

## CAPÍTULO 2

### La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales

Juan Arroyo, José S. Carrión, Arndt Hampe y Pedro Jordano

**Resumen.** *La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales.* En este capítulo se explora cómo las especies del bosque mediterráneo han modificado su ámbito geográfico en respuesta a los cambios naturales del medio, desde el establecimiento del clima mediterráneo en nuestra región. Se analizan primero los cambios históricos reconocibles a través del registro fósil, cuyos datos han proporcionado nuevas perspectivas sobre la dinámica a largo plazo del bosque mediterráneo. Posteriormente se describen los tipos de distribución geográfica y las distintas metodologías de su análisis en una revisión crítica de la literatura sobre sectorización biogeográfica y distribución de la diversidad florística de la Península Ibérica. Aumentando progresivamente el detalle de la perspectiva, se describe a continuación la dinámica poblacional histórica de algunas especies emblemáticas del bosque mediterráneo. Ésta ha sido revelada recientemente mediante métodos moleculares, una herramienta poderosa para reconstruir la historia de los linajes, y el estudio de la regeneración de las especies en situaciones de relictualidad. La última sección está dedicada a las implicaciones que la distribución de las plantas tiene en diversos aspectos de su biología, como por ejemplo las interacciones con otros organismos. En particular, se discuten las posibles consecuencias de la modificación reciente de las áreas de distribución a escala regional y local (frecuente pero no necesariamente debida a factores antrópicos), especialmente cuando la distribución es parcheada (i.e. dinámica metapoblacional).

**Summary.** *The species range at different spatio-temporal scales.* We explore in this chapter how the biota of the mediterranean forests in our region has been modifying their range in response to environmental changes since the onset of the mediterranean-type climate. First, we report historical developments recognizable from the fossil record, which has provided us with new perspectives upon the long-term dynamics of mediterranean forests. Then we describe the different types of geographical distributions and methodologies used for their analysis based on a critical review of the literature dealing with biogeographic sectorization and distribution of floristic diversity across the Iberian Peninsula. Successively increasing the detail of our perspective, we continue with reporting on historical population dynamics of some emblematic species of the mediterranean forest. These have recently been revealed by molecular techniques, a powerful tool to reconstruct the history of lineages, and assessment of the regeneration of populations of relict species. The last section is dedicated to the implications of species' distribution upon their biology, for instance shaping their interactions with other

organisms. In particular, we discuss the possible consequences of modern range modifications at regional and local scales (often, but not always, due to human activities), especially in situations of fragmented the distribution (i.e. metapopulation dynamics).

### 1. Introducción

Algo que parece una obviedad tanto para el profano como para el especialista, que las especies no viven todas en todas partes, no fue tan evidente para los primeros observadores atentos de la naturaleza. Aunque los primeros naturalistas helénicos ya notaron que las condiciones ambientales en que vivían las plantas variaban entre *especies*, pensaban que ese cambio se repetía en otras zonas geográficas. Aunque fuera más bien por evidencia negativa que por deducción empírica, a través de los siglos se fueron acumulando datos sobre la distribución discontinua de las especies. Esta acumulación fue el caldo de cultivo en el que surgió la Biogeografía como ciencia autónoma, en paralelo al desarrollo científico de los siglos XVII y XVIII. Un punto de inflexión estuvo marcado por la información recopilada por los influyentes viajeros naturalistas de esa época, siendo quizás el más notable Alexander von Humboldt (véase Brown y Lomolino 1998, para una breve revisión histórica).

De una forma similar, aunque más retrasada por su mayor dificultad de percepción, se fue haciendo evidente que las plantas no muestran una distribución estable en el tiempo. Por un lado algunos cambios perceptibles a la escala temporal humana (e.g., sucesión de ambientes de cambio rápido, como en las dunas; efecto de cambios catastróficos por vulcanismo o sismo) y por otro la consideración progresiva del registro fósil como fuente de datos y conocimiento, hacía ver que la existencia de las plantas ha cambiado en el tiempo. Se podía reconocer la existencia en el pasado de plantas hoy extintas o presentes en zonas muy alejadas.

El siglo XIX supuso, como en otras ciencias, un cambio radical en la concepción de la disposición espacio-temporal de las especies en la Tierra. No tanto porque no se supiera que esta disposición es cambiante, sino porque empezaron a vincularse los *movimientos* de las plantas con la alteración de su naturaleza por efectos de su *evolución*. Aunque pronto se vio que la relación de causalidad era compleja.

La biogeografía de las especies es un ingrediente fundamental en el desarrollo de la teoría de la evolución por efectos de la selección natural de Charles Darwin (1859; véanse los capítulos XII y XIII de *The Origin of Species...*) y queda más patente aún en la obra de Alfred R. Wallace (e.g., 1876), quien para muchos es el primer biogeógrafo evolucionista moderno. Desde ese momento el estudio de la biogeografía y la evolución de las especies forma parte de una dialéctica en la que difícilmente puede explicarse una sin recurrir a la otra.

En nuestro país, el estudio de la distribución de las especies (Corología) fue casi siempre subsidiario de la sistemática, fundamentalmente como ayuda a ella, provocando no pocos argumentos circulares sobre el origen y las consecuencias de una distribución particular. No en vano la circunscripción taxonómica ha dependido muchas veces del patrón geográfico observado y las deducciones sobre el origen de los taxones implicados se han realizado a partir de ese patrón. No obstante, en la actualidad este tipo de argumentación está fuera de la agenda de los taxónomos evolucionistas, lo que ha empezado a permitir realizar inferencias directas sobre el origen y desarrollo de nuestra flora y fauna (Vargas 2003, Gómez y Lunt 2004).

De una forma más aséptica, sin implicaciones evolutivas directas pero también con menor poder resolutivo sobre las causas de los patrones biogeográficos, la distribución de los taxones se ha utilizado para caracterizar la singularidad de nuestra flora y vegetación, incluso

al nivel de comunidad (Fitosociología, Rivas Martínez 1987). Particularmente éste ha sido el caso de las especies de distribución muy restringida, las endémicas, que han permitido, por ejemplo, nombrar tipos distintos de comunidades, aunque funcionalmente sean equivalentes a otras especies. Más recientemente, las especies endémicas han sido objeto de especial interés desde el momento en que se han erigido en uno de los criterios esenciales para ser incluidas en *listas rojas* de especies (e.g., Blanca *et al.* 2000, Arroyo 2003).

Como no se pueden explicar los procesos sin haber descrito previamente los patrones y el marco histórico en el que éstos se desenvuelven, en este capítulo se repasarán brevemente los cambios temporales que más han marcado la evolución de las plantas, especialmente en el ámbito mediterráneo, mayoritario en la Península Ibérica, y los tipos de distribución de éstas. Aunque esta información es muy dependiente del contexto geográfico (es decir, no serviría para la flora canaria o para la templada), se asume que la amplia representación del bosque mediterráneo en nuestra Península, posiblemente el de mayor extensión al nivel mundial, justifica tal decisión. La determinación de los patrones de distribución y sus causas en la flora de la Península Ibérica nos informará necesariamente sobre la naturaleza cambiante del bosque mediterráneo, que alberga en cualquiera de sus etapas sucesionales la inmensa mayoría de la flora y vegetación de la Península.

En un segundo paso de este capítulo se analizan los principales correlatos ambientales de la concentración de diversidad biogeográfica de nuestra flora y se dilucidan algunos casos de estudio en los que el uso de herramientas modernas ha permitido reconstruir la historia del movimiento de las plantas.

