se recogen en la Tabla 1.

Tabla 1. Principales características que diferencian la nueva subespecie *A. volkeri* subsp. *paucifolium* de la subsp. tipo.

A. volkeri subsp. *paucifolium*
subsp. nov.



A. volkeri subsp. *volkeri*
(subsp. tipo)



Plantas	Matas grandes, densas, de 120-150 x 50-100 cm, y 25-35 de alto, constituidas por 100 a 150 rosetas.	Matas de menor tamaño, laxas, de 60-80 x 60-80 cm, y 40-60 cm de alto, constituidas por 80 a 100 rosetas.
Tallos	Fuertemente ramificados a todos los niveles, tortuosos, entrelazados, de 3-5 mm de diámetro, de color blanquecino, corteza rugosa, no escamosa.	Rectos, moderadamente ramificados a nivel basal y medio, de 6-8 mm de diámetro, corteza de color marrón-grisácea, irregular, muy escamosa.
Rosetas	Ligeramente acopadas, laxas, de 3 a 5 cm de diámetro, con las hojas centrales erectas y las inferiores retrorsas.	Planas densas, de 6 a 8 cm de diámetro. Con las hojas centrales y las inferiores en posición horizontal.
Filotaxis	3/8	5/13
Hojas	Obovado-espátuladas a orbiculares, muy gruesas, con el envés fuertemente convexo, 3 x 2 x 0,6 cm, ápice obtuso o redondeado, brevemente mucronado, base abruptamente atenuada, sub-sésil. Margen provisto de cilios cilíndricos, delgados, de 1 mm de largo. Lámina de color verde-amarillento o verde-granate, generalmente con una raya tánica central y el borde rojo, glabrescentes en el ápice y el borde.	Lanceoladas a oblanceolado-espátuladas, delgadas, 6 x 2,2 x 0,3 cm, delgadas, ápice agudo, acuminado, base cuneada formando un largo pseudopecíolo. Margen provisto de cilios cónicos, de 1-1,5 mm de largo. Lámina de color verde oscuro sin raya tánica central, y el borde rojizo, que durante la estación seca adquiere tonos cobrizos, enteramente puberulentas.
Inflorescencia	Pequeña, corta, de 10 x 8 cm en la base y 18-20 desde la roseta, en forma de panícula redondeada, laxa, con 4-6 ramas florales dicótomas distalmente en dos ramas floríferas, c/u con 6-8 flores blancas con matices rosados.	Mediana, de 12 x 10 cm en la base y 25-40 desde la roseta, en forma de panícula ovoidea, moderadamente densa, con 8-12 ramas florales dicótomas en el 1/3 medio en 2 ramas floríferas c/u con 8-12 flores de color rosado intenso o blanco-rosáceo.
Cáliz	Sépalos glabros, de forma triangular alargada, de 4 x 2 mm, con el ápice redondeado. Pedicelos 2-3 mm de largo, glabrescentes.	Sépalos pubescentes, con forma de triángulo corto, de 3 x 2,2 mm, con el ápice agudo. Pedicelos 4-6 mm de largo, pubescentes.
Flores	Flores con 7 (6-8) partes. Pétalos oblanceolados, con el borde entero, apicalmente glabrescentes, distintivamente dispuestos de manera levo-contorta. Estambres planos, ahusados. Carpelos con ovarios de 3 mm y estilos de 3,5 mm, enteramente rosados. Escamas nectaríferas blancas, cuadradas, levemente cordadas en el ápice	Flores con 8 (7-9) partes. Pétalos oblanceolados de 10,5 x 2,5 mm, serrulados en el ápice, abaxialmente glabrescentes. Estambres, cilíndricos. Carpelos con ovarios de 4 x 1,5 mm y estilos de 4,5 mm con el ápice rosado. Escamas nectaríferas blanco-verdosas, cuadradas, crenuladas en el ápice.

Tabla 1. (Continuación)

	<i>A. volkeri</i> subsp. <i>paucifolium</i> <i>subsp. nov.</i>	<i>A. volkeri</i> subsp. <i>volkeri</i> (subsp. tipo).
Distribución	Se localiza en la parte más septentrional de la Península de Anaga, en las cercanías de Chamorga, El Lomo de Las Bodegas, y en los barrancos de Ijuana, Sabinar y Anosma.	Se localiza en la vertiente meridional de la Península de Anaga, en las cercanías de Igueste de San Andrés y los barrancos vecinos.
Hábitat y Ecología	Crece en los pisos de vegetación canaria de matorral xerófito y bosque termoesclerófilo, llegando en algunos sitios hasta el borde del bosque verde. Prefiere hábitats soleados, y ventosos, en un rango altitudinal de 100 a 650 m s. m. Florece de mayo a junio.	Crece en el piso de vegetación canaria de matorral xerófito. Prefiere hábitats secos y soleados, que reciben la humedad del mar, en un rango altitudinal que vadesde el nivel del mar hasta 400 m s.m. Florece de abril a mayo.

Los caracteres morfológicos estudiados corresponden a los establecidos para el género *Aeonium* por PRAEGER (1929, 1932) y LIU (1989). Los datos fueron obtenidos del estudio de ejemplares en la naturaleza, ejemplares en cultivo y del pliego tipo del nombre de la especie del herbario TFC: 37855!, pues los datos que aparecen en la descripción son de poca ayuda al corresponder a la mezcla de las dos subespecies que en ese momento formaban un todo con *A. volkeri*. El estudio de los especímenes en fresco y de los pliegos de herbario se realizó mediante el método convencional, utilizando aumentos 4-8x con lupa estereoscópica.

Las mediciones se efectuaron con un calibrador digital electrónico (Digital Caliper BV001, Irlanda CE) y, para las estructuras pequeñas, con una escala microscópica bajo la lupa estereoscópica. Para determinar el color exacto de las flores, fueron comparadas en fresco con la Guía de Referencia de Colores Pantone® (2023), (<http://www.pantone-colours.com/>). El material tipo de *A. volkeri* subsp. *paucifolium* subsp. nov. fue depositado en el Herbario LPA del Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo de Gran Canaria.

