

# LA FLORA CANARIA EN EL SIGLO XXI

POR

**DAVID BRAMWELL**  
**JULI CAUJAPÉ-CASTELLS**

## RESUMEN

En este artículo hemos querido realizar un breve repaso de la historia reciente de la exploración e investigación durante los últimos 100 años y un resumen del estado de conocimiento de la flora canaria a finales del Siglo XX. Con el desarrollo de técnicas modernas de investigación y la incorporación de jóvenes biólogos locales en los equipos de investigadores hemos intentado indicar algunos de los campos de estudio más importantes para la mejora del conocimiento de la flora canaria y para su mejor conservación frente los retos nuevos del Siglo XXI como son la necesidad de un uso sostenible de los recursos naturales y la adaptación al anunciado cambio climático.

*Palabras clave:* Taxonomía, Biogeografía, Filogenia, Bancos de biodiversidad, Marcadores moleculares.

## ABSTRACT

In this paper we present a brief résumé of the recent history of research and exploration through the last 100 years and a summary of the state of knowledge of the flora at the end of the 20<sup>th</sup> Century. With the development of modern research techniques and the incorporation of young local biologists into the teams of researchers we have attempted to indicate some of the most important fields of study for the improvement of our knowledge of the Canarian flora in the face of the new challenges of the 21<sup>st</sup> Century such as the necessity to use natural resources sustainably and to adapt to the announced phenomenon of climate change.

*Key words:* Taxonomy, Biogeography, Phylogeny/Phylogenetics, Biodiversity banks/Seed banks, Molecular markers.

## 1. BREVE RESUMEN DEL CONOCIMIENTO DE LA FLORA CANARIA EN EL SIGLO XX

El siglo XX fue un periodo de gran actividad en la investigación botánica canaria. A principios de siglo se publicaron algunos de los trabajos clásicos y muy importantes; por ejemplo, los primeros estudios intensivos sobre la isla del Hierro de Joseph Bornmuller en 1904, la compilación por dos franceses (Charles J. Pitard y L. Proust, en 1909) de todos los estudios del siglo XIX desde Webb y Berthelot hasta Bolle, Masferrer, Christ (y otros) y, especialmente, las exploraciones no publicadas del Reverendo Richard Pagett Murray, cuya muerte repentina en 1908 abortó su intención de publicar una nueva Flora de Canarias. Hasta la aparición de la «check-list» del Americano-Holandés Kornelius Lems, publicada en 1960, el Catálogo de Pitard y Proust fue la única referencia completa de la flora canaria.

En 1926, L. Lindinger publica su *Beitrag zur Kenntnis von Vegetation und Flora der Kanarischen Inseln* añadiendo algunas observaciones más recientes al trabajo de Pitard y Proust (1909). En este periodo posterior a la primera guerra mundial, el archipiélago tuvo el privilegio de ser el campo de investigación de dos de los grandes botánicos de la flora canaria, el Dr. Oscar Burchard y Robert Lloyd Praeger. Burchard, medico y meteorólogo Alemán, descubrió varias especies nuevas como por ejemplo, el cardón de Jandía (*Euphorbia handiensis*), *Lotus mascaensis* o *Caralluma burchardii*, y publicó una de las más importantes disertaciones sobre la flora y vegetación endémica de Canarias (Burchard 1929).

Robert Lloyd Praeger ha sido probablemente el más distinguido botánico irlandés y especialista mundial en la familia *Crasuláceas*. Praeger visitó Canarias por primera vez en 1924, cuando pasó tres meses en el archipiélago recorriendo todas las islas en busca de sus plantas favoritas: los veroles (*Aeonium*, *Greenovia*, *Aichryson* y *Monanthes*). Volvió a Canarias en 1926 visitando Gran Canaria, Tenerife, La Palma y la Gomera y acumuló un extensa colección de plantas vivas para sus profundos estudios de cultivo comparativo y análisis morfológico; en 1932

publica su monografía del grupo, una obra de la que, en las palabras de Nieves González et al. (1992) «...hay que resaltar la calidad extraordinaria...hasta tal punto que habiendo sido publicada en 1932, aún en la actualidad sigue vigente el 99% de su contenido». Praeger cataloga 53 especies en los cuatro géneros y también comenta numerosos híbridos. Su monografía sigue siendo una de las publicaciones más importantes sobre la flora canaria del siglo XX.

Hacia el final de la segunda guerra mundial llega a Canarias el sueco Eric Ragnor Sventenius, una de las figuras más importantes de la botánica canaria. Durante casi 30 años, hasta su trágica muerte en Junio del 1973, Sventenius estudió a fondo las plantas del archipiélago describiendo alrededor de 60 especies y varios géneros nuevos, y publicó en 1960 su obra más importante, el «*Additamentum ad Floram Canariensem*». No obstante, quizás su aportación más valiosa haya sido la creación, empezando en el año 1952, del Jardín Botánico Canario «Viera y Clavijo» en la isla de Gran Canaria, que significó una nueva y moderna visión de un Jardín botánico dedicado a la conservación de una flora local única en el mundo a través del conocimiento suministrado por la investigación.

En paralelo, durante los años 1948-51, Luís Ceballos y Francisco Ortuño llevaron a cabo su importante estudio sobre la «*Vegetación y Flora Forestal de Las Canarias Occidentales*», publicado en 1951. Posteriormente, Kornelius Lems (1960) realizó el primer catalogo moderno de la flora «*Floristic Botany of the Canary Islands*» con comentarios sobre el estado de conocimiento en aquella época. En 1960, Lems publicó el primer estudio sobre la evolución y radiación adaptativa en la flora canaria. Este estudio, centrado en el género *Aeonium*, sigue siendo uno de los clásicos de la flora del archipiélago.

En la década de los 60 y principios de 70 el interés en la flora canaria se acrecentó considerablemente con estudios de la cariología de las plantas endémicas (Larsen 196-, Bramwell et al. 196-, Borgen 1977 etc.), la fitosociología (Oberdorfer 1965, Rivas Goday y Esteve Chueca 1965, Dansereau 1968, Sunding 1972 etc.), la fitoquímica (González *op.div.*) y las revisiones taxonómicas de géneros como *Echium* (Bramwell 1972, 1975),

*Argyranthemum* (Humphries, 197-), *Sonchus* (Aldridge, 197-), *Micromeria* (Pérez de Paz 197-), *Bystropogon* (La Serna 1984) etc. También destacan los estudios de Lid (1968), Voggenreiter (1974) y especialmente los de Gunther Kunkel (*op. div.* 1967-1977).