La aproximación adoptada en este capítulo es a varios niveles espaciales. La escala geográfica normalmente sólo puede ser inferida a partir de las huellas dejadas en el registro histórico, sean éstas los fósiles y sus relaciones de semejanza fenética, o las semejanzas genéticas y filogenéticas de poblaciones y especies actuales inferidas a partir de marcadores moleculares apropiados. Sin embargo, las escalas más reducidas pueden permitir estudiar procesos más finos que ayudan a comprender patrones generales. Desde este punto de vista se ofrecen algunos ejemplos de cómo las plantas se *mueven* a escala regional o local. Evidentemente, cuando nos referimos a la movilidad de las plantas estamos asignando esta capacidad al nivel de grupo (movimientos de la distribución de especies u otros grupos de organismos) o al de gen (movilidad en este caso a través de polen y semillas; Ennos 1994). Todos los casos de estudio comentados en este capítulo tienen que ver con el bosque mediterráneo en sentido amplio, desde las especies arbóreas responsables de la fisonomía de este tipo de vegetación paradigmático de nuestra Península, hasta especies herbáceas ligadas a las etapas sucesionales de ese bosque, pasando por especies de animales que forman parte intrínseca del mismo.

## 2. La escala temporal: aspectos de ecología histórica

La mayor parte de los paleobiólogos estarán de acuerdo en que el bioma mediterráneo europeo tiene su origen en el **Terciario**, aunque no sea razonable considerar que las condiciones climáticas asociadas no hayan concurrido con anterioridad en otras regiones del planeta. Las razones de esa premisa son, por tanto, esencialmente paleogeográficas: la región Mediterránea es un vestigio de los márgenes del antiguo Mar de Tetis, un océano mesozoico que experimentó profundas modificaciones debido a los desarrollos geomorfológicos asociados con la orogenia alpina, la cual prácticamente se completa a finales del Mioceno, en torno a unos 7 millones de años antes del presente (Ma). La aparición del clima mediterráneo típico de la Cuenca es posterior, hace unos 3,2 Ma (Suc 1984).

Ya en relación con la historia florística, es conveniente enfatizar, en primer lugar, que el contacto entre Eurasia y Norteamérica se prolonga en algunos puntos hasta finales del **Paleoceno**, hace unos 60 Ma. Dicho contacto explica la existencia de géneros comunes entre Norteamérica y el Mediterráneo europeo (Raven y Axelrod 1981, Xiang *et al.* 2000). Entre éstos, hay que mencionar *Acer*, *Alnus*, *Arbutus*, *Clematis*, *Crataegus*, *Berberis*, *Helianthemum*, *Cupressus*, *Fraxinus*, *Juniperus*, *Lonicera*, *Prunus*, *Rhamnus*, *Rosa*, *Rubus*, *Smilax*, *Lavatera*, *Salvia*, *Viburnum*, *Vitis* y sobre todo, *Pinus* y *Quercus*.

El **Mioceno** incluye fases con grandes áreas emergidas y estrechos contactos iberoafricanos, alternando con otras en las que, por ejemplo, buena parte del actual extremo suroriental de la Península Ibérica vino a ser un mar salpicado de pequeñas islas. Es probable que esta configuración espacial haya inducido fenómenos de especiación alopatrica. Por añadidura, el final del Mioceno, fase denominada **Mesiniense** (6,7-5,2 Ma), supuso tal aridez regional que buena parte de lo que hoy es el Mar Mediterráneo se transformó en un mosaico de marjales susceptibles de ser invadidos por especies halófilas y xerófilas de origen sahariano o iranoturánico (*Gypsophila*, *Suaeda*, *Salsola*, *Eurotia*, *Stipa*, *Astragalus*, *Microcnemum*, etc.; Hsü 1983). La fisiografía miocena, en cualquier caso, ha sido y sigue siendo objeto de enconados debates y muchos datos necesitan cierta destilación. Las investigaciones paleoclimáticas de los últimos años sugieren una complejidad espacial mucho mayor de lo que se había imaginado inicialmente, con abundancia de ecosistemas húmedos y tropicales en el norte de África y sur de Europa, especialmente en las regiones montañosas.

El **Plioceno** se asocia con la intervención de crisis climáticas episódicas, con acentuación de la mediterraneidad, aridez y cierto enfriamiento, además de una notable transgresión marina como consecuencia de la reapertura del Estrecho de Gibraltar. Todos los análisis paleoclimáticos parecen indicar que la doble estacionalidad característica del clima mediterráneo en Europa se define acumulativamente en las crisis fechadas en 3,4-3,3, 2,7-2,6, y 2,4-2,3 Ma, en paralelo a la desaparición de las secuoyas y palmeras, las primeras evidencias de glaciación en el Hemisferio norte y la llegada del mamut y el caballo a Europa occidental (Fauquette *et al.* 1998).

Desde el punto de vista paleoecológico, lo más llamativo del final del Terciario es la particular combinación florística. Así, la evidencia proviene de conjuntos fósiles de *Quercus ilex*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*, *Q. cerris*, *Castanea*, *Acer monspessulanum*, *Carpinus orientalis*, *Smilax*, *Phillyrea*, *Cistus*, *Olea*, *Myrica* o *Pistacia* junto con palmáceas (*Sabal*, *Chamaerops*), lauráceas (*Laurus*, *Cinnamomum*, *Persea*, *Sassafras*, *Oreodaphne*), juglandáceas (*Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Engelhardia*), taxodiáceas (*Taxodium*, *Sequoia*, *Sciadopitys*), rizoforáceas (*Rhizophora*), celastráceas (*Microtropis*), hamamelidáceas (*Liquidambar*, *Hamamelis*, *Parrotia*), nisáceas (*Nyssa*), coníferas (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Cathaya*) y árboles caducifolios (*Fagus*, *Corylus*, *Betula*, *Tilia*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Alnus*) (Wrenn *et al.* 1999). La configuración de los bosques mediterráneos ibéricos se ha visto también fuertemente afectada por los cambios climáticos del **Cuaternario**, que comienza entre 2 y 1,8 Ma. En primer lugar, las glaciaciones provocan extinciones acumulativas, implicando en Europa a *Taxodium*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Diospyros*, *Liquidambar*, *Sciadopitys*, *Myrica*, *Eucommia*, *Nyssa*, *Parrotia*, *Tsuga*, *Symplocos*, *Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya* y *Engelhardia*, entre otros.

En segundo lugar, se produce la contracción episódica (fases glaciares) de las áreas de distribución de las formaciones dominadas por *Quercus*, *Pinus*, *Cedrus* y *Juniperus*, mientras avanzan las vegetaciones helioxerófilas (*Artemisia*, *Ephedra*, poáceas, quenopodiáceas, asteráceas, lamiáceas, etc.). En el seno de los interglaciares, es frecuente el registro de procesos de sucesión polínica como reflejo aparente de una migración diferencial. En el seno de las

fases glaciares, a menudo se hace patente una alternancia estadal-interstadial, caracterizable por variaciones en el grado de cobertura arbórea o por procesos similares a los que caracterizan a los interglaciares.

Como en el resto de Europa, el Cuaternario supone en la Península Ibérica la extinción de muchos taxones que son abundantes y característicos de los bosques del Plioceno. Sin embargo, todo parece indicar que los episodios de extinción no son sincrónicos a los del resto del continente. Las taxodiáceas, por ejemplo, se extinguen a finales del Plioceno, pero *Aesculus*, *Carya*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Ostrya*, *Symplocos*, *Engelhardia* y *Zelkova* sobreviven hasta el Waaliense (1,4-1 Ma: Pleistoceno Inferior) (Postigo 2003). Otros, como *Castanea*, *Celtis* y *Juglans* lo hacen hasta el Holoceno.

Parece ser que buena parte del control de la dinámica climática descrita se debe a variaciones predecibles en dos o tres parámetros astronómicos (Imbrie y Imbrie 1979). Plausiblemente, la influencia de un factor extrínsecamente estresante, como el clima, habría provocado aislamiento geográfico en un buen número de las poblaciones preexistentes. Sin embargo, estamos todavía muy lejos de conocer en detalle la historia cuaternaria de los movimientos migratorios y procesos de expansión de la mayor parte de los taxones mediterráneos (véase Filogeografía, en el apartado 4). Pero más que una marcada extinción taxonómica, lo que provocan los cambios del Cuaternario en relación con los bosques mediterráneos son procesos de redistribución y cambios en la estructura ecológica. Es tan comprensible como determinante que una variación sostenida y considerable en la temperatura global tuviera repercusiones en la disponibilidad hídrica de la región mediterránea, como sucedió en otras áreas subtropicales y tropicales. Es demostrable que, de hecho, la mayor parte de las especies arbóreas y arbustivas desaparecieron de las zonas estrictamente glaciadas y de su entorno periglacial, donde predominaron fenómenos de soliflucción incompatibles con la existencia de un ecosistema forestal. Y también lo es el que estas condiciones de frío generalizado en el norte de Europa fueran coetáneas de un incremento importante de la xericidad en latitudes mediterráneas.