Diferenciar *A. escobarii* de *A. hierrense*: Para el estudio de estos dos taxones monocárpicos de La Palma, se realizaron numerosas prospecciones en las vertientes N, E y O de la isla, en una franja altitudinal comprendida entre 100 y 1200 m s.m., con especial atención a las localidades donde previamente habían sido citados por otros autores (LIU, 1989; BIOTA, 2021; EURO+MED PLANTBASE, 2023; FLORA VASCULAR DE CANARIAS, 2008; ENDÉMICAS DE CANARIAS, 2023; SAUERBIER *et al.*, 2023). La determinación de los ejemplares en la naturaleza se realizó mediante los caracteres morfológicos descritos por LIU (1989) y REBMANN (2013) para cada una de las dos especies, y se completó con la valoración de la filotaxis en ejemplares de la naturaleza según el método anteriormente descrito con las cicatrices foliares del tallo.

RESULTADOS

1- *Aeonium volkeri* E. Hernandez & A. Bañares subsp. *paucifolium* Arango subsp. nov.

Holotipo: España, Islas Canarias, Tenerife, extremo norte de Anaga, cercanías de Chamorga, Sendero PR-TF-6, 536 m s.m. N: 28°34'17'' - O: 16°09'12'', O. Arango, 10-06-2013, LPA 41171. (Figura 2).

Diagnosis

Perennial subshrub, 25-30 cm tall, strongly branched, containing 120 to 150 small rosettes. Leaf rosette lax, 3-5 cm in diameter. Leaves glabrescent, obovate-spatulate, yellowish green with a central red stripe, 3 x 2 x 0.6 cm, apex rounded, base sub-sessile, margin with slender cilia and intermingled glandular hairs. Inflorescence in small panicle, 12 x 10 cm, glabrate, with alternate bracts as a smaller leaf, and 4-6 dichotomous floral branches. Calyx glabrous, with triangular elongated sepals, 4 x 2 mm. Flowers with 7 (6-8) parted, moderate bell-shaped corolla, 1-1.2 cm in diameter, with the petals in levo-contorted arrangement. Petals oblanceolate, white with pink hues, glabrescent. Stamens white, with flattened glabrous filaments and anthers ovoid-deltoid, pale yellow, glabrescent. Carpels with ovaries white, glabrous, de 3 x 1 mm, and styles glabrous, 3.5 mm long, pink, not divergent. Nectariferous scales square, white, 0.8 x 1 mm, with apex slightly cordate. Phenology: blooms from May to June. (Icón Figura 3).

Descripción

Planta subarborescente perenne, leñosa, de 25-30 cm de alto, constituida por múltiples tallos delgados, entrecruzados con numerosas ramificaciones a todos los niveles, que terminan en 120 a 150 rosetas de pequeño tamaño. **Tallos** con corteza de color grisáceo, moderadamente rugosa, con pequeñas excrescencias alrededor de las cicatrices foliares sin llegar a formas verdaderas escamas. Tallos principales de 0,8-1 cm de diámetro y tallos de las ramificaciones de 0,3-0,5 cm, frecuentemente provistos de raíces aéreas gruesas que le proporcionan sujeción a la planta; cicatrices foliares planas de forma elíptica, de 3,5 x 0,8 mm. **Rosetas** laxas, ligeramente acopadas, de 4 (3-5) cm de diámetro y filotaxis 3/8. **Hojas** obovado-espatuladas a orbiculares, de 2,5-3 x 1,8-2 x 0,6-0,7 cm, glabrescentes, con el ápice obtuso o redondeado brevemente mucronado y la base abruptamente cuneada formando un corto pseudo-pedículo; lámina de color verde amarillento que a lo largo del año va adquiriendo coloración rojiza que puede llegar hasta el granate, generalmente provista de una raya tánica central y con el borde rojizo, margen provisto de cilios cónicos, estrechos, curvados hacia adelante, de 1 mm de largo, dispuestos con una densidad de 14-15 cilios x cm lineal en la parte más ancha de la lámina y pelos glandulares intercalados. Habitualmente las hojas centrales están en posición semi-erecta con respecto al tallo, mientras que las hojas inferiores están en posición retrorsa. **Inflorescencia** en panícula pequeña, redondeada, moderadamente laxa, de 10-12 cm de alto por 8-10 cm de ancho en la base y 18-20 cm de longitud total desde la roseta, que en ocasiones presenta dos o tres inflorescencias accesorias que brotan de la unión del eje principal con la roseta. Tallo central de la inflorescencia provisto de brácteas obovadas en poca cantidad, semejantes a hojas, de 2 x 1 cm, que van disminuyendo de tamaño a medida que van ascendiendo, y más abundantes en el raquis, en donde se localizan en la base de cada rama floral y de sus divisiones. Eje central de la inflorescencia glabrescente, con 4-6 ramas florales dicótomas en el 1/3 distal en dos ramas floríferas igualmente glabrescentes, cada una de ellas con 6-8 flores con antesis secuencial. Pedicelos de 2-3 mm de largo glabrescentes. **Cáliz** con segmentos triangulares equiláteros, de 4 x 2 mm, con el ápice generalmente redondeado y unidos en la base muy cerca de la unión con el receptáculo floral, glabros, de color verde claro con manchas rojas. **Botones florales** cónico-ovoideos,



Figura 2. Holotipo de *Aeonium volkeri* subsp. *paucifolium* Arango subsp. nova. (LPA: 41171).

con los pétalos rectos o levemente dextrorsos. **Flores** con 7 (6-8) partes, corola radial simétrica de forma acampanada, de 10-12 mm de diámetro, con los pétalos dispuestos de manera levo-contorta. **Pétalos** oblanceolados, de 7-8 x 2,5-2,8 mm, apiculados, de color blanco con tonos rosados en el envés (PMS 517 de Pantone®, consultado: 24-06-2023), glabrescentes en el ápice y pelos ocasionales en el borde. **Estambres** con filamentos blancos, planos, glabrescentes, los antepétalos de 6,0 mm de forma ahusada y los interpétalos de 7,0 mm. **Anteras** ovoideo-deltaideas, glabrescentes (un carácter infrecuente en *Aeonium*), de