En las dos últimas décadas del siglo XX se han producido avances muy notables en el estudio y mejora del conocimiento de la flora canaria. Los equipos de trabajo de los centros académicos de Canarias (Universidades de La Laguna y Las Palmas de Gran Canaria, Jardín de Aclimatación de la Orotava y Jardín Botánico Canario «Viera y Clavijo») y de otras instituciones internacionales han desarrollado numerosos estudios descriptivos de la flora y vegetación del archipiélago y revisiones taxonómicas que han aportado mayor claridad a la situación de algunos de los géneros más difíciles. Al mismo tiempo, se han aplicado técnicas nuevas de palinología, biología reproductiva y biología molecular a los problemas de biogeografía y origen de la flora y a los problemas de su conservación. Un amplio resumen de los resultados de estas investigaciones y un valioso repaso de la historia de la flora canaria en general y especialmente del siglo XX se encuentra publicada en el libro *Flora y Vegetación del Archipiélago Canario* (González et al. 1992).

El periodo desde 1970 hasta el final del siglo XX ha sido una época de gran actividad, resultando en un aumento considerable del conocimiento de la flora a base de esta modernización y actualización de los métodos y técnicas de investigación, en gran parte estimulada por la necesidad de disponer de nuevos datos para la conservación de la alta proporción de especies amenazadas de la flora canaria endémica. En particular, el análisis de la información contenida en la molécula de ADN ha alterado profunda y significativamente en un espacio muy corto de tiempo (apenas los últimos 20 años) nuestra comprensión y capacidad de análisis de los orígenes, relaciones sistemático-geográficas y diversificación evolutiva post-colonizadora de la Flora canaria, a través de las aportaciones de la filogenia molecular y genética de poblaciones. Hasta el momento, se han investigado bajo estas perspectivas una gran proporción de géneros emblemáticos, como por ejemplo *Argyranthemum* (Asteraceae)

[Francisco-Ortega et al. 1996, 1997], *Convolvulus* (Convolvulaceae) [Carine et al. 2004], *Cheirolophus* (Asteraceae) [Garnatje et al. 1998], *Bencomia* (Rosaceae) [Helfgott et al. 2000; González-Pérez et al. 2004a], *Descurainia* (Brassicaceae) [Goodson et al. 2006], *Echium* (Boraginaceae) [Böhle et al. 1996], *Lotus* (Fabaceae) [Allan et al. 2004, Oliva-Tejera et al 2004, 2006], *Parolinia* (Brassicaceae) [Fernández-Palacios et al. 2004, Jaén-Molina et al. 2007a], *Pericallis* (Asteraceae) [Panero et al. 1999], *Crambe* (Brassicaceae) [Francisco-Ortega et al. 2002, Soto et al. 2007], *Sonchus* (Asteraceae) [Kim et al. 1999], *Tolpis* (Asteraceae) [Moore et al. 2004, Crawford et al 2006], *Aeonium*, *Greenovia* *Monanthes* y *Aichrysson* (Crassulaceae) [Mort et al. 2004], y otros con menor contingente endémico como *Phoenix* (Arecaceae) [González-Pérez et al. 2004b, 2004c], *Matthiola* (Brassicaceae) [Sánchez et al. 2005, Jaén Molina et al. 2007b], *Androcymbium* (Colchicaceae) [Pedrola-Monfort y Caujapé-Castells 1994, 1996; Caujapé-Castells et al 1999, 2001], *Lavatera* (Malvaceae) [Fuertes-Aguilar et al. 2002] o *Plocama* (Rubiaceae) [Andersson y Rova 1999].

## 2. LA FLORA CANARIA EN EL SIGLO XXI

En el siglo XXI, los problemas de conservación de la flora canaria tendrán otro orden de magnitud con las modificaciones del medio ambiente causadas por el cambio climático. Algunos científicos estiman que probablemente la subida prevista de unos tres grados en la temperatura de la Tierra puede causar la extinción de más de 100.000 especies de plantas antes del final del siglo XXI y consideran que las floras de las islas del mundo serán especialmente vulnerables a estos cambios.

Las islas Canarias están reconocidas como uno de los mayores «puntos calientes» de biodiversidad a nivel mundial. Por lo tanto, hay que enfocar los esfuerzos de la investigación en este siglo hacia los temas de interés para su conservación y uso sostenible, especialmente en lo referente a la conservación de poblaciones representativas de la diversidad genética de cada especie en su hábitat natural (*in situ*) y en las colecciones de

plantas vivas en los jardines botánicos y de semillas, polen, ADN etc. en los bancos de biodiversidad (*ex situ*). La conservación de las especies canarias en peligro requiere asimismo un mejor conocimiento de varios aspectos de su biología, incluyendo su diversidad genética, su biología reproductiva, aclarar cuestiones como la biogeografía, origen y evolución de la flora y mejorar la taxonomía y las técnicas de identificación de las plantas amenazadas mediante nuevos aportes científicos y técnicos.

En todas estas iniciativas, la administración debe jugar un papel primordial, apoyando decididamente la investigación sobre la flora y la existencia y continuidad de todos los bancos de (y de información sobre) biodiversidad vegetal ya existentes en la actualidad en Canarias. En plena era post-genómica, una sociedad que no gestiona adecuadamente los recursos naturales y humanos que la relacionan con la biodiversidad no está explotando adecuadamente toda su riqueza y sí está comprometiendo sus opciones de desarrollo futuro.

### *Diversidad genética*

Empezamos a disponer de considerable información para muchos marcadores moleculares poblacionales en endemismos vegetales Canarios (aloenzimas, RAPDs, microsátélites, AFLPs), pero actualmente la mayor base de datos genético-poblacionales para la flora del archipiélago es todavía la de aloenzimas, con 44 trabajos (la mayoría de ellos publicados en la revistas científicas de impacto internacional) que contienen información sobre 32 géneros (representando a 142 taxones endémicos). Aunque el análisis comparado de esta información tiene limitaciones, éstas no superan a las que se pueden hallar en otros marcadores moleculares, con la ventaja de que disponemos de más datos.

No obstante, incluso la base de datos aloenzimática de la flora Canaria es incompleta; sin menoscabo del desarrollo de investigaciones con otros marcadores moleculares poblacionales, es necesario completarla para disponer de una primera visión integrada de la biodiversidad genética Canaria, indispensable

para la conservación y la comprensión de la diversificación de nuestra flora. Para que esta iniciativa tenga sentido, debemos tener en cuenta varias consideraciones que emanan del análisis de la base de datos actual (Caujapé-Castells y Pérez de Paz 2007): al nivel geográfico, aún teniendo en cuenta que Gran Canaria y Tenerife son más ricas en endemismos vegetales, el muestreo taxonómico por islas está desequilibrado. En particular, la isla de El Hierro está infra-representada, mientras que Gran Canaria y La Palma están excesivamente representadas. Al nivel taxonómico, existen 12 familias con un importante contingente endémico en las que faltan todavía los datos más elementales sobre diversidad genética: Convallariaceae (*Asparagus*), Dracaenaceae (*Dracaena*), Orchidaceae (*Habenaria*, *Orchys...*), Cyperaceae (*Carex*), Crassulaceae (*Aeonium*, *Greenovia*, *Monanthes*, *Aichrysson*), Caryophyllaceae (*Polycarpha*, *Silene*), Euphorbiaceae (*Euphorbia*), Apiaceae (*Ferula*, *Pimpinella*, *Todaroa*, *Tinguarra*), Convolvulaceae (*Convolvulus*), Lamiaceae (*Micromeria*, *Sideritis*), Scrophulariaceae (*Isoplexis*, *Camptoloma*, *Kickxia*), Campanulaceae (*Campanula*, *Canarina*). Existen aún escasas investigaciones sobre endemismos incipientes (todavía con poca representación en las islas), no hay datos de diversidad genética sobre especies invasoras, y en casi ningún estudio se aportan comparaciones con taxones continentales congénicos. Además, faltan datos publicados para la biología reproductiva de la gran mayoría de elementos de la flora endémica (Pérez de Paz et al. 2007), y esta es una carencia importantísima que hay que paliar con urgencia si queremos disponer de interpretaciones consistentes de los datos de diversidad genética (los caracteres moleculares se transmiten mediante la reproducción) o elaborar estrategias científicas de conservación.