¿Dónde sobrevivieron, entonces, las especies forestales? Desde principios de los noventa, se admite que, durante el último intervalo frío (75.000-10.000), lo hicieron en la región mediterránea, en microclimas asociados a valles profundos dentro de cadenas montañosas y en áreas litorales (Bennett *et al.* 1991). Sin embargo, esta asunción tiene fuertes connotaciones teóricas y lo cierto es que los datos paleobotánicos son insuficientes y, en su mayor parte, se limitan a secuencias tardiglaciares o cubren intervalos demasiado breves dentro del último ciclo climático cuaternario. Desde el punto de vista de la paleogeografía forestal europea, el fenómeno más relevante vendría a ser que en torno al 80% del tiempo cuaternario estaría caracterizado por condiciones glaciares. En otras palabras, la mayor parte de los árboles europeos deberían su supervivencia a la existencia de reservorios meridionales y, en cierto sentido, ésto justificaría contemplar incluso a las especies deciduas como árboles *mediterráneos*.

En el caso de la Península Ibérica, persiste el reto de localización de las zonas de refugio glacial. Hasta el momento, existiendo amplias lagunas geográficas que no han sido sometidas a estudio, las regiones más importantes parece ser que fueron el litoral meridional y las cordilleras béticas (Carrión 2002). Durante este período, el *erg* sahariano estuvo netamente más extendido que en la actualidad, tanto hacia el norte como a través de la franja saheliana e incluso la mayor parte de las áreas mesetarias de la Península Ibérica contemplaron un paisaje estepario dominado por gramíneas, *Artemisia*, quenopodiáceas y *Ephedra*. Sin embargo, los valles intramontañosos de las cordilleras béticas retuvieron poblaciones de especies leñosas mediterráneas (*Quercus ilex-rotundifolia*, *Q. faginea*, *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia-media*, *Olea europaea*, etc.) y

caducifolias (*Corylus avellana*, *Betula celtiberica*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor-glabra*, *Juglans regia*).

En la costa oriental de la Península Ibérica también se han localizado refugios de vegetación termófila a través del análisis polínico de sedimentos de cuevas y abrigos (Dupré 1988, Burjachs y Julià 1994, Carrión *et al.* 2003b). Además de la existencia de bosques dispersos de pinos y encinas con robles, estos ambientes submontanos litorales permitieron en el sureste la supervivencia de coscojares, acebuchares y de las típicas formaciones arbustivas de *Periploca angustifolia*, *Chamaerops humilis*, *Maytenus europaeus*, *Osyris quadripartita*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia*, entre otras especies (Carrión *et al.* 1995, Carrión *et al.* 2003b). A esto se unen algunos análisis antracológicos y paleocarpológicos de la costa malagueña, demostrando la pervivencia glacial del pino piñonero (*Pinus pinea*).

En principio, la existencia de refugios suroccidentales sería defendible sobre la base de la distribución de determinados taxones (elementos iberonorteafricanos o iberotingitanos como *Quercus lusitanica*, *Q. canariensis*, *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*, *Lonicera periclymenum* subsp. *hispanica*, *Ruscus hypophyllum*, *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Genista tridentata*, *Genista triacanthos*, *Thymelaea villosa*, *Halimium alyssoides* y *Davallia canariensis*; Arroyo 1997), pero también por algunos indicadores palinológicos, aunque limitados a secuencias marinas (Sánchez-Goñi *et al.* 2002). Sin embargo, todavía no disponemos de una base de datos corológica y fósil adecuada para probar los posibles procesos de dispersión entre esta región y el norte de África durante las fases de regresión marina del Cuaternario. En cualquier caso, en la Estremadura portuguesa litoral, algunos estudios antracológicos confirman irrefutablemente la supervivencia de poblaciones leñosas para *Olea europaea*, *Quercus spp.*, *Arbutus unedo*, *Buxus sempervirens*, *Erica spp.*, leguminosas, *Pinus sylvestris*, *Prunus spinosa* y *Crataegus* (Figueiral y Terral 2002).

Uno de los modelos de dinámica vegetal asociada con los refugios glaciares asume la intervención de procesos migratorios a larga distancia con el advenimiento del **Holoceno** (Brewer *et al.* 2000). Lo cierto es que dicho modelo se está modificando con la llegada de nuevos datos paleobotánicos o con la reinterpretación de los ya existentes (Willis y Whittaker 2000, Carrión *et al.* 2003b). La cuestión crucial es si las señales polínicas porcentualmente bajas de taxones arbóreos se deben realmente al transporte a larga distancia, o son más bien el resultado de deficiencias en la dispersión o en la producción polínica. Porque si consideráramos los sitios polínicos donde aparecen señales de esa magnitud durante la última fase glacial, la distribución actual centroeuropea habría que explicarla más bien por expansión regional de poblaciones estacionarias que por procesos de migración continental desde un número reducido de poblaciones refugiadas lejos en el sur.

En términos de aislamiento geográfico, el encapsulamiento de especies arbóreas en pequeñas áreas de refugio durante las fases frías del Cuaternario tiene una extraordinaria importancia evolutiva. La distribución de alelos de las poblaciones actuales de muchas especies está relacionada con la posibilidad de que las poblaciones glaciares hayan o no entrado en contacto durante las fases interglaciares, después de la larga interrupción glacial. Los datos filogeográficos obtenidos para el continente europeo apuntan a que los Balcanes y la Península Ibérica habrían sido las regiones más importantes a la hora de definir el proceso de colonización postglacial, pues la Península Itálica habría quedado bloqueada por los Alpes. Esto parece ser cierto para especies vegetales como *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica* y varias especies de *Quercus*, así como para algunos animales como *Ursus arctos* o *Erinaceus europaeus* (Hewitt 2000) (véase Filogeografía, apartado 4).