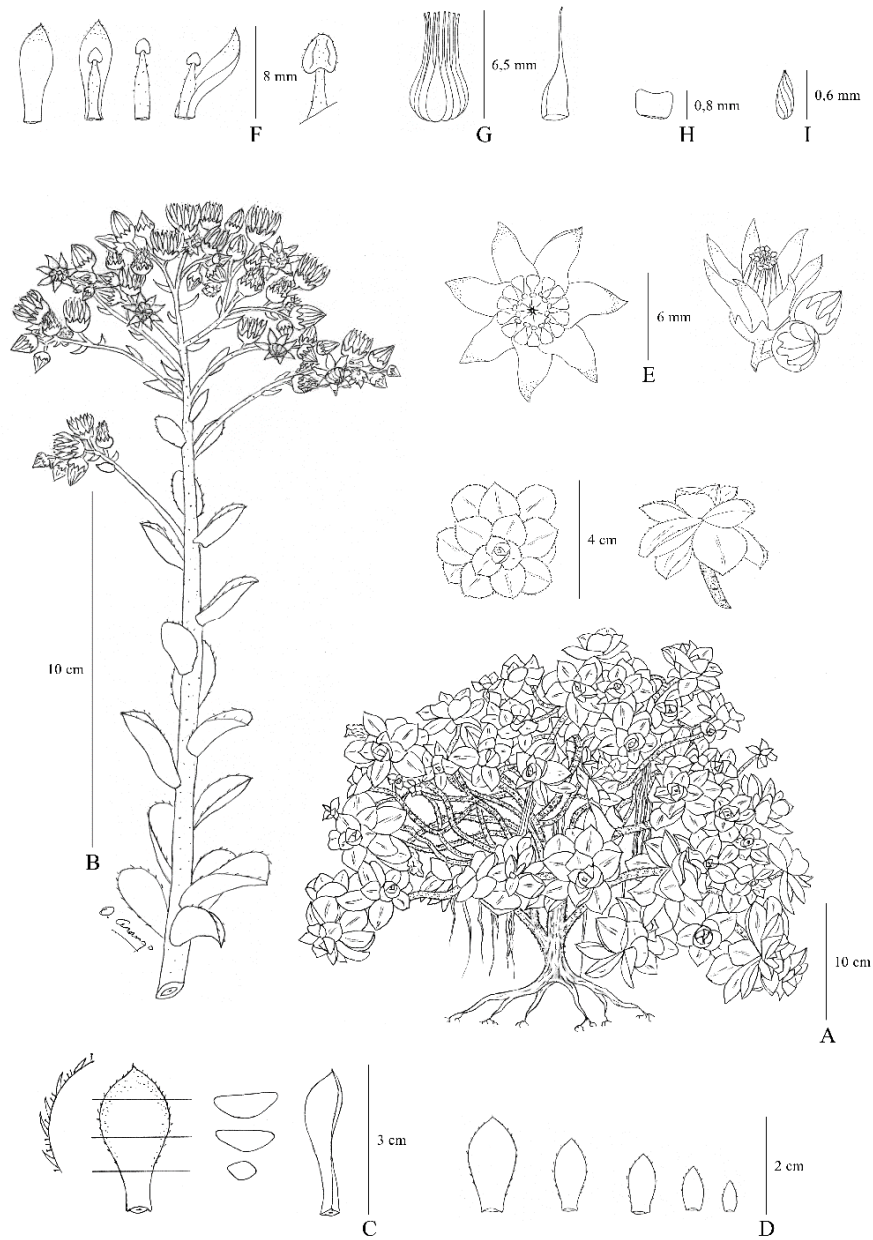


Figura 3. Dibujo de *A. volkeri* subsp. *paucifolium* Arango. A) aspecto general de la planta y detalle de las rosetas foliares; B) inflorescencia; C) hojas y detalle del margen foliar; D) brácteas de la inflorescencia; E) flores y botones florales; F) pétalos, estambres y detalle de una antera pubescente; G) carpelos, ovarios y estilos; H) escamas nectaríferas; I) semillas.



Figura 4. A) Inflorescencia de *Aeonium volkeri* subsp. *paucifolium*. B) Detalle de una flor en la que se aprecia la disposición levo-contorta de los pétalos en la corola.

color amarillo pálido, basifijas con dehiscencia longitudinal. **Carpelos** con ovarios blancos, glabros de 3,0 x 1 mm, y estilos de 3,5 mm de longitud, glabros, no divergentes, de color rosado desde la unión con el ovario. **Escamas nectaríferas** de forma cuadrangular, de color blanco, con el borde superior ligeramente cordado y la base levemente atenuada, de 0,8 x 1 mm. **Semillas** de forma obclavada, de 0,6 x 0,2 mm, con surcos longitudinales oscuros. **Fenología:** florece de mayo a junio. (Figuras 3 y 4).

Etimología: epíteto formado por las palabras latinas *pauci*: pocas o escasas, y *folis*: hojas, en relación al reducido número de hojas que forman las rosetas foliares.

Estado de conservación

El estado de conservación de las dos subespecies de *A. volkeri* se valoró según los criterios de la UICN (2012). Teniendo en cuenta que el tamaño del área geográfica que ocupan ambas subespecies es inferior a 100 km² y que solamente está presente en una isla, le corresponde la categoría de VU - D2. El análisis poblacional en los últimos 10 años indica que las poblaciones de ambas subespecies se mantienen numéricamente estables, y que están constituidas tanto por ejemplares adultos reproductivamente activos, como por ejemplares juveniles. Sus principales amenazas son: 1- El ganado asilvestrado que padece sin control por buena parte del Parque Rural de Anaga, un mal endémico en toda Canarias. 2- El calentamiento global que afecta principalmente a las plántulas juveniles nacidas en la temporada de lluvias del año anterior, y 3- La fragmentación y la destrucción del medio natural por la actividad humana, especialmente en los alrededores de la población de Santa Cruz de Tenerife (Los Campitos), y en menor proporción en Igueste de San Andrés, Las Bodegas y Chamorga.