Aparte de estas consideraciones estrictamente biológicas, tal vez el mayor reto que el conocimiento de la diversidad genética de la flora canaria deba afrontar en el futuro se refiere a la actual desorganización de los datos para cualquier tipo de marcador molecular. Tomando la base de datos aloenzimática como paradigma, solamente 276 de las 598 poblaciones representadas en la literatura pueden emplearse de forma estadísticamente

coherente en meta-análisis y, en algunos de estos casos, los datos no son completos (Caujapé-Castells 2005, Caujapé-Castells y Pérez de Paz 2007 e in prep.). Existen otras limitaciones hoy por hoy insuperables: por ejemplo, la heterogeneidad de métodos de análisis en los artículos de impacto hace imposible la estandarización de los datos para comparar los parámetros básicos de variabilidad intra-poblacional; a nivel inter-poblacional, no pueden analizarse agrupaciones que no se discuten en los artículos de impacto. Además, la variabilidad de enzimas usados en distintos trabajos hace difícil establecer comparaciones, incluso dentro de una misma familia.

Todas estas insuficiencias analíticas ilustran que, paradójicamente, no extraemos todo el conocimiento que reside en la información molecular poblacional que tanto esfuerzo investigador (y tanto dinero público) nos cuesta generar. Y esta grave ineficiencia en el aprovechamiento de la información disponible no es exclusiva de la genética de poblaciones ni de Canarias, sino que afecta a muchos niveles del conocimiento de la biodiversidad en todos los lugares del mundo.

Muchos de los problemas comentados serían mitigados o eliminados si dispusiéramos de una web de datos pública con capacidades analíticas inherentes (Caujapé-Castells y Baccarani-Rosas 2005) que preservara las matrices de genotipos. Varias instituciones canarias, españolas e internacionales están ya aunando esfuerzos para conseguirlo (ver <http://www.exegen.org/sage>), ya que sólo de esta forma podremos emplear adecuadamente éstos datos en evaluaciones del estado de la diversidad genética por taxón o área geográfica, o tenerlos disponibles para la aplicación de metodologías analíticas que hoy no existen, pero que sin duda surgirán en el futuro. Ya aceptado el valor de los datos genéticos en biología de la conservación, una de nuestras prioridades futuras debe ser conservar la información molecular poblacional disponible sobre los organismos vivos en un entorno informático público y fácilmente analizable (Caujapé-Castells 2007). Ordenar nuestra información molecular poblacional es urgente no solo para saber qué sabemos, sino también para detectar lagunas de conocimiento y disponer de una base sólida de comparación. Como el campo de aplicaciones de la genética

de poblaciones es muy amplio, este esfuerzo pasa por suministrar, junto con las matrices de genotipos, otra información biológica (reproductiva, demográfica, citológica, ecológica...) y a-biótica (geográfica) susceptible de relacionarse con los parámetros de variabilidad genética. Un recurso de este tipo hace más factible proyectar prioridades futuras de investigación (con implicaciones en la política presupuestaria) encaminadas a llenar lagunas de conocimiento y emplear toda la información disponible en el diseño de planes de conservación y gestión de la biodiversidad que sean verdaderamente multidisciplinares.

### *Orígenes de la flora canaria*

Aunque hay excepciones, los marcadores moleculares utilizados hasta hoy en plantas ofrecen bajos niveles de polimorfismo que limitan la resolución de las reconstrucciones filogenéticas. Este hecho, ciertamente generalizable, junto con el elevado porcentaje de elementos relícticos en la vegetación Canaria, ha sesgado las investigaciones filogenético moleculares de la flora del archipiélago hacia géneros endémicos (o con un elevadísimo porcentaje de endemidad) donde, *a priori*, podría pensarse que el tiempo de divergencia inter-específica elevado ofrecería mayores niveles de polimorfismo que los esperables en otros taxones evolutivamente más recientes y, en todo caso, datos más resolutivos para la reconstrucción filogenética. El examen de las filogenias moleculares publicadas hasta ahora para la Flora Canaria revela que ni tan sólo esta esperanza está justificada: la mayoría de clados carecen de resolución adecuada (Figura 1), y en muchas ocasiones la única inferencia válida que los datos sustentan con robustez estadística es la monofilia de los taxones canarios y su carácter derivado o basal respecto de los congéneres continentales incluidos en los análisis. Además, muy pocas de las investigaciones disponen de estudios microevolutivos para las mismas poblaciones incluidas en las filogenias, con lo cual dejamos de acceder a hipótesis sobre la dinámica post-colonizadora (microevolutiva) de esos linajes.

A pesar de estas limitaciones, disponemos de hipótesis filogenético-moleculares básicas muy valiosas sobre un considerable porcentaje de la biota vegetal endémica Canaria. La mayoría de estas hipótesis moleculares permiten interpretar el origen de los endemismos del archipiélago a través de una sola introducción de un ancestro continental. Aunque es ciertamente posible que muchos grupos no sigan esta tendencia, las evidencias disponibles hasta la fecha sugieren que solamente el género *Lavatera* (Malvaceae) se ha originado a través de múltiples introducciones en Canarias (Fuertes-Aguilar et al., 2002). No obstante, es igualmente cierto que el bajo polimorfismo aso-