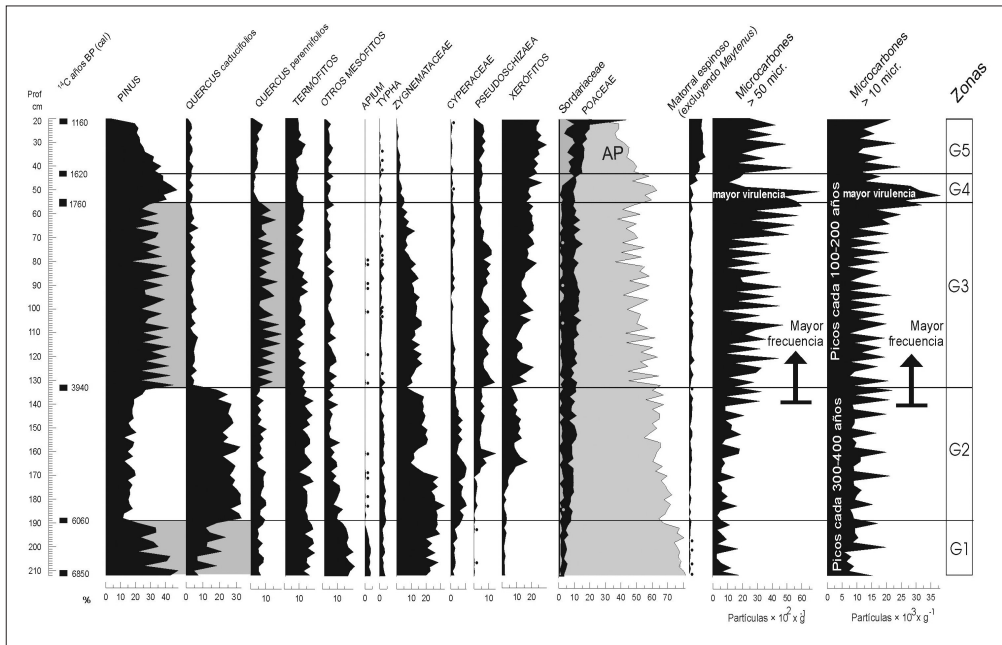


El origen de la distribución actual de los pinos mediterráneos ha sido objeto de fuertes controversias, sobre todo porque algunas interpretaciones tradicionales sostenían el carácter alóctono de especies y poblaciones. Salvador *et al.* (2000) han mostrado la presencia de refugios glaciares para *Pinus pinaster* en el sistema ibérico meridional y en las cordilleras béticas. Estos datos, de nuevo, encajan con la paleodistribución inferida desde los diagramas polínicos (Carrión *et al.* 2000a, Carrión 2003). La amplia distribución de *Pinus halepensis* en España también está relacionada con la existencia de numerosas poblaciones refugio durante el último episodio glaciar (Agúndez *et al.* 1997). El **Tardiglaciar**, o fase de deglaciación (14.000-10.000 BP), en la Península Ibérica supone un gradiente latitudinalmente transgresivo de colonización forestal de quercíneas que se iniciaría en las posiciones más meridionales y alcanzaría los territorios cántabro-pirenaicos en unos 2000-2500 años.

La abundancia de palinogramas para este período durante los últimos años sugiere nuevamente que deberíamos abandonar la hipótesis inicial de migración a larga distancia desde unos pocos refugios en el extremo sur de la Península Ibérica, por otra en la cual habría que hacer intervenir un mosaico añadido de pequeños núcleos dispersos de vegetación leñosa en áreas más continentales y septentrionales.

Este escenario, que implicaría un *puzzle* de vegetaciones glaciares, supone asumir una mayor complejidad en las respuestas a la deglaciación, las cuales habrían sido, en cada caso, muy sensibles a la situación inicial del sistema y a las interacciones ecológicas emergentes con el atemperamiento climático. En ocasiones, más sensibles que a los condicionantes fisiográficos locales, como queda demostrado por la continua dominancia del pino en las vegetaciones forestales del Tardiglaciar y Holoceno de muchos diagramas polínicos de la Iberia oriental y central (Franco *et al.* 2001). De hecho, la gran extensión territorial de los pinares durante el Pleistoceno Superior habría sido un factor de primer orden en la persistencia de los mismos con posterioridad.

Como en otros puntos del Hemisferio Norte, y aunque se desconocen todavía las causas geofísicas de esta catástrofe, se constata en el Mediterráneo ibérico la aparición de una signature polínica para el **Dryas** reciente, pulsación fría que supuso un desplazamiento meridional del frente atlántico entre 10.500 y 10.000 BP, así como la expansión de las formaciones esteparias. Por añadidura, algunas secuencias demuestran la existencia de episodios anteriores de naturaleza similar multicentenario durante los cuatro mil años de la deglaciación wurmiense. Como el Tardiglaciar, el comienzo del **Holoceno** en la región mediterránea peninsular se caracteriza por una enorme complejidad en las respuestas de sucesión forestal al cambio climático. En algunos casos se observan desplazamientos altitudinales de la vegetación controlados por la variación climática multimilenaria, pero el cuadro siempre aparece complicado por la intervención de fenómenos de competencia interespecífica, a veces mediados por la frecuencia y virulencia del fuego (fig. 2.1). El período entre 7500 y 4500 BP representa el óptimo termomesofítico, el mínimo xerofítico, la fase de menor actividad de incendios y, de acuerdo con los indicadores paleolimnológicos, el episodio de niveles lacustres más elevados. Los espectros de variación hidrológica y actividad eólica en el norte de África y Sahel, así como en muchas zonas de clima monzónico, muestran una correlación excelente con la Iberia mediterránea meridional y escasa conexión con los condicionamientos del frente atlántico que determinan un óptimo anterior en varios milenios. La palinología proporciona también pruebas de que el Holoceno peninsular ha estado punteado por cambios climáticos abruptos que han provocado pulsaciones y transiciones rápidas en sistemas hidrológicos y en la distribución geográfica de poblaciones vegetales. La demostración más fiable viene del episodio centrado en 8200 cal BP, cuya correlación es magnífica tanto con el evento frío de Groenlan-



**Figura 2.1.** Diagrama polínico sintético de Gádor (Carrión *et al.* 2003a). Nótese el papel del fuego como modulador directo de los cambios en los elementos dominantes de la vegetación forestal: *Pinus* durante G1, *Quercus* caducifolios durante G2, *Pinus* en competencia con *Quercus* perennifolios durante G3, *Pinus* durante G4. Este fenómeno es particularmente notable en la transición G2-G3. La deforestación en la Sierra de Gádor es primordialmente antropogénica y se inicia hace unos 1600 años, concluyendo en las últimas centurias con la acción roturadora asociada a la minería del plomo.

dia, como con un descenso en los niveles lacustres en las zonas monzónicas de África. Un segundo evento, de carácter más regional y naturaleza aridificante, se observa entre 5200 y 4100 cal BP (Magny *et al.* 2003).

Las respuestas de los bosques mediterráneos a los cambios climáticos abruptos del Holoceno parecen haber sido amortiguadas en la mayor parte del territorio. Sin embargo, en el límite forestal superior de la Sierra de Segura (secuencia de la Cañada de la Cruz, Jaén), se observa que la reactividad pudo ser muy acentuada en áreas de ecotono bioclimático (Carrión *et al.* 2001b). La resolución de los controles del cambio en los ecosistemas forestales mediterráneos forma parte de la agenda de investigación de numerosos proyectos multidisciplinares. En diversas secuencias palinológicas del sureste ibérico, la regresión de los bosques de montaña se presenta como un proceso natural inducido por una tendencia climática aridificante que viene agudizándose durante los últimos 4500-5000 años. Sin embargo, el fuego, influenciado por la aridez y la acción roturadora del hombre, habría sido un factor determinante del *tempo* del cambio en las especies dominantes del bosque durante todo el Holoceno (fig. 2.1). Durante los últimos dos milenios, y plausiblemente antes, la incidencia combinada de fuego y pastoreo habría llevado a muchos ecosistemas forestales más allá de su umbral de vulnerabilidad (Carrión 2001b, 2002, Carrión *et al.* 2003a). Así, por ejemplo, las formaciones oro y supramediterráneas, actualmente dominadas por gramíneas xerofíticas, enebros rastreros, pinos dispersos, arbustos espinosos y especies nitrófilas, representarían un escenario antropogénico (fig. 2.1).

Como en el marco general del Cuaternario, el clima durante el Holoceno ha ejercido un control a largo plazo sobre el cortejo florístico disponible. En nuestra área mediterránea resul-



ta mucho más difícil de demostrar que el clima sea, como se ha asumido demasiado a menudo (de ahí las correlaciones con la climatoestratigrafía de latitudes templado-boreales), el determinante primordial de los cambios de vegetación observados en la escala de milenios y, por lo tanto, merece la pena cuestionarse el interés de la elaboración de mapas de paleovegetación ilustrando la variación de parámetros climáticos sobre la base exclusiva de series palinoestratigráficas. Las propias secuencias polínicas proporcionan elementos de apoyo suficientes para sostener que los desfases en la respuesta de la vegetación al clima, como consecuencia de condicionantes bióticos (inercia, competencia, sucesión), pueden superar el lapso crítico de mil años. Curiosamente, las respuestas de la vegetación pueden producirse en centurias y décadas como reacciones de tipo umbral a la intervención de factores no climáticos (fig. 2.2).