Comentarios y discusión

La manera en la que están dispuestas las hojas para formar la roseta foliar es un rasgo morfológico propio de cada linaje. Esta disposición puede estar influenciada por factores ambientales como la orientación espacial en la que la planta crece respecto al tránsito del sol, que fue descrita como disposición heliotrópica de las hojas (ARANGO, 2017); o puede ser un carácter anatómico constante genéticamente determinado en cada especie como es el caso de la filotaxis que nos ocupa (CRANG *et al.*, 2018).

Aeonium volkeri subsp. *paucifolium* subsp. *nov.*, identificada gracias a la filotaxis

Posiblemente las dos subespecies actuales de *A. volkeri* son los remanentes de un grupo mucho más grande y diverso que antaño ocupaba una superficie mayor en la paleo-isla de Anaga, en el vértice noreste de Tenerife, que quedó unida a la actual isla por la actividad volcánica del escudo central hace unos 3,5 millones de años. El macizo de Anaga se caracteriza por ser una de las zonas que ha generado mayor diversidad de plantas e insectos de todo el archipiélago canario (MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001a; MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001b; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2011; FERNÁNDEZ DE CASTRO, 2016). No obstante, modelos evolutivos más recientes para Tenerife, indican que la formación de la isla estuvo dominada por la actividad del escudo central durante el mioceno, y los macizos periféricos de Teno y Anaga son edificios posteriores que crecieron en los flancos después de que el escudo central alcanzara una altura crítica (CARRACEDO & TROLL, 2016).

Según esta teoría, el macizo de Anaga se formó en una de las zonas volcánicas periféricas al noreste de la isla durante el plioceno. La intensa actividad geológica a la que ha estado sometida esa parte de la isla (erupciones, deslizamientos y colapsos, entre otras) arrazó en repetidas ocasiones vastas áreas de vegetación y, a su vez, creó nuevos hábitats que pudieron ser colonizados por especies de otras zonas, que posiblemente diversificaron originando las numerosas especies y subespecies de la flora endémica de Anaga (CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.*, 2017). Esa fabulosa diversidad biológica ha sobrevivido hasta la actualidad gracias a la accidentada orografía del macizo, que ha actuado como refugio.

Las plantas del complejo *A. volkeri*, presentan un elevado grado de variabilidad, en algunos de los caracteres como el tamaño de las plantas, rosetas, hojas o inflorescencias. Así mismo, *A. volkeri* subsp. *paucifolium* presenta variaciones en la coloración a lo largo del año, desde el verde amarillento en la época de crecimiento hasta el púrpura oscuro en la fase de reposo estival (Figura 5). Pero sin duda, el carácter más llamativo es la diferente filotaxis (Figura 6).

Desde hace varios años nos hemos propuesto recopilar los datos de la filotaxis en todos los taxones que conforman los géneros *Aeonium* y *Greenovia*, tanto en el rango específico como infra-específico y sumarlos a los aportados por LIU (1989). Los datos de la filotaxis de los taxones de la sección *Leuconium* se recogen en la Tabla 2. Descrito como subespecie, como lo hemos hecho, constituye por ahora el único caso de dos taxones de una misma especie, *A. volkeri* subsp. *paucifolium* y *A. volkeri* subsp. *volkeri*, con diferente filotaxis. Pero no descartamos que, con nuevos datos que nos permitan una mayor certeza, pueda ser reconocida como una buena especie.