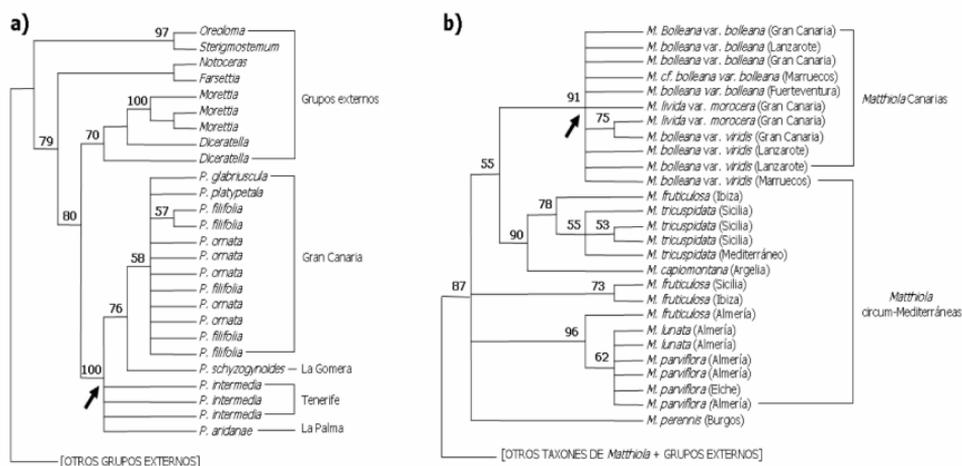


FIGURA 1.—Ejemplo de la falta de resolución de los marcadores empleados en filogenia molecular para taxones endémicos canarios. Se ilustran los casos de las Brassicaceae *Parolinia* Webb (a) y *Matthiola* R. Br. (b) [a partir de Jaén-Molina et al., 2007a, b, e in prep.]. Las topologías son resultado de la aplicación de algoritmos de máxima parsimonia (Swofford 2001) a datos de secuencias ITS1 + ITS2; en el caso de *Matthiola*, las designaciones de los taxones canarios obedecen a la revisión taxonómica que se está realizando (Reyes-Betancort et al. 2007). Las flechas señalan el nodo correspondiente al ancestro más reciente del grupo canario, que en ambos casos es monofilético y está apoyado por valores bootstrap muy elevados. No obstante, en ambos casos existe una politomía provocada por la falta de polimorfismo que impide la resolución de la secuencia post-colonizadora y de las relaciones a nivel de especie. Es importante notar que esta falta de resolución es patente tanto para *Parolinia* (que es un género endémico canario) como para los taxones endémicos de *Matthiola* (que, presumiblemente, representan una colonización del archipiélago mucho más reciente).

ciado a la información de las secuencias de ADN vegetales y a la pobre resolución en sus aplicaciones a la flora canaria podría haber distorsionado nuestra reconstrucción de las filogenias de taxones canarios. Las líneas de investigación previsible en el futuro para aumentar la resolución de las reconstrucciones filogenéticas basadas en caracteres moleculares se encaminan hacia (1) la investigación y aplicación de nuevos marcadores de secuencia, y (2) la utilización de marcadores poblacionales polimórficos (AFLPs, ISSRs, microsátélites, RAPDs) como marcadores filogenéticos a partir del punto en el que las secuencias no suministran ya más información (Bussell et al. 2005).

La constante aparición de nuevas regiones del ADN en las que basar las inferencias sistemático-evolutivas o biogeográficas, la necesidad de disponer de muestras de referencia para homólogo o ampliar investigaciones moleculares que tengan repercusión en conservación y el posible papel de la información molecular en la identificación taxonómica de los elementos endémicos de la flora canaria, ponen en valor el papel de la secuenciación de ADN y de los bancos de material genético como elementos esenciales en la investigación y referenciación de la biodiversidad.

### *Intercambios de biodiversidad con el continente Africano*

La orientación mayoritaria de los trabajos de filogenia molecular hacia los grupos presumiblemente más antiguos de la Flora Canaria también puede haber sesgado nuestra comprensión de las relaciones de intercambio de biodiversidad del archipiélago con África: como la gran mayoría de filogenias moleculares resultan en un carácter derivado (es decir, más reciente en el tiempo) de los taxones canarios respecto de sus congéneres continentales, las islas Canarias se conciben de manera tradicional como exclusivamente receptoras de biodiversidad.

No obstante, existen algunas filogenias moleculares que sugieren la posibilidad de que las islas Canarias hayan podido suministrar biodiversidad a la flora Africana continental, ya sea por la posición exclusivamente basal de los endemismos cana-

rios (hasta ahora solo detectado en los casos de *Plocama pendula* [Andersson y Rova 1999] y *Navea phoenicea* [Fuertes Aguilar et al. 2002] o por la posición derivada de algunas especies continentales respecto de las canarias (*Aeonium* [Mort et al. 2002], *Tolpis* [Moore et al. 2004], *Convolvulus* [Carine et al. 2004], *Androcymbium* [Caujapé-Castells 2006] y *Matthiola* [Jaén-Molina et al. 2007 e in prep.]). No obstante, existen importantes limitaciones en la resolución filogenética que hacen difícil testar estas hipótesis de retorno de la biodiversidad al continente. En el caso de *Tolpis*, el bajo número de cambios de sitios de restricción impidió resolver si el género colonizó Macaronesia en cuatro ocasiones o si dispersó a Madeira desde el continente y luego su rango continental fue recolonizado desde esta isla después de ser extirpado por los eventos climáticos que asolaron al continente durante el Plioceno y Pleistoceno (Moore et al. 2004). En el caso de *Androcymbium*, también analizado con RFLPs, los datos no permiten testar adecuadamente si un taxón canario cercano a *A. psammophilum* fue el ancestro de la especie continental *A. wyssianum* (Caujapé-Castells 2006). Hay que acentuar, sin embargo, que en estos casos la extinción (aparte de la ya mencionada falta de resolución molecular) puede haber distorsionado las inferencias sistemáticas.

Aunque estas posibles excepciones al patrón «general» de colonización desde el continente hacia Canarias son escasas, también es cierto que los linajes investigados hasta ahora y el polimorfismo generalmente muy bajo de los marcadores moleculares utilizados no permiten mayor profundización en el tema. No obstante, puesto que algunas de las relaciones de retorno de la biodiversidad vegetal al continente desde Canarias han sido hipotetizadas en grupos de cierta antigüedad, es factible que la investigación con grupos más recientes (que tienen poblaciones continentales con-genéricas o con-específicas trazables y muestreables), promueva una mejor comprensión de las relaciones de intercambio de biodiversidad con África y del posible papel de Canarias como suministrador de biodiversidad al continente. Esta aproximación a la investigación de la flora Canaria puede resultar especialmente fértil por dos motivos:

En primer lugar, porque mitiga o elimina la influencia de la extinción, que puede haber sido muy importante y potencialmente distorsionadora en las interpretaciones biogeográficas de los grupos relícticos estudiados hasta ahora, especialmente en un entorno insular volcánico tan antiguo y dinámico como Canarias; por mencionar sólo el caso de Gran Canaria, los cataclismos que han tenido lugar en esta isla en el pasado lejano han modificado dramáticamente la composición florística de vastas áreas del territorio, y si se produjeran hoy implicarían la extinción de gran parte de la flora de esta isla (Marrero y Francisco-Ortega 2002). Otra fuente de incertidumbre relacionada con la extinción es que gran parte de la flora continental suministradora se alteró profunda e irreversiblemente a causa de las glaciaciones que asolaron el cuarto Norte de África y el Mediterráneo durante el Plioceno y Pleistoceno (Hewitt 1999, 2001), pero que no afectaron a la flora terrestre Canaria de forma tan dramática.