Los avances en la resolución de todos estos problemas pasan por 1) una selección más rigurosa de los puntos de muestreo convencional, basada en la posibilidad de estudiar en alta resolución los depósitos cercanos a los núcleos hipotéticos de refugio glacial y ecotono bioclimático, 2) la formulación de un marco conceptual propio para cada tipo sedimentario basado en protocolos de experimentación tafonómica estandarizados, 3) el incremento en la resolución temporal del muestreo y en la discriminación taxonómica de microfósiles no polínicos, 3) un mayor recurso a los depósitos del fondo oceánico, 4) la utilización complementaria de sedimentos de cuevas y abrigos bajo una estrategia multiseccional con espectros polínicos mediados, y 5) la multiplicación de estudios combinados de polen y macrorrestos sobre coprolitos, paleoletrinas y paleomadrigueras, con el objetivo primordial de compensar los sesgos en favor de las especies de polinización anemófila.

Por su propia complejidad, el tópico de los condicionantes climáticos de la distribución vegetal ha suscitado intensas polémicas en paleoecología. Digamos que, por encima de todo, se trata de un problema de escala, tanto temporal como espacial. En las relaciones con el clima surgen tres problemas esenciales (Carrión 2001). En primer lugar, el cambio climático es un proceso extraordinariamente complejo: las variables climáticas cambian continuamente y, además, pueden no hacerlo de forma simultánea. En segundo lugar, la dinámica vegetal es, a su vez, polifacética e insuficientemente comprendida; de hecho, incluye respuestas a factores no climáticos. Es igualmente crucial la discriminación entre respuesta individual, poblacional o de comunidades. Finalmente, los datos polínicos, la evidencia más consistente de cambio vegetal, no dejan de proporcionar un registro fragmentario y precisan su correlación con otras evidencias paleobotánicas y paleofisiográficas.

En la escala de los procesos macroevolutivos, los cambios climáticos globales han producido eventos de migración, extinción de especies y reorganización de la estructura ecológica (DiMichele *et al.* 2001). Parece que algunos tipos de paleoecosistemas fueron capaces de absorber el estrés climático hasta límites insospechados. Por ejemplo, la respuesta de muchas floras pasadas al advenimiento y la conclusión de fases glaciares estuvo bióticamente condicionada por una gran resistencia a la invasión. En otras palabras, las características adaptativas de los grupos fueron tan importantes o más que el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes después de cada crisis.

Las secuencias palinológicas que cubren los últimos 15000 años han venido también a demostrar un hecho que resulta de enorme trascendencia para la ciencia de la vegetación: la respuesta de las especies forestales al cambio climático ha sido individualista, es decir, la composición florística en un momento dado no está determinada abióticamente, sino que resulta de una conjunción histórica de contingencias físicas y biológicas. Esta conclusión se extrajo inicialmente del estudio de los procesos de dinámica postglacial en latitudes templa-

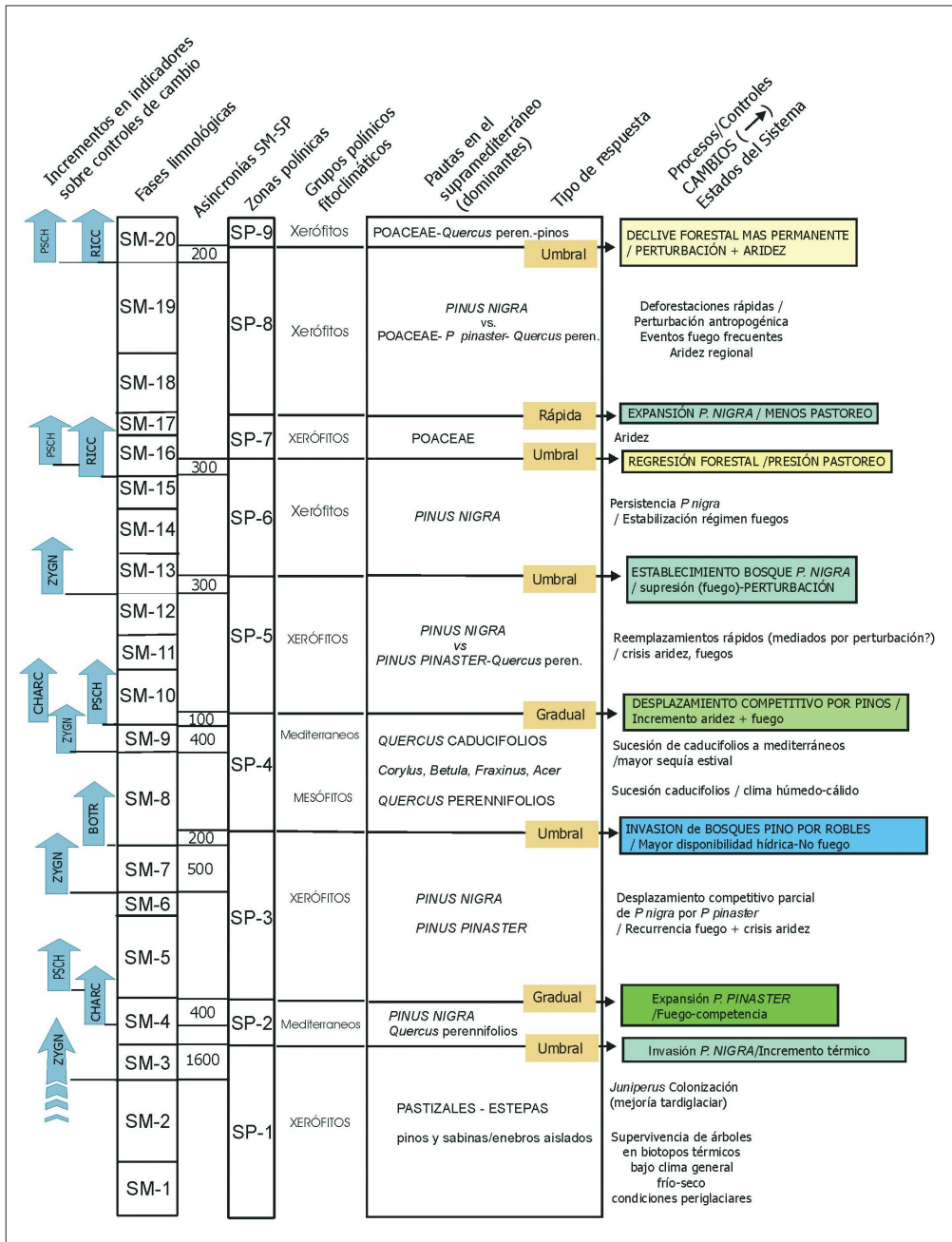


Figura 2.2. Relaciones temporales entre las zonas limnológicas (SM) y polínicas (SP) en la secuencia paleoecológica de la Laguna de Siles, Jaén (Carrión 2002). Hipótesis para los principales procesos y controles de la dinámica vegetal. Las flechas indican incrementos en los siguientes microfósiles: ZYGN=Zygnemataceae, CHARC=microcarbónes, PSCH= *Pseudoschizaea*, BOTR= *Botryococcus*, RICC=*Riccia*. Las líneas basales representan el inicio de las curvas ascendentes de estos microfósiles. Se observa cómo los cambios influenciados climáticamente tienen lugar a menudo como respuestas umbral condicionadas por interacciones competitivas, crisis de aridez, incremento de la disponibilidad hídrica, presión de herbivoría y perturbación por fuego. Los retrasos en la respuesta de la vegetación tienen lugar en la escala de las centurias. Los cambios inducidos bióticamente se observan más en la variación intrazonal que interzonal.

das (Huntley y Birks 1983), pero también resulta aplicable a las bajas latitudes (Carrión *et al.* 2001a).

Los bosques mediterráneos de la Península Ibérica se han modificado continuamente durante el Cuaternario, incluso en los últimos milenios, habiendo tenido lugar un intercambio individualista de especies de forma reiterada. Del mismo modo, la mayor parte de las sabanas no son etapas de degradación de la selva tropical; como los matorrales mediterráneos no lo son necesariamente del bosque de encinas.

Finalmente, los estudios de paleoecología cuaternaria aportan elementos para la discusión de los modelos tradicionales de equilibrio. Fenómenos como el fuego, los animales o el hombre han sido siempre considerados como factores de alteración y cambio negativo o degradante. Sin embargo, todos ellos son la quintaesencia del mantenimiento de muchos ecosistemas. Las sabanas, por ejemplo, oscilan continuamente y a veces lo hacen de forma caótica debido a su propia dinámica interna. Pero persisten y tienen gran resistencia. Para un paleoecólogo no existe, por tanto, nada que pueda ser llamado *bosque en equilibrio*, ni climax como final estable de una sucesión.