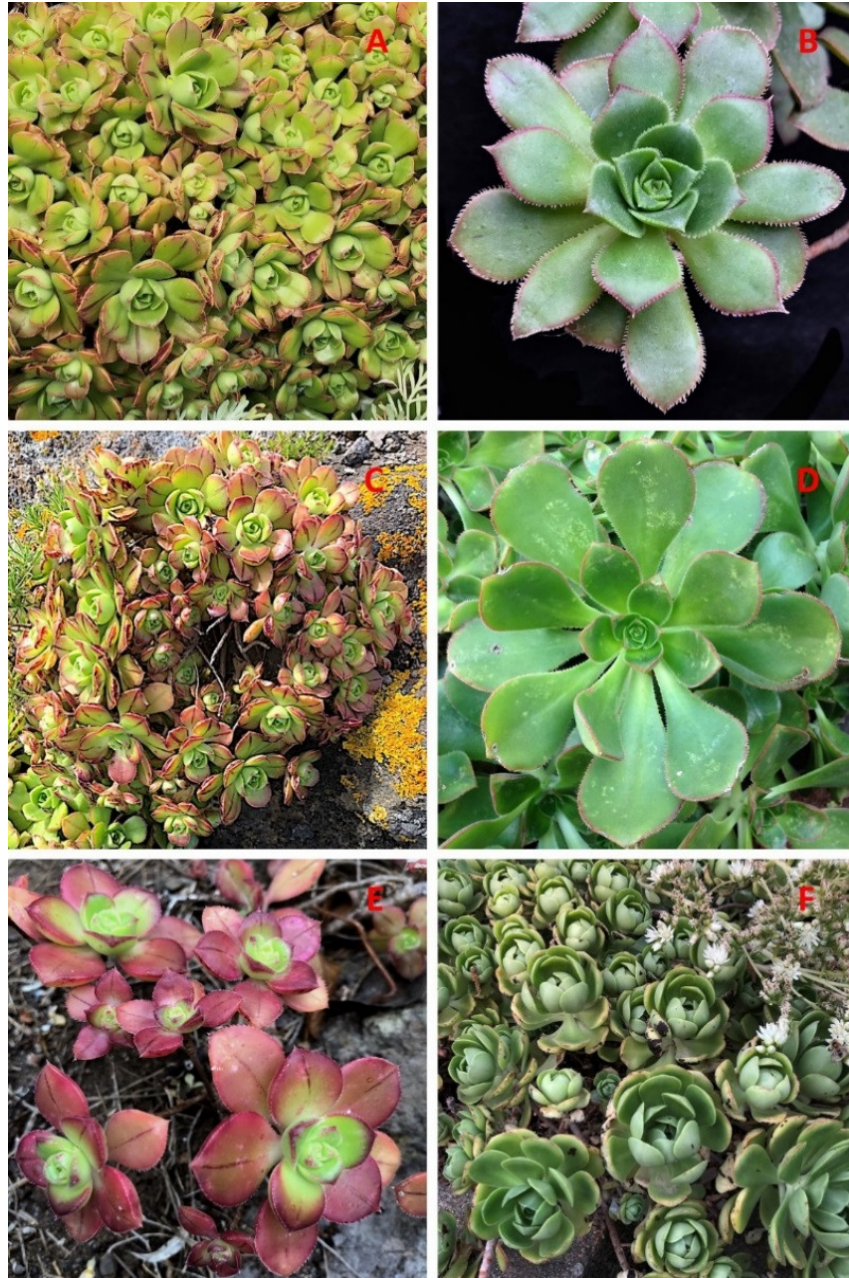


Figura 5. A, C, E) Diferentes coloraciones de *Aeonium volkeri* subsp. *paucifolium* con filotaxis 3/8. B, D, F) Tres formas diferentes dentro del grupo *A. volkeri* subsp. *volkeri*, los tres con filotaxis 5/13.

Como se aprecia en el mapa de la Figura 7, las poblaciones de *A. volkeri* subsp. *paucifolium* crecen en el extremo septentrional de la Península de Anaga, las poblaciones de la subsp. tipo en la vertiente meridional, y ambas poblaciones se solapan en la parte SE de

dicha península, en donde hemos observado que se cruzan entre ellas y originan formas intermedias en cuanto al tamaño de las plantas y de las rosetas, lo que sin duda complica aún más la sistemática del complejo de *A. volkeri*. No obstante, estas formas intermedias heredan la filotaxis de uno u otro progenitor (3/8 o 5/13), puesto que los genes que codifican la filotaxis se heredan como un todo (ITOH *et al*, 2000) y no existen medias aritméticas entre las fracciones de la filotaxis que siempre son constantes: 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13 y 8/21.

Del análisis comparativo de los datos de la Tabla 2, se desprende una regla simple para los taxones de la sect. *Leuconium*, y es que la filotaxis guarda relación directa con el diámetro de las rosetas, de tal manera que los taxones con rosetas pequeñas tienen filotaxis baja (3/8) como por ejemplo *A. mascaense*, *A. volkeri* subsp. *paucifolium*, *A. decorum* var. *decorum* y *A. decorum* var. *alucense*; en taxones con rosetas de tamaño mediano la filotaxis es intermedia (5/13), y en taxones con rosetas grandes la filotaxis es alta (8/21) como ocurre en



Figura 6. A) Disección de una roseta de *A. volkeri* subsp. *paucifolium*, B) de *A. volkeri* subsp. tipo, en la que se aprecia la diferencia en la cantidad de hojas de cada una de ellas.

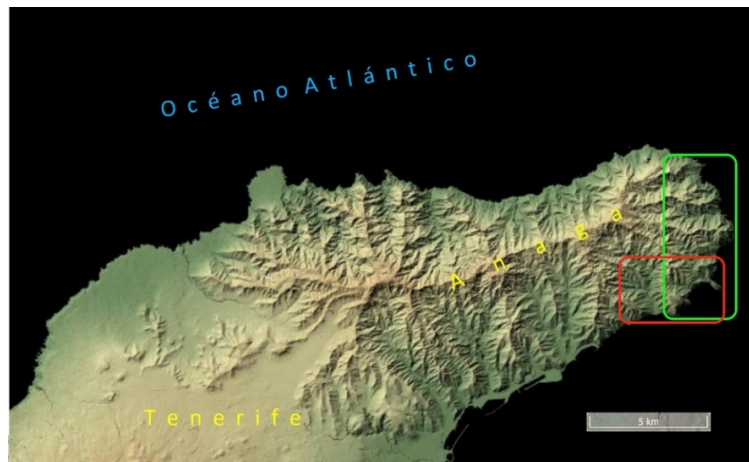


Figura 7. Mapa orográfico de la Península de Anaga en Tenerife. Rectángulo verde: área en donde se localizan las poblaciones de la nueva subespecie *A. volkeri* subsp. *paucifolium*. Rectángulo rojo: área en la que se distribuye *A. volkeri* subsp. *volkeri*. GRAFCAN. Servicio MWS de IDE Canarias.

A. liui, *A. percarneum*, *A. pseudourbicum* y en las tres subespecies de *A. urbicum* (ARANGO, 2019). La excepción a esta regla sería *A. nobile*, que, teniendo las rosetas más grandes de todo el género, tiene filotaxis 5/13, no obstante, la inclusión de esta especie en la sect. *Leuconium* es cuestionada por muchos taxónomos.

Tabla 2. Filotaxis de los 28 taxones de la sección *Leuconium* del género *Aeonium* (BERGER, 1930; PRAEGER, 1932; LIU, 1989). Datos obtenidos de LIU (1989), actualizados con datos propios. Cabo Verde (CV), Gran Canaria (GC), La Gomera (G), Lanzarote (L), La Palma (P), Madeira (M), Tenerife (T), Sureste de África (SEA). * Dato aportado por el autor. (1) Taxón incluido por Y.-H. Liu en la sect. *Megalonium*, y (2) en la sect. *Pittonium*.