Solamente los grupos relativamente modernos permiten un muestreo insular donde el impacto de la extinción sea menor, y pueden también ofrecer abundantes poblaciones continentales con-genéricas o con-específicas para comparar con las poblaciones Canarias y trazar así con más fiabilidad el sentido y la frecuencia de las relaciones de intercambio de biodiversidad vegetal con África. La investigación de grupos en estado incipiente de diversificación ofrece asimismo un marco teórico más adecuado para la utilización de marcadores hipervariables en inferencia filogenética (AFLPs, ISSRs, microsátélites) ya que, según Bussell et al. (2005), el uso de estos marcadores se justifica cuando los ITS dejan de ser resolutivos (ver Tremetsberger et al. 2004 o Archibald et al. 2006 para aplicaciones con AFLPs e ISSRs, respectivamente). Parece importante notar, sin embargo, que la mayoría de endemismos vegetales canarios para los que se dispone de datos de secuencias ITS son susceptibles de esta aproximación (ya se trate de endemismos antiguos o modernos). Al nivel político, esta línea de acción implicará el establecimiento o intensificación de las relaciones entre los centros de investigación y universidades canarios con instituciones análogas del continente africano (Marruecos, Mauritania, Senegal) y de los otros tres archipiélagos Macaronésicos.

## *Taxonomía*

En general, el conocimiento de la biodiversidad mundial al nivel de géneros y especies es todavía deficiente (Blaxter 2005). Esta situación se debe principalmente a dos problemas: uno de ellos es conceptual, y tiene que ver con la dificultad para circunscribir nuestra unidad básica de trabajo (la «especie»), que presenta muchas definiciones que en ocasiones entran en conflicto y, en otros casos, simplemente no sirven. El otro gran problema general que padece la taxonomía es también el que más afecta a la biota vegetal Canaria, y se refiere a la poca universalidad de los instrumentos metodológicos que utilizamos en biología comparada para caracterizar las especies.

Aunque existiera una definición de especie que fuera aplicable en todos los casos posibles, la taxonomía clásica en plantas (que utiliza solo caracteres morfológicos como referencia para definir Unidades Taxonómicas Operativas [UTO]) encuentra con frecuencia inconvenientes que impiden la caracterización sin ambigüedades de los organismos. En primer lugar, la variación inducida por el ambiente puede confundirse fácilmente con la variación heredable (esto es, la sistemáticamente significativa), resultando en la definición de especies sin ninguna base biológica. Cuando la variabilidad intra-específica es elevada, la identificación taxonómica se complica adicionalmente, de manera que el taxónomo puede asignar la categoría de especie nueva a una población que solamente debería ser considerada representante de uno de los rangos de variación extremos de la especie a la que realmente pertenece. Por último, el análisis matemático de las variables morfológicas es difícil, porque están influidas por multitud de genes cuya contribución al fenotipo desconocemos (Oliva-Tejera et al. 2004). En un entorno insular oceánico antiguo y ecológicamente tan diverso como Canarias, estos tres factores se ven acentuados por la acción de la deriva o la hibridación, que frecuentemente menoscaban el poder discriminador de la taxonomía clásica; cuando no existen variables morfológicas discriminantes, la conjunción de estos factores puede dar pábulo a la subjetividad.

Puesto que una gran parte de la flora endémica canaria tiene algún grado de amenaza o está en peligro de extinción, es de importancia capital facilitar la identificación taxonómica, especialmente en los casos en los que la morfología se revela insuficiente o conflictiva: necesitamos saber cuáles son nuestras unidades de conservación antes de proponer estrategias de gestión. Se impone pues una nueva aproximación multidisciplinar que, sin dejar de considerar las imprescindibles variables morfológicas, incorpore otras que proporcionen mayor poder de discriminación a la taxonomía. El contenido informativo del ADN hace posible concebir la utilización de ciertas regiones de su secuencia de nucleótidos para ayudar a delimitar la pertenencia de un organismo determinado a un grupo o a una categoría taxonómica (Hebert et al. 2003). Esencialmente, esta aproximación consistiría en el uso de una o varias secuencias cortas y estandarizadas del genoma como herramientas moleculares para ayudar a caracterizar, distinguir o descubrir especies y para asignar individuos inciertos (o partes de individuos no identificadas) a sus especies correctas. Es factible que a lo largo del siglo XXI ciertas regiones de la secuencia de ADN vegetal se erijan en importantes coadyuvantes de las aproximaciones clásicas para la identificación taxonómica de la flora Canaria endémica, especialmente de sus casos más conflictivos en los niveles específico y sub-específico.

Las secuencias de ADN son ortólogas y, por lo tanto, pueden utilizarse sin ambigüedades para establecer Unidades Taxonómicas Operativas Moleculares (UTOM, *sensu* Floyd et al. 2002). Aunque es cierto que las UTOM no siempre correspondrán a UTO, sí ofrecen una serie de ventajas analíticas, entre las cuales cabe destacar (i) la simplicidad técnica de caracterización, basada en la extracción de ADN, su amplificación y subsiguiente secuenciación, y (ii) el hecho de que taxones morfológicamente conflictivos, dudosos o crípticos pueden identificarse sin necesidad de disponer de los organismos enteros o de medidas poblacionales.

Estamos explorando actualmente la utilidad de tres regiones codificantes del ADN cloroplástico (*matK*, *rpoB* y *rpoC1* [Chase et al. 2007]) a través de nuestra participación en consorcio para

el código de barras de la vida (<http://www.barcoding.si.edu>). En el estado actual de esta investigación, son particularmente relevantes las comparaciones dentro de un mismo linaje entre poblaciones donde la taxonomía clásica no ofrece dudas acerca de la identidad taxonómica y poblaciones entre las que tal identidad está sujeta a controversia. Esta línea de trabajo está actualmente desarrollándose con una representación de la flora vascular y briofítica del Parque Nacional de Garajonay en el marco de un proyecto concedido por el Ministerio de Medio Ambiente en el que colaboran el Jardín Botánico Canario «Viera y Clavijo», el Jardín de Aclimatación de la Orotava, la Universidad de La Laguna y la Universidad de Murcia (Caujapé-Castells et al. 2006). Indudablemente, se necesitarán aproximaciones adicionales para otras islas y otros taxones, pero el progreso en esta investigación determinará si podremos disponer a corto plazo de instrumentos para la caracterización de una importante proporción de la flora endémica canaria. Es importante resaltar que esta incorporación de variables moleculares puede ser también útil en el caso de taxones que estén bien definidos mediante la aproximación clásica, ya que posibilitaría la identificación rápida de los especímenes tan solo con disponer de una pequeña parte de éstos que contenga ADN, con todas las ventajas asociadas a la gestión y manejo de la biodiversidad que ello implica.

### *Biología de la conservación y bancos de biodiversidad*

Las perturbaciones ecológicas provocadas por el desarrollo humano insostenible están agotando los recursos intrínsecos de supervivencia de muchos organismos. Thomas et al. (2004) predicen que en apenas 50 años los cambios en las distribuciones y abundancias de especies provocadas por el cambio climático habrán condenado a la extinción a entre el 15-37% de taxones actuales. Estas alarmantes estimaciones otorgan gran protagonismo a la conservación *ex situ* en el futuro: como ya no es posible conservar todos los hábitats, uno de los mayores retos que debemos afrontar desde ahora es la preservación de los ele-

mentos constituyentes de la biodiversidad fuera de sus áreas naturales de distribución. En Canarias, este papel será probablemente más importante que en otras regiones del mundo, porque los ecosistemas insulares son mucho más frágiles ante las alteraciones climáticas. Por consiguiente, tendrán que potenciarse los bancos de germoplasma, de material biológico en general, y de información sobre diferentes aspectos de la biodiversidad.