### 3. La escala geográfica

#### *Patrones de distribución*

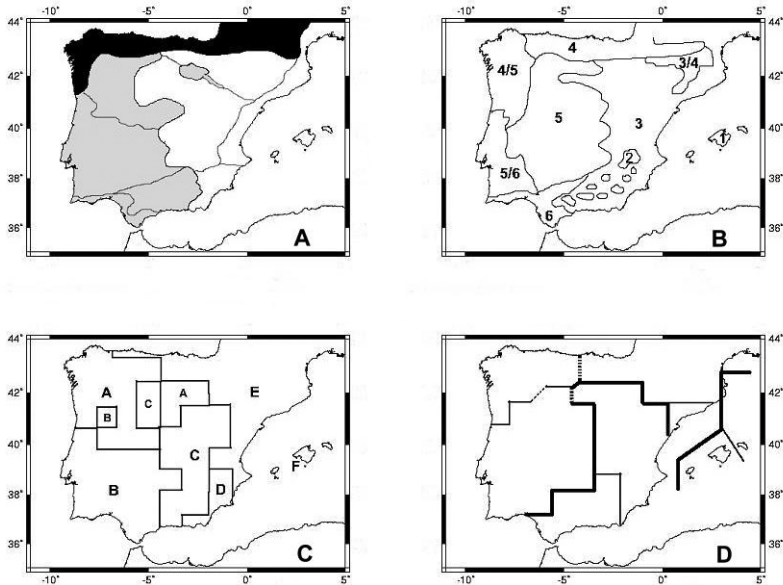
Tradicionalmente, la clasificación de los distintos tipos de distribución de las plantas presenta dos grandes limitaciones. Por un lado, uno de los criterios más ampliamente utilizados es el puramente geográfico, que por su propia naturaleza sólo es aplicable en cada zona geográfica, sobre todo para distribuciones restringidas. Una clasificación exclusivamente geográfica incluiría una diversidad inmanejable de tipos al nivel mundial, desde el momento en que un alto porcentaje de la flora mundial es endémico de alguna provincia florística (véase Takhtajan 1986). Aún así, éste es un criterio ampliamente utilizado, sobre todo para recalcar el nivel de endemismo de un determinado territorio normalmente pequeño (e.g., se estima que el 30% de la flora ibérica es endémica, Pineda *et al.* 2002). Otros criterios se basan en el origen y en el tipo de proceso que determina la distribución actual. Así, se consideran disyunciones, vicarianzas, reliquias, invasoras (éstas son frecuentemente cosmopolitas), que implican un cierto conocimiento de las relaciones taxonómicas, evolutivas e históricas de los taxones implicados (Brown y Lomolino 1998). La asignación de una especie a un tipo de distribución geográfica depende de un buen conocimiento de su corología, esto es, de su área de distribución. Esta asignación puede realizarse con una metodología intuitiva, aproximada, o con herramientas numéricas diseñadas *ad hoc*, asumiendo (Humphries *et al.* 1995) o no (Crovello 1981) las relaciones filogenéticas en el grupo taxonómico, pero no presenta mayores problemas metodológicos. Cuando se trata de conocer, por ejemplo, el grado de relictualidad o vicarianza de toda una flora la situación es más compleja, a menos que se conozcan las relaciones evolutivas de todos sus componentes. Una solución parcial puede consistir en la elección de algunos taxones que se consideren representativos y usarlos como sistemas modelo para probar la existencia de tales procesos biogeográficos (véase más adelante). Por la relativa escasez de estudios evolutivos y filogenéticos sobre nuestra flora, es esperable que existan en la actualidad más trabajos descriptivos y correlativos sobre la distribución de las especies de la flora (o partes importantes de ella), utilizando casi exclusivamente la tipología geográfica.

La obra de mayor alcance que, utilizando una metodología clásica, intuitiva, ha tenido una amplia repercusión en medios académicos botánicos de nuestro país es la síntesis corológica de

Rivas-Martínez (1973). En esta obra el objeto de estudio es más el territorio y su división biogeográfica que los patrones de distribución de las especies. De este modo se han separado dos grandes áreas: la región Eurosiberiana y la región Mediterránea, que a su vez se separan en distintas superprovincias, provincias, sectores y subsectores según la presencia de especies particulares, pero también teniendo en cuenta características edáficas, climáticas y de vegetación de esas áreas. Esta obra ha sido objeto de numerosas modificaciones menores. En función de las características ambientales (suelos, clima, vegetación) de las unidades definidas se hacen ciertas inferencias sobre las relaciones biogeográficas. Dentro de este marco conceptual no ha sido posible avanzar más, de forma que los intentos posteriores se han centrado en 1) utilizar herramientas numéricas progresivamente más sofisticadas, que estandaricen el procedimiento, y 2) en un mejor conocimiento corológico de las especies; esto último es posible en buena medida gracias a una ambiciosa obra en curso sobre nuestra flora vascular (Castroviejo *et al.* 1986-2003) o a bases de datos específicas, como el proyecto *Anthos* (<http://www.programanthos.org/>).

Para los estudios cuantitativos se han empleado análisis multivariantes de especies presentes en territorios y análisis de parsimonia de endemidad. Los análisis de clasificación proporcionan resultados muy intuitivos si se asume que las zonas biogeográficas están encajadas jerárquicamente (McLaughlin 1992), mientras que los análisis de ordenación han sido más útiles para detectar gradientes de cambio florístico, que se han correlacionado con diversas características del medio con objeto de inferir las posibles causas de esa variación (e.g., Myklestad y Birks 1993). Quizás los ejemplos más comprehensivos, dado que los datos se refieren a componentes muy importantes de nuestra flora, son los realizados sobre dicotiledóneas endémicas (Sáinz-Ollero y Hernández-Bermejo 1985), monocotiledóneas endémicas (Moreno Sáiz *et al.* 1998), vasculares endémicas y no endémicas (aunque la lista no es completa debido a lagunas de información corológica, el porcentaje de taxones incluidos es alto; Castro Parga *et al.* 1996) y finalmente una selección de taxones animales y vegetales (García-Barros *et al.* 2002). Prácticamente en todos los casos se encontró una buena correspondencia entre las unidades delimitadas con métodos numéricos y la sectorización de Rivas-Martínez (1973) (fig. 2.3). Las principales diferencias estriban en las unidades de menor categoría y en la representatividad del grupo elegido. Por ejemplo, las monocotiledóneas endémicas representan un número menor y tienen una fuerte concentración taxonómica que probablemente sufra unos efectos filogenéticos importantes. Incluso en este caso los grandes territorios florísticos permanecen inalterados: Iberia occidental, donde predominan los suelos ácidos, frente a la oriental, donde los básicos son característicos, o la singularidad del sureste árido. Las sectorizaciones resultantes de la inclusión conjunta con datos de distribución de especies animales (García-Barros *et al.* 2002) vuelve a ser básicamente congruente con las anteriores (fig. 2.3): las principales unidades biogeográficas (independientemente de su jerarquización) vuelven a ser la cornisa superior no mediterránea (Cordillera Cantabrica y Pirineos, con cierto grado de diferenciación entre ellos) y, dentro del área mediterránea, las mitades occidental y oriental ibéricas (complicadas por la diferenciación de las montañas del sureste árido) y las Islas Baleares.