Taxón	Filotaxis	Origen
<i>A. appendiculatum</i> Bañares *	8/21	G
<i>A. castello-paivae</i> Bolle	5/13	G
<i>A. calderense</i> Malkmus ex Arango *	5/13	P
<i>A. ciliatum</i> Webb & Berthel.	8/21	T
<i>A. davidbramwellii</i> Y.-H. Liu	5/13	P
<i>A. decorum</i> Webb ex Bolle var. <i>decorum</i>	5/13	G y T
<i>A. decorum</i> var. <i>alucense</i> Bañares *	5/13	G
<i>A. escobarii</i> Rebmam & Malkmus *	5/13	G
<i>A. glutinosum</i> (Aiton) Webb & Berthel. ⁽²⁾	5/13	M
<i>A. gomerense</i> (Praeger) Praeger	8/21	G
<i>A. gorgoneum</i> J.A. Schmidt	5/13	CV
<i>A. haworthii</i> Salm-Dyck ex Webb & Berthel.	5/13	T
<i>A. hierrense</i> (Murray) Pit. & Proust	8/21	H y P
<i>A. lancerottense</i> (Praeger) Praeger	8/21	L
<i>A. liui</i> Arango *	8/21	T
<i>A. leucoblepharum</i> Webb ex A. Richard ⁽²⁾	5/13	SEA
<i>A. mascaense</i> Bramwell *	3/8	T
<i>A. nobile</i> (Praeger) Praeger ⁽¹⁾	5/13	P
<i>A. percarneum</i> (Murray) Pit. & Proust var. <i>percarneum</i>	8/21	GC
<i>A. percarneum</i> var. <i>guiaense</i> Kunkel *	8/21	GC
<i>A. pseudourbicum</i> Bañares *	8/21	T
<i>A. stuessyi</i> H.-Y. Liu ⁽²⁾	8/21	SEA
<i>A. urbicum</i> (C.Sm. ex Hornem.) Webb & Berthel. subsp. <i>urbicum</i>	8/21	T
<i>A. urbicum</i> subsp. <i>boreale</i> Arango *	8/21	T
<i>A. urbicum</i> subsp. <i>meridionale</i> Bañares *	8/21	T
<i>A. valverdense</i> (Praeger) Praeger	5/13	H
<i>A. volkeri</i> E. Hernández & Bañares subsp. <i>volkeri</i> *	5/13	T
<i>A. volkeri</i> subsp. <i>paucifolium</i> Arango *	3/8	T

2- La filotaxis, una realidad objetiva para distinguir *A. hierrense* de *A. escobarii*

Otro ejemplo notable sobre la importancia de la filotaxis como una herramienta para identificar taxones diferentes entre plantas con rasgos morfológicos parecidos, es el caso de los dos taxones monopodales de la sección *Leuconium* en la isla de La Palma, pues mientras que *A. hierrense* tiene filotaxi 8/21, en *A. escobarii* es 5/13 (Figura 1). Desafortunadamente, como es habitual en las descripciones de nuevos taxones del género *Aeonium*, el autor de *A. escobarii* no aportó información sobre la filotaxis de la nueva especie. Ésta la obtuvimos del estudio de ejemplares en la naturaleza y luego la confirmamos en el pliego BR0000013225858!, del Herbario (BR) del Jardín Botánico Meise de Bruselas, designado como tipo del nombre (REBMAN, 2013).

Aunque no es frecuente que una misma especie esté presente en dos islas diferentes, *A. hierrense* ha sido citado en La Palma, lo que coincide con los datos publicados por diversos autores (LIU, 1989; ACEBES-GINOVÉS *et al.*, 2009; BAÑARES, 2015; BIOTA, 2022, 2023; EURO+MED PLANTBASE, 2023; FLORA VASCULAR DE CANARIAS, 2008; ENDÉMICAS DE CANARIAS, 2023; SAUERBIER *et al.*, 2023).

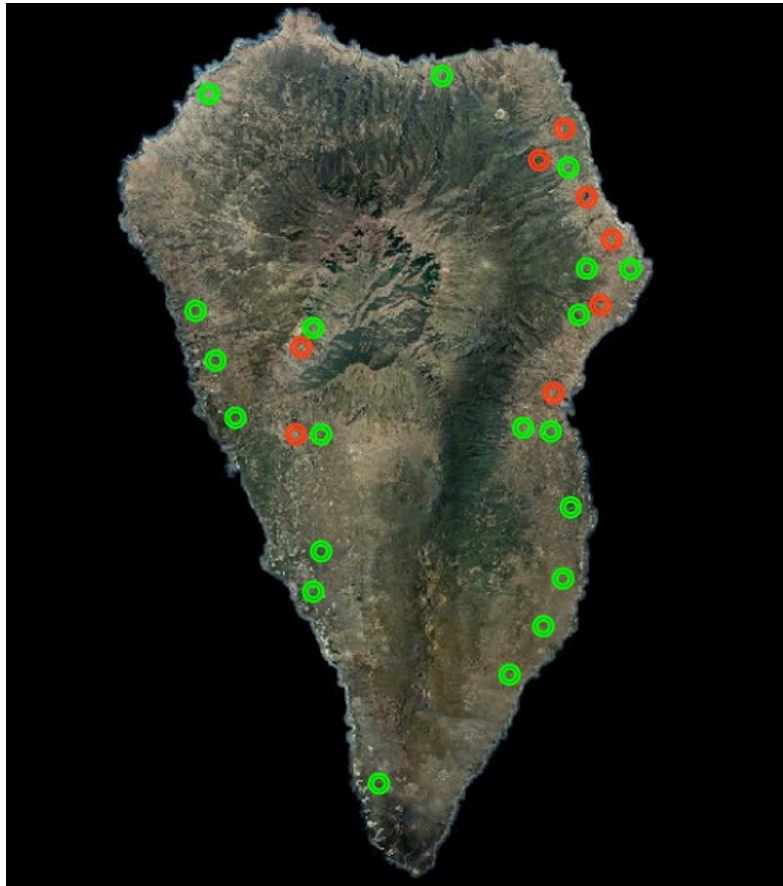


Figura 8. Mapa orográfico de la isla de La Palma. Círculos rojos: sitios en donde hemos localizado alguna población de *Aeonium escobarii*. Círculos verdes: sitios en donde hemos localizado alguna población de *A. hierrense*. Fuente cartográfica: Grafcan. Servicio MWS de IDE Canarias.