Puesto que los recursos para conservación *in situ* y el espacio disponible en las instalaciones que albergan material biológico *ex situ* son limitados, se deberán implementar estrategias científicas de selección de prioridades de conservación y, dentro de estas prioridades, diseñar métodos para maximizar la representación de la diversidad natural en un mínimo de muestras. Es previsible una intensificación de la alianza entre la biología reproductiva, la demografía y la genética poblacional para localizar las poblaciones o taxones donde haya una mayor incidencia de fallos o desequilibrios reproductivos que den como resultado erosión genética, mayores niveles de endogamia y declive demográfico de las poblaciones. Aunque la planificación de reintroducciones y reforzamientos de las poblaciones naturales (conservación *in situ*) o el diseño de estrategias de muestreo de la variabilidad genética previamente a la recolección de germoplasma para conservación *ex situ* implican una multitud de acciones, casi todas ellas pueden ser abordadas (y en muchos casos, guiadas) usando la información molecular poblacional.

Actualmente, existen en Canarias varios bancos de biodiversidad vegetal: de semillas, de datos sobre flora amenazada de Gran Canaria (<http://www.jardincanario.org/jardincanario/index.jsp?pant=bus&idm=null>), de ADN, de micro-marcadores morfológico-reproductivos, y de sabiduría etnobotánica (<http://www.bancodesaberes.org>) en el Jardín Botánico Canario «Viera y Clavijo», de microsátélites (en el Departamento de Biología de la ULPGC), y la base de datos Atlantis del Gobierno de Canarias. Además, hay tres herbarios con colecciones de referencia (LPA, ORT y ULL) que deben ser también considerados bajo esta perspectiva informativa.

Aunque los bancos de información sobre biodiversidad no son instrumentos de conservación directa (como, por ejemplo, un banco de semillas), sí constituyen potentes catalizadores del conocimiento imprescindible para la conservación: la información básica para generar la biodiversidad reside en la molécula de ADN (y, en la actualidad, el componente de la biodiversidad más importante para la humanidad es el genético, no el taxonómico), el acervo genético de los organismos se deja de transmitir (y se extingue) si no detectamos y mitigamos a tiempo fallos reproductivos en las poblaciones, y existe un importantísimo componente cultural y económico asociado a la biodiversidad que se está perdiendo aceleradamente por carecer de un soporte tangible de transmisión. Por estos motivos, hay que conservar también todo el conocimiento disponible sobre la biodiversidad de una forma organizada y públicamente accesible.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALDRIDGE AE (1976): A critical reappraisal of the Macaronesian *Sonchus* subgenus *Dendrosonchus* s.l. (Compositae- Lactuceae). *Bot. Macar.* 2: 25-57.
- ALDRIDGE AE (1976): Macaronesian *Sonchus* subgenus *Dendrosonchus* s.l. (Compositae-Lactuceae), including a reappraisal of the species concept and new combinations. *Bot. Macar.* 2: 81-93.
- ALLAN GJ, FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A, BOERNER E, ZIMMER EA (2004): Molecular phylogenetic evidence for the geographic origin and classification of Canary Island *Lotus* (Fabaceae: Loteae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 123-138.
- ANDERSSON L, ROVA JHE (1999): The *rps16* intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 214: 161-186.
- ARCHIBALD JK, CRAWFORD DJ, SANTOS-GUERRA A, MORT ME (2006): The utility of automated analysis of inter-simple sequence repeat loci (ISSR) for resolving relationships in the Canary Island species of *Tolpis* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 93: 1154-1162.
- BLAXTER et al. (2005): Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 360: 1935-1943.
- BÖHLE UR, HILGER H, & MARTIN WF (1996): Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 11740-11745.
- BORGEN L (1977): Checklist of chromosome numbers counted in Macaronesian vascular plants. Oslo 40 pp. (mimeogr.).

- BORNMÜLLER J (1904): Ergebnisse zweier botanischer Reisen nach Madeira und den Canarischen Inseln. *Ibid.* 33: 387-492.
- BRAMWELL D (1972): A revision of the genus *Echium* in Macaronesia. *Lagascalia* 2: 37-115.
- BRAMWELL D (1975): Some morphological aspects of the adaptive radiation of Canary Islands *Echium* species. *Anal. Inst. Bot. «A.J.Cavanilles»* 32 (2): 241-254.
- BURCHARD O (1920): Beiträge zur Ökologie und Biologie der Kanarenpflanzen. *Bibl. Bot.* 98. 262 pp. + 75 pls.
- BUSSELL JD, WAYCOTT M, CHAPPILL JA (2005): Arbitrarily amplified DNA markers as characters for phylogenetic inference. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 3-26.
- CARINE MA, FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A, RUSSELL SJ (2004): Relationships of island and continental floras: molecular evidence for multiple colonizations into Macaronesia and subsequent back-colonization of the continent in *Convolvulus* L. *American Journal of Botany* 91: 1070-1085.
- CAUJAPÉ-CASTELLS J, JANSEN RK, PEDROLA-MONFORT J, MEMBRIVES N (1999): Chloroplast DNA restriction site phylogeny of the genus *Androcymbium* (Colchicaceae). *Systematic Botany* 24: 581-597.
- CAUJAPÉ-CASTELLS J, JANSEN RK, MEMBRIVES N, PEDROLA-MONFORT J, MONTSERRAT JM, ARDANUY A (2001): Historical biogeography of *Androcymbium* Willd. (Colchicaceae): evidence from cpDNA RFLPs. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 379-392.
- CAUJAPÉ-CASTELLS J (2005): Islas afortunadas, datos valetudinarios: hacia una revisión actualizada de la variabilidad genética en endemismos Canarios. *Resúmenes del II Congreso de Biología de la Conservación de Plantas (Gijón)*, p. 81.
- CAUJAPÉ-CASTELLS J (2006): Boomerangs of biodiversity?: the interchange of biodiversity between mainland North Africa and the Canary Islands as inferred from cpDNA RFLPS in genus *Androcymbium*. *Botánica Macaronésica* 25: 53-70.
- CAUJAPÉ-CASTELLS J (2007): SAGE: una base de datos moleculares poblacionales con capacidades analíticas inherentes. *Conservación Vegetal* 11: 40-41.
- CAUJAPÉ-CASTELLS J, JAÉN MOLINA R, NARANJO-SUÁREZ J, MARRERO-RODRÍGUEZ A, SANTOS-GUERRA A, REYES-BETANCORT A, GONZÁLEZ-MANCEBO JM, PATIÑO-LLORENTE J, ROS-ESPÍN M, WERNER O (2006): La flora endémica del Parque Nacional de Garajonay bajo la perspectiva molecular: el código de barras molecular como herramienta taxonómica. Organismo Autónomo de de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente ([http://www.mma.es/portal/secciones/el\\_ministerio/organismos/oapn/oapn\\_inv\\_proy05.htm](http://www.mma.es/portal/secciones/el_ministerio/organismos/oapn/oapn_inv_proy05.htm)).
- CAUJAPÉ-CASTELLS J, PÉREZ DE PAZ J (2007): Fortunate islands, valetudinarian data: a critical perspective on the allozyme information for canarian endemic plants. *Resúmenes del International meeting of experts in mo-*