En otras ocasiones se han realizado análisis biogeográficos cuantitativos utilizando como objeto de estudio sólo las especies de algún grupo taxonómico que puede tener interés desde el punto de vista ecológico, por ejemplo por constituir un componente importante del bosque mediterráneo. Ejemplos paradigmáticos son los brezos (subfamilia ericoideas de la familia ericáceas; Ojeda *et al.* 1998), las genistas y aulagas (tribu citiseas de la familia fabáceas; Gómez-González *et al.* 2004) y las pteridofitas (Márquez *et al.* 1997, 2001, Pausas y Sáez 2000). En estos casos los resultados son difícilmente extrapolables al conjunto de la flora y vegetación mediterráneas de nuestra península, pero son muy interesantes porque son muy dependientes del devenir histórico y evolutivo de estos grupos taxonómicos que, a su vez, son muy repre-

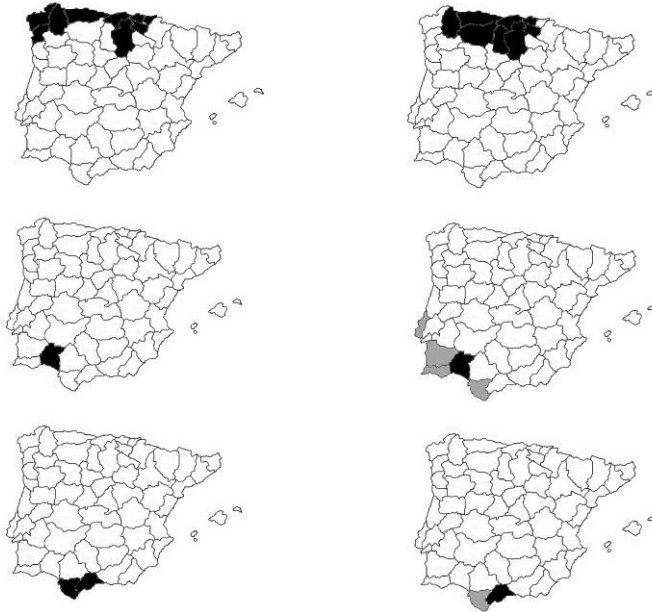


**Figura 2.3.** Sectorización corológica de la Península Ibérica de (A) Rivas-Martínez (1973), (B) Sáinz-Ollero y Hernández-Bermejo (1985), (C) Moreno Sáiz *et al.* (1998) y (D) García-Barros *et al.* (2002). En A se distingue la región Eurosiberiana (en negro) de la región Mediterránea (en gris y en blanco; estos dos tonos representan las dos grandes superprovincias de la región Mediterránea). En B los distintos números representan las grandes regiones/provincias y las fracciones representan zonas de transición. En C los territorios biogeográficos están representados por letras, mientras que en D el grosor de las líneas representa el nivel de en la jerarquía de la sectorización. Para los nombres de los territorios véanse las referencias originales. Nótese la semejanza entre los patrones, tanto en la delimitación de los territorios como en el patrón geográfico de complejidad, que hace aumentar el número de unidades hacia el suroeste peninsular, que es donde se concentra el mayor número de endemismos. Nótese también la semejanza cuando se incluyen taxones animales (D). (Elaborado a partir de las referencias originales).

representativos de los avatares que ha sufrido el bosque mediterráneo en su historia. Estos casos también son útiles para analizar los efectos de ciertas características biológicas y ecológicas propias de estos grupos. A pesar de las diferencias taxonómicas, filogenéticas y de diversidad, algunos de estos casos de estudio muestran una sorprendente semejanza. Así, genistas, aulagas y brezos son muy característicos de ciertos matorrales de degradación y de sotobosques del bosque mediterráneo (brezales y aulagares; Rivas Martínez 1979), muestran su mayor diversidad en la región cercana al Estrecho de Gibraltar (fig. 2.4), suelen convivir y aparecen ciertas características ambientales (climáticas) asociadas a estos patrones de distribución.

En todos los estudios anteriores, independientemente del tipo de metodología que hayan usado, se ha pasado por alto implícita o explícitamente las plantas invasoras, que constituyen también un tipo de distribución. El bosque mediterráneo de nuestra Península, al menos en sus fases más maduras, es, hasta el presente, relativamente resistente a la invasión de plantas foráneas. Más bien somos exportadores de plantas que en otros ambientes mediterráneos del mundo sí han invadido sistemas naturales (Groves y DiCastrì 1991). Las excepciones más notables a esta regla parecen ser los extremos del gradiente ambiental de nuestra vegetación mediterránea: las zonas más húmedas y las más secas son las que realmente sufren más la invasión de plantas foráneas, pero ya nos situamos fuera de los límites ecológicos del bosque mediterráneo. En una flora mediterránea típica como es la de Andalucía Occidental (Valdés *et al.* 1987) el porcentaje de especies exóticas naturalizadas es aproximadamente del 5%, la





**Figura 2.4.** Sectorización biogeográfica mediante análisis de clasificación multivariante de las especies de brezo (subfamilia ericoideas, familia ericáceas; mapas de la izquierda) y de las genistas, aulagas y escobones (tribu citiseas, familia fabáceas; mapas de la derecha). Se han elegido algunos de los territorios florísticos más significativos a partir de la distribución de los brezos y la distribución geográfica de algunos corotipos (conjuntos de especies de distribución similar, en negro los territorios que mejor se ajustan al corotipo) de citiseas, comprobándose su correspondencia geográfica. Modificado a partir de Ojeda *et al.* (1998) y Gómez-González *et al.* (2004).

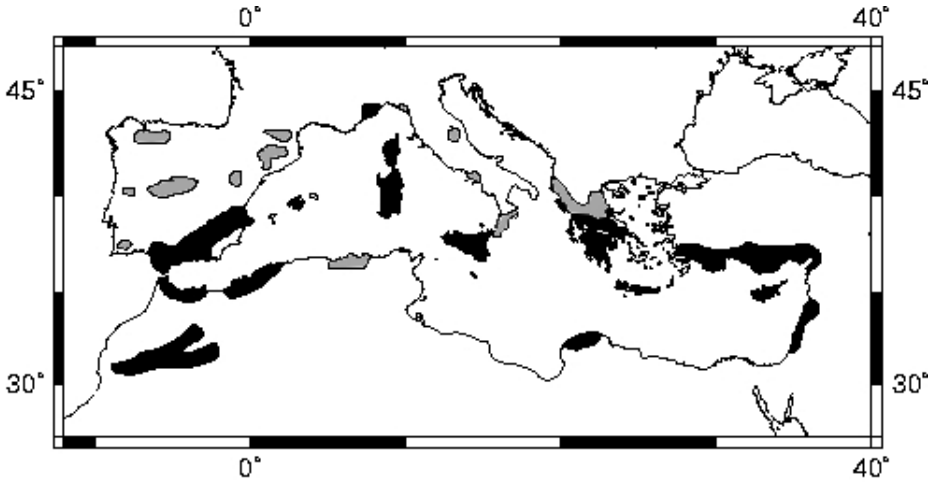
mayoría de origen (sub)tropical americano, y prácticamente ninguna de ellas invade comunidades relativamente conservadas (Arroyo, inédito). Sin embargo, en nuestras islas mediterráneas la tasa de invasión es mayor (8%, Vilà 2001). Están todavía pendientes estudios sobre los patrones biogeográficos (lugares de origen) y ecológicos (invasibilidad de los hábitats) del conjunto de nuestra flora invasora.

### ***Puntos calientes***

Sea utilizando la flora completa o partes de ella (taxones), representativas o no, sea con un análisis intuitivo o con herramientas numéricas sofisticadas, los estudios biogeográficos desembocan casi invariablemente en la descripción y análisis de los patrones de diversidad a escala geográfica. Quizá el más notable de los estudios recientes que usan una metodología tradicional para toda la Cuenca Mediterránea sea el del Médail y Quézel (1997), que disecciona los principales centros de diversidad (*puntos calientes*) con lo que nos sirve para poner en contexto mediterráneo la diversidad de nuestra flora (fig. 2.5).