Sin embargo, otros autores, sin negar expresamente la existencia de *A. hierrense* en La Palma, no hacen mención de este taxón en la isla (MURRAY, 1899; PRAEGER, 1932; VOGGENREITER, 1973; CEBALLOS & ORTUÑO, 1976; SANTOS, 1983; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001; LODÉ, 2010; SCHULZ, 2007; SCHÖNFELDER & SCHÖNFELDER, 2018). En los mapas de distribución de VOGGENREITER (1973) de las especies del género *Aeonium* en La Palma, aparece un taxón que él denomina *Aeonium cf. urbicum*, que tiene una distribución muy parecida a la que actualmente presenta *A. hierrense*.

Como se observa en el mapa de la Figura 8 y en la Tabla 3, *A. hierrense* ha sido encontrado en varias localidades de las tres vertientes de la isla, E, O, y N; crece en un rango altitudinal comprendido entre 200 y 1000 m s.m., mientras que *A. escobarii* lo hemos encontrado en diferentes localidades de la mitad septentrional de la vertiente NE de la isla, entre Santa Cruz y Barlovento, en un rango altitudinal comprendido entre 260-1200 m s.m. y en la vertiente O en dos localidades: en las cercanías del mirador de Los Brecitos a 960 m s.m. en el borde del bosque de pino (*Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC.), localidad en la que también se encuentra *A. hierrense*; y en los alrededores de la población de Los Llanos de Aridane.

Tabla 3. Localidades donde se ha encontrado *A. hierrense* y *A. escobarii* en la isla de La Palma.

Aeonium hierrense

-
- El Lomo de la Crucita, entre Los Gallegos y Los Franceses.
 - El Lomo de La Crucita en el Barranco del Agua, San Andrés y Sauces.
 - Sendero PR-LP-131 de Santa Cruz al Pico de las Nieves, 460 m s.m.
 - En carretera LP-3 desde Los Botazos 603 m s.m. hasta el Mirador de La Cumbre.
 - En carretera LP-3 en las cercanías del Túnel de la cumbre, 998 m.s.m.
 - Cercanías del Mirador del aeropuerto, carretera LP 205, Breña Baja.
 - La Sabina, Villa de Mazo.
 - Tigalate y Los Canarios, Fuencaliente.
 - Alrededores Del Charco, y Las Manchas (antes de la erupción del volcán de Cumbre Vieja).
 - Mirador de los Brecitos, 960 m s.m., Caldera de Taburiente.
 - El Time.
 - Cercanías de Tijarafe
 - Cercanías de Tazacorte
 - Carcanías de Puntagorda
 - Cueva del Agua de Garafía.

Aeonium escobarii

-
- El Risco de La Concepción, Santa Cruz de La Palma.
 - Barranco del Agua, Puntallana.
 - Sendero PR-LP 3 al Pico de las Nieves, 640 m s.m.
 - La Galga, carretera LP-1 antes de los túneles, 420 m s.m., San Andrés y Sauces.
 - Carretera LP-4 desde San Andrés hasta la unión con LP-1, San Andrés y Sauces.
 - Cercanías del Mirador de Llano Clara, hacia el Lomo de la Crucita, 475 m s.m., en la vertiente norte del barranco del Agua, San Andrés y Sauces.
 - Mirador de los Brecitos, 960 m s.m., Caldera de Taburiente. - Cercanías de la población de los llanos de Aridane.
 - Cercanías de la población de los llanos de Aridane.
-

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Carlos Pedrós-Alió, profesor senior de investigación del CSIC en Madrid, el tiempo dedicado a la lectura crítica del manuscrito, así como sus oportunos comentarios y sugerencias que sin duda mejoraron el manuscrito. Igualmente agradezco a la Dra. Cristina González Montelongo del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna su colaboración para consultar y depositar especímenes en el herbario TFC, pero, sobre todo, le agradezco la paciencia con la que me ayuda a resolver mis dudas sobre la Historia Natural de esas maravillosas islas.