- lecular population genetic markers and biological databases*, p. 1 (Las Palmas de Gran Canaria, 11-13 de Junio de 2007).
- CAUJAPÉ-CASTELLS J, BACCARANI-ROSAS M (2005): Retrieving the knowledge that was lost with information: a database for molecular population genetic data. *Resúmenes del II Congreso de Biología de la Conservación de Plantas (Gijón)*, p. 193.
- CEBALLOS J, ORTUÑO MEDINA F (1951): *Estudio sobre la vegetación y la flora forestal de las Canarias occidentales*. Madrid. 465, pp.
- CHASE MW, COWAN RS, HOLLINGSWORTH PM, VAN DEN BERG C, MADRIÑÁN S, PETERSEN G, SEBERG O, JØRGENSEN T, CAMERON KM, CARINE M, PEDERSEN N, HEDDERSON TAJ, CONRAD F, SALAZAR GA, RICHARDSON JE, HOLLINGSWORTH ML, BARRACLOUGH TG, KELLY L, WILKINSON M (2007): A proposal for a standardised protocol to barcode all land plants. *Taxon* 56: 295-299.
- CRAWFORD DJ, ARCHIBALD JK, SANTOS-GUERRA A, MORT ME (2006): Allozyme diversity within and divergence among species of *Tolpis* (Asteraceae-Lactuceae) in the Canary islands: Systematic, evolutionary, and biogeographical implications. *Am. J. Bot.* 93: 656-664.
- DANSEREAU P (1968): Macaronesian studies. II Structure and functions of the laurel forest in the Canaries. *Collect. Bot.* 7: 227-280.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS O, PÉREZ DE PAZ J, FEBLES R, CAUJAPÉ-CASTELLS J (2004): Diversidad genética en *Parolinia*: *P. glabriuscula* y *P. platypetala* (Brassicaceae: Matthioleae). *Bot. Macaronesica* 25: 143-160.
- FLOYD et al. (2002) Molecular barcodes for soil nematode identification. *Mol. Ecol.* 11: 839-850.
- FRANCISCO-ORTEGA J, DJ CRAWFORD, A SANTOS-GUERRA and JA CARVALHO (1996a): Isozyme differentiation in the endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae: Anthemideae) in the Macaronesian Islands. *Plant Systematics and Evolution* 202: 137-152.
- FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A, HINES A, JANSEN RK (1997): Molecular evidence for a Mediterranean origin of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 84: 1595-1613.
- FRANCISCO-ORTEGA J, FUERTES-AGUILAR J, KIM SC, SANTOS-GUERRA A, CRAWFORD DJ, JANSEN RK (2002): Phylogeny of the Macaronesian endemic *Crambe* section *Dendrocrambe* (Brassicaceae) based on internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA. *Am. J. Bot.* 89: 1984-1990.
- FUERTES AGUILAR J, FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A, RAY MF, JANSEN RK (2002): Chloroplast and nuclear molecular evidence for multiple colonizations of *Lavatera* (Malvaceae) in the Canary Islands. *Systematic Botany* 27: 74-83.
- GARNATJE T, SUSANNA A, MESSEGUER R (1998): Isozyme studies in the genus *Cheirolophus* (Asteraceae: Cardueae-Centaureinae) in the Iberian Peninsula, North Africa and the Canary Islands. *Plant Systematics and Evolution* 213: 57-70.
- GONZÁLEZ-GONZÁLEZ A (1976): Natural products isolated from plants of the

- Canary Islands. pp. 297-326 (Chapter XI) in: Kunkel G. (ed.): *Biogeography and Ecology of the Canary Islands*. Monogr. Biol. 30.
- GONZÁLEZ-HENRIQUEZ MN, RODRIGO J, PÉREZ D, SUÁREZ RODRÍGUEZ C (1986): *Flora y vegetación del Archipiélago Canario*. Edirca, Las Palmas. 335 pp.
- GONZÁLEZ-PÉREZ MA, LLEDÓ D, FAY MF, LEXER C, SOSA PA (2004a): Isolation and characterization of microsatellite loci in *Bencomia exstipulata* and *B. caudata* (Rosaceae). *Molecular Ecology Notes* 4: 130-132.
- GONZÁLEZ-PÉREZ MA, CAUJAPÉ-CASTELLS J, SOSA PA (2004b): Allozyme variation and structure of the Canarian endemic palm tree *Phoenix canariensis* (Arecaceae): implications for conservation. *Heredity* 93: 307-315.
- GONZÁLEZ-PÉREZ MA, CAUJAPÉ-CASTELLS J, SOSA PA (2004c): Allozyme variation and structure of the Canarian endemic palm tree *Phoenix canariensis* (Arecaceae): implications for conservation. *Plant Systematics and Evolution* 247: 165-175.
- GOODSON BK, SANTOS-GUERRA A, JANSEN RK (2006): Molecular systematics of *Descurainia* (Brassicaceae) in the Canary Islands: biogeographic and taxonomic implications. *Taxon* 55: 671-682.
- HEBERT et al. (2003): Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270 313-322.
- HELFGOTT DM, FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A, JANSEN RK, SIMPSON BB (2000): The origin of the *Bencomia* alliance (Rosaceae) in Macaronesia. *Systematic Botany* 25: 81-96.
- HEWITT GM (1999): Post-glacial recolonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- HEWITT GM (2001): Speciation, hybrid zones and phylogeography, or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* 10: 537-549.
- HUMPHRIES CJ (1976): A revision of the Macaronesian genus *Argyranthemum* Webb ex Schultz. Bip. (Compositae-Anthemideae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 5(4): 145-240.
- JAÉN-MOLINA R, CAUJAPÉ CASTELLS J, FERNÁNDEZ-PALACIOS O, PÉREZ DE PAZ J, FEBLES R, BRAMWELL D (2007a): Filogenia molecular del género *Parolinia* (Brassicaceae) basada en secuencias ITS. *Resúmenes del III Congreso de Biología de Conservación de Plantas (Santa Cruz de Tenerife, 25-28 de Septiembre de 2007)*
- JAÉN-MOLINA R, CAUJAPÉ CASTELLS J, REYES A, AKHANI H, FERNÁNDEZ-PALACIOS O, PÉREZ DE PAZ J, FEBLES R, MARRERO A, BRAMWELL D (2007b): Filogenia molecular del género *Matthiola* (Brassicaceae) basada en secuencias ITS. *Resúmenes del III Congreso de Biología de Conservación de Plantas (Santa Cruz de Tenerife, 25-28 de Septiembre de 2007)*.
- KIM SC, CRAWFORD DJ, FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A (1999): Adaptive radiation and genetic differentiation in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in the Canary Islands. *Plant Systematics and Evolution* 215: 101-118.
- KUNKEL G (1987): *Die Kanaarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt*. 2. Aufk. Fischer Verl., Stuttgart. 202 pp.