REFERENCIAS

- ACEBES GINOVÉS J.R., M.C. LEÓN ARENCIBIA, M.L. RODRÍGUEZ NAVARO, M. DEL ARCO AGUILAR, A. GARCÍA GALLO, P.L. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ DELGADO, V.E. MARTÍN OSORIO, & W. WILDPRET DE LA TORRE, 2009.- Pteridofita, spermatophyta. En: Arechavaleta M., S. Zurita & A. García (coord.). *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres. 2009*. Gobierno de Canarias. 119-172 pp.
- ARANGO O. 2017.- Estudio morfométrico sobre la disposición heliotrópica de las hojas en *Aeonium urbicum* (Crassulaceae) en Tenerife. *Islas Canarias. Vieraea* 45: 303-312.
- ARANGO O. 2019.- Descripción de *Aeonium urbicum* ssp. *boreale* (Crassulaceae), una nueva subespecie de uno de los endemismos más representativos de Tenerife, Islas Canarias. *Vieraea* 46: 11-28.
- ARANGO O. 2021.- Nuevas aportaciones al género *Aeonium* (Crassulaceae): descripción de cinco notoespecies nuevas y ampliación corológica. *Islas Canarias. Vieraea* 47: 157-192. <https://doi.org/10.31939/vieraea.2021.47.07>
- ARANGO O. 2023 [in press].- Principles governing F1 hybridization in the genera *Aeonium* and *Greenovia* in La Gomera, Canary Islands. *Willdenowia*.
- BAÑARES Á, 2015.- Las plantas suculentas (Crassulaceae) endémicas de las Islas Canarias. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- BIOTA 2022, 2023.- Gobierno de Canarias. Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias, 2021. [Consultado: varias en varias ocasiones en 2022 y 2023]. <http://www.biodiversidadcanarias.es/biota>
- BERGER A. 1930.- Crassulaceae. In: *Nat. Pflanzenfam.* A. Engler & K. Prantl (eds): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Willhelm Engelmann. 352-483 pp.
- BRAMWELL D. & Z. BRAMWELL 2001.- *Flores silvestres de las Isla Canarias*. 4º edición. Editorial Rueda, Madrid. 160-176 pp.
- CARRACEDO J.C. & V.C. TROLL, 2016.- *The geology of Canary Islands*. Editorial Elsevier, Ámsterdam. pp: 227-355. <https://doi.org/10.1016/C2015-0-04268-X>
- CAUJAPÉ-CASTELLS J., C. GARCÍA-VERDUGO, A. MARRERO-RODRÍGUEZ, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, D.J. CRAWFORD & M.E. MORT 2017.- Island ontogenies, syngameons, and the origins and evolution of genetic diversity in the Canarian endemic flora. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 27: 9-22.
- CEBALLOS, L. & T. ORTUÑO 1976.- *Estudio sobre la Vegetación y flora forestal de las Canarias occidentales*. Excmo. Cabildo Insular de Tenerife. Santa Cruz de Tenerife.
- CRANG, R., S. LYONS-SOBASKI, & R. WISER 2018.- Plant Anatomy. A concept-based approach to the structure of seed plants. Springer Nature, Cham. pp: 360-364. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77315-5_11
- ENDÉMICAS DE CANARIAS (Especies Vegetales de Canarias), 2023. <https://endemicascanarias.com/index.php/es/> [Consultado en varias ocasiones en 2021, 2022, 2023].
- EURO+MED PLANTBASE, 2023.- <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/query.asp> [Consultado: 30 mayo de 2023].
- FERNÁNDEZ DE CASTRO A. 2016.- *Islas dentro de islas: biología y conservación del paleoendemismo macaronésico Navaea phoenicea (Vent.) Webb & Berthel*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.

- FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M., L. DE NASCIMENTO, R. OTTO, J.D. DELGADO, E. GARCIA-DEL-REY, J.R. ARÉVALO & R.J. WITTAKER 2011.- A reconstruction of paleo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic Island laurel forest. *Journal of Biogeograph.*, 38: 226-246.
- FLORA VASCULAR DE CANARIAS, 2008.- *Aeonium hierrense*. http://www.floradecanarias.com/aeonium_hierrense.html [Consultado: 26 junio de 2023].
- HERNÁNDEZ, E. 1993.- La flora vascular de los Roques de Anaga (Tenerife, Islas Canarias). *Vieraea* 22: 1-16
- HERNÁNDEZ E. & A. BAÑARES 1996.- *Aeonium volkerii* sp. nov. Nuevo endemismo de la isla de Tenerife, islas Canarias (Crassulaceae). *Vieraea* 25: 159-168.
- ITOH J.-I, H. KITANO, M. MATSUOKA & Y. NAGANO 2000.- *SHOOT ORGANIZATION* Genes Regulate Shoot Apical Meristem Organization and the Pattern of Leaf Primordium Initiation in Rice. *The Plant Cell*, 12 (11): 2161–2174. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.11.2161>
- JEAN R.V. 1994.- *Phyllotaxis. A systematic study in plant morphogenesis*. Cambridge, Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511666933>
- LIU, Y.-H. 1989. *Systematics of Aeonium (Crassulaceae)*. Special Publication 3. *Natural Museum of Natural Science*. Taiwan.
- LODÉ J. 2010.- *Plantas suculentas de las Islas Canarias. Guía de identificación fácil*. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. pp. 68-69.
- MARRERO Á. & F.J. FRANCISCO-ORTEGA 2001a. Evolución en Islas: la metáfora espacio-tiempo-forma. In: J.M. Fernández-Palacios, & J.L. Martín-Esquivel, (eds). *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. pp. 133-140.
- MARRERO Á. & F.J. FRANCISCO-ORTEGA 2001b.- Evolución en islas: la forma en el tiempo. In: J.M. Fernández-Palacios & J. L. Martín-Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife. pp. 141–150.
- MURRAY R.P. 1899.- Canarian and Madeiran Crassulaceae. *Journal of Botany* 37: 201-204.
- PANTONE, 2023.- GUÍA DE REFERENCIA DE COLORES, <http://www.pantone-colours.com/> [Consultado: 28 de junio de 2023].
- PRAEGER R.L. 1929.- Semperviva of the Canary Islands area. *Proceeding of the Royal Irish Academy* 38B (15): 454-499.
- PRAEGER R.L. 1932.- *An account of the sempervivum Group* (Reprint) (2012). Plant Monograph reprints J. Cramer & H. K. Swann, Stuttgart.
- REBMANN N. 2013.- Une nouvelle espèce d’*Aeonium* de l’île de La Palma. *Cactus Succulentes* 5 (2): 36-40.
- REINHARDT D. 2005.- Regulation of Phyllotaxis. *Int. J. Dev. Biol.* 49: 539-546. doi: 10.1387/ijdb.041922dr
- SANTOS A. 1983.- *Flora y vegetación de La Palma*. Editorial Interinsular Canaria S.A., Santa Cruz.
- SCHÖNFELDER P. & I. SCHÖNFELDER, 2018. *Flora Canaria. Guía de identificación*. Edición en español. Editorial Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- SAUERBIER H., F. CABRERA & T., MUER 2023. - *Flora vascular de Canarias*. Editorial Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- SCHULZ R. 2007.- *Aeonium in habitat and cultivation*. Everbest Printing Co. Ltd, China. pp 76-77.
- UICN, 2012.- *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34pp. Originalmente publicado como IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012).
- VERMOUX T., C. GODIN & F. BESNARD 2019.- Cuando las plantas hacen matemáticas. *Investigación y ciencia* 511: 20-28.
- VOGGENREITER V. 1973.- Pflanzverbreitungstypen auf La Palma. Geobotanisch-arealkundliche Untersuchungen. *Cuadernos de Botánica Canaria* 28/29: 43-48.