- KUNKEL G (1991): Las Angiospermas. Pp. 225-227 in: KUNKEL, G. (ed.): Flora y vegetación del Archipiélago Canario. Tratado Florístico. 1. Edirca. Madrid.
- LA SERNA I (1984): Revisión del género *Bystropogon* L'Hér. Nom. Cons. (Lamiaceae-Stachyoideae). Endemismo de la Región Macaronésica. *Phanerog. Monogr.* 18: 1-380. Cramer, Vaduz.
- LARSEN K (1960): Cytological and experimental studies on the flowering plants of the Canary Islands. *Biol. Skr. Danske Vidensk. Selsk.* 11 (3): 1-60.
- LEMS K (1960): Floristic botany of the Canary Islands. *Sarracenia* 5: 1-94.
- LEMS K (1960): Botanical notes on the Canary Islands. II. The evolution of plant forms in the islands: *Aeonium*. *Ecology* 41: 1-17.
- LID J (1968): Contributions to the flora of the Canary Islands. *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Matem.-naturv.* K1. n.s. 23 (1967): 1-212.
- LINDINGER L (1926): Beiträge zur Kenntnis von Vegetation und Flora der kanarischen Inseln. *Abh. Gebiet der Auslandskunde* 21: 1-350.
- MARRERO A, FRANCISCO-ORTEGA J (2002): Evolución en islas: la metáfora espacio-tiempo-forma. Pp. 133-140 En JM Fernández-Palacios & JL Martín Esquivel (eds.) *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife.
- MOORE MJ, FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A, JANSEN RK (2002): Chloroplast DNA evidence for the roles of island colonization and extinction in *Tolpis* (Asteraceae: Lactuceae). *American Journal of Botany* 89: 518-526.
- MORT ME, SOLTIS DE, SOLTIS PS, FRANCISCO-ORTEGA J, SANTOS-GUERRA A (2002): Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany* 27: 271-288.
- OBERDORFER E (1965): Pflanzensoziologische Studien auf Teneriffa und Gomera (Kanarische Inseln). *Beitr. Naturk. Forsch. Sw-Deutschl* 24: 47-104.
- OLIVA-TEJERA F, CAUJAPÉ-CASTELLS J, NARANJO-SUÁREZ J, NAVARRO-DÉNIZ J, ACEBES-GINOVÉS JR, BRAMWELL D (2004): Population genetic differentiation in taxa of *Lotus* (Fabaceae: Loteae) endemic to the Gran Canarian pine forest. *Heredity* 94: 199-206.
- PANERO JL, FRANCISCO-ORTEGA J, JANSEN RK, SANTOS-GUERRA A (1999): Molecular evidence for multiple origins of woodiness and a new world biogeographic connection of the Macaronesian Island endemic *Pericallis* (Asteraceae: Senecioneae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96: 13886-13891.
- PEDROLA-MONFORT J, CAUJAPÉ-CASTELLS J (1994): Allozymic and morphological relationships among *Androcymbium gramineum*, *A. europaeum*, and *A. psammophilum* (Colchicaceae). *Plant Systematics and Evolution* 191: 111-126.
- PEDROLA-MONFORT J, CAUJAPÉ-CASTELLS J (1996): Genetic and morphological divergence in the *Androcymbium gramineum* complex (Colchicaceae). *Plant Systematics and Evolution* 201: 149 - 162.

- PÉREZ DE PAZ J, FEBLES R, FERNÁNDEZ-PALACIOS O, CAUJAPÉ-CASTELLS J, OLANGUA-CORRAL M (2007): Biodiversidad genético-morfológica, filogenia, biología reproductiva y población natural en Canarias. Resúmenes del *International meeting of experts in molecular population genetic markers and biological databases* (Las Palmas de Gran Canaria, 11-13 de Junio de 2007).
- PÉREZ DE PAZ PL (1978): Revisión del género *Micromeria* Bentham (Lamiaceae-Stachyoideae) en la Región Macaronésica. *Inst. Estud. Canar. Monografías, secc. IV*, 16: 1-306. La Laguna.
- PITARD CJ, PROUST L (1908): *Les Iles Canaries. Flore de l'archipel*. - Paris . 502 pp.
- PRAEGER R, LLOYD (1932): *An account of the Sempervivum group*. Roy. Hort. Soc. London. 265 pp.
- REYES-BETANCORT A (2007): Aproximación a la morfología del género *Matthiola* (Brassicaceae) en Macaronesia. Memoria final del proyecto de investigación 2003/032 de la Dirección General de Universidades e Investigación del Gobierno de Canarias.
- RIVAS GODAY S, ESTEVE CHUECA F (1965): Ensayo fitosociológico de la Crassi-Euphorbiete macaronésica y estudio de las tabaibales y cardonales de Gran Canaria. *An. Inst. Bot. «A.J. Cavanilles»* 22: 220-339.
- SÁNCHEZ JL, CAUJAPÉ-CASTELLS J, REYES-BETANCORT A, SCHOLZ S (2005): Population genetic variation of *Matthiola bolleana* (Brassicaceae), an endemic to the eastern Canary Islands of Fuerteventura and Lanzarote. *Plant Syst. Evol.* 262: 139-151.
- SOTO ME, CAUJAPÉ-CASTELLS J, ROCA-SALINAS A, BRAMWELL D (2007): Selecting population targets for preserving the genetic variation of the narrow canarian endemics *Crambe tamadabensis* and *C. pritzelii* in a seed bank. *Proceedings of the third International Biogeography Society Conference (Tenerife, January 9-13, 2007)* p. 24.
- SUNDING P (1972): The Vegetation of Gran Canaria. *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Matem.- naturv. Kl. N.s.* 29: 1-186.
- SVENTENIUS ER (1960): *Additamentum ad floram canariensem. I.* - Inst. Nac. Invest Agronom., Minist. Agricult., Madrid. 95 pp.
- SWOFFORD DL (2001): *PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- THOMAS CD et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- TREMETSBERGER K, STUESSY TF, KADLEC G, URTUBEY E, BAEZA CM, BECK SG, VALDEBENITO HA, DE FÁTIMA RUAS C, MATZENBACHER NI (2004): AFLP Phylogeny of South American Species of *Hypochoeris* (Asteraceae, Lactuceae). *Systematic Botany* 31: 610-626.
- VOGGENREITER V (1974): Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninsel Tenerife (Anhang: Vergleiche mit La Palma und Gran Canaria) als Grunslage für den Naturschutz. *Diss. Bot.* 26: 1-718. Lehre.