La asignación de estos puntos calientes de diversidad se realiza en función del número de endemismos y su significación. El resultado no es nuevo para alguien familiarizado con la flora ibérica, pero pone especial énfasis en el carácter mediterráneo de nuestros puntos calientes ibéricos y su relevancia en la Cuenca Mediterránea. Por un problema relacionado principalmente con la amplia escala de estudio, ese trabajo pasa por alto algunos puntos que se han revelado de especial interés. Mientras que el ambiente de las altas montañas, en especial las





**Figura 2.5.** Distribución de los principales puntos calientes de biodiversidad vegetal de la Cuenca Mediterránea. En negro se delimitan los principales puntos calientes y en gris otras áreas de elevado endemismo (modificado a partir de Médail y Quézel, 1997)

calizas, se ha asignado como la principal causa de la diversidad florística y endemismo en la Península Ibérica, algunos puntos de enorme y, sobre todo, diferenciada diversidad han pasado desapercibidos. Un caso especial se refiere a los bosques y matorrales mediterráneos sobre areniscas en la región de ambos lados del Estrecho de Gibraltar (Ojeda *et al.* 2001). En este área ni el sustrato es calizo ni las montañas son altas y aisladas, ni han sido zonas que comparativamente hayan sufrido grandes cambios climáticos durante el Pleistoceno. Su flora está repleta de elementos endémicos y disyuntos (con parientes en zonas más templadas), asociados a suelos pobres en nutrientes y toxicidad por las elevadas concentraciones de aluminio (Ojeda *et al.* 1996). Es interesante que estos elementos sean mayoritariamente plantas leñosas de cierto tamaño (arbustos y arbolillos, en comparación con los hemicriptófitos y caméfitos de las altas montañas calizas; Arroyo 1997, Ojeda *et al.* 2001), por lo que en este caso su relevancia para la diversidad del *bosque mediterráneo* en sentido estricto es más notable.

Otros estudios, con una metodología cuantitativa explícita, han sido mucho más precisos en la identificación de estos *puntos calientes* de nuestra península, pero coinciden en su carácter eminentemente mediterráneo (Castro Parga *et al.* 1996, Lobo *et al.* 2001). Es también notable la semejanza del resultado cuando se incluye la distribución de taxones animales (García-Barros *et al.* 2002).

### **Diversidad y rareza**

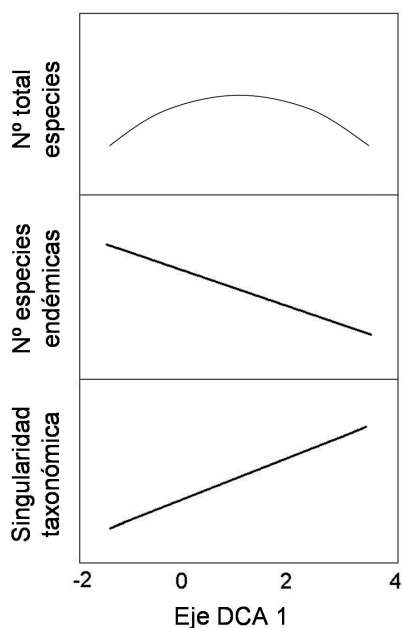
Prácticamente todos los estudios sobre distribución geográfica de la diversidad se basan en la cantidad de especies (sin cualificar) o, a lo sumo, de especies endémicas (cualificadas según su rareza geográfica). Sin embargo, la rareza de las plantas es un concepto con múltiples facetas. Las plantas pueden ser raras por diferentes motivos, algunos de los cuales tienen un significado especial para comprender la historia cambiante de nuestro bosque mediterráneo. Una de las aportaciones más notables a esta naturaleza multifactorial de la rareza se debe a Rabinowitz *et al.* (1986), quienes de forma elegantemente sencilla describieron tres componentes de rareza: además de la distribución restringida, la especificidad del hábitat y el tama-

ño poblacional. A pesar de su aparente simplicidad y aplicabilidad, este análisis no ha sido realizado en nuestra flora, ni siquiera para las especies más propias del bosque mediterráneo (por ej. las leñosas). Esta asignación ofrecería pistas muy interesantes sobre los mecanismos ecológicos que promueven la diferenciación en los puntos calientes. No deja de ser curiosa, por temprana, la nota de Rojas Clemente (1807): “Ya es tiempo de que aspiremos a engrandecerla y hacerla respetar [la Botánica], extendiendo nuestras indagaciones a las latitudes, alturas, exposiciones, temperamento y atmósfera en que vive cada planta, a su organización, propiedades y usos, y, en suma, a cuantas relaciones pueda tener con los demás seres y fenómenos del universo”. Estas indagaciones habrían permitido disponer ya de información útil para analizar los correlatos ecológicos de los patrones geográficos de diversidad y rareza de nuestra flora. Las floras biológicas existentes en algunos países europeos (por ejemplo la serie *Biological Flora of the British Isles*, publicada por la revista *Journal of Ecology*) constituyen un ejemplo a seguir, aunque la diversidad de nuestra flora ibérica (aproximadamente 7500 especies vasculares; Pineda *et al.* 2002) supone un reto adicional.

Más recientemente, de forma independiente, se han sugerido otros componentes de rareza más relacionados con aspectos históricos y evolutivos. La singularidad filogenética (May 1990) ha sido quizás la más exitosa de las nuevas propuestas y ha generado todo un cuerpo teórico-práctico con un objetivo principalmente conservacionista (Humphries *et al.* 1995). Sin embargo, su aplicabilidad se ha visto limitada por la dependencia de la resolución de filogenias de los grupos taxonómicos de cada flora. Aunque el progreso es rápido, nuestra flora cumple este requisito sólo en una parte pequeña. Una posible solución temporal consiste en la utilización de las relaciones taxonómicas como sustitutas de las filogenéticas. Ojeda *et al.* (1995) han utilizado esta aproximación a escala local (comunidades) en los bosques y matorrales de la región del Estrecho de Gibraltar y los resultados parecen concordantes con los obtenidos a nivel florístico (Ojeda *et al.* 2001). En parte porque distintos componentes de biodiversidad suelen covariar. Por ejemplo, singularidad taxonómica y endemismo suelen estar negativamente correlacionados (fig. 2.6).

Los estudios futuros deben incluir más componentes de biodiversidad, por ejemplo qué tipo de rareza geográfica tienen las especies. Es decir, no sólo si son endémicas, sino qué tipos de endémicas (e.g. Favarger y Contrandopoulos 1961), relictas y porciones disjuntas de especies de rango amplio. Otros componentes pueden referirse a aspectos funcionales (Pausas 1999) e históricos (Herrera 1992), a medida que la información vaya estando disponible.

La idea básica es que una flora es tanto más diversa mientras más grupos funcionales de especies contenga. La aproximación funcional más sencilla posible, el uso de tipos biológicos (esto es, de arquitectura de las plantas) parece ser de cierta utilidad, ya que ha mostrado una asociación entre algunos tipos y la probabilidad de rarificación causada por la presión antrópica (Verlaque *et al.* 2001). Aunque queda mucho camino por recorrer, en nuestro bosque mediterráneo Pausas (1999) se ha aproximado a la cuantificación de la diversidad funcional (*sensu* Martínez 1994). De hecho, ha mostrado explícitamente cómo la inclusión de los tipos biológicos y algunas otras características de las plantas (relacionadas con sus resistencia/tolerancia a las perturbaciones), pueden definir los grupos funcionales de nuestra flora. Dado que la definición de grupo funcional es muy dependiente del contexto (del factor ambiental que promueve la función), es un reto pendiente ligar los tipos funcionales tradicionales (tipos biológicos, en respuesta al clima) y otros factores que puedan ser más críticos en nuestra flora (e.g., perturbación). No obstante, debe recalarse que debemos esperar una interacción entre la respuesta funcional a distintos factores. Por ello, propuestas como la de García y Zamora (2003), que sugieren la consideración de la respuesta demográfica a un conjunto de condicio-



**Figura 2.6.** Gráfica esquemática de singularidad filogenética, diversidad de especies y endemismo. Se representan los patrones obtenidos en el estudio de Ojeda *et al.* (1996) al relacionar estos tres componentes de diversidad con un gradiente ambiental (representado por un eje multivariante). En el extremo izquierdo de este eje las condiciones son de suelos pobres en nutrientes, ácidos, y poco profundos, mientras que en el extremo derecho los suelos son profundos, húmedos y más fértiles.

nes ambientales, son especialmente bienvenidas. La presencia de un tipo u otro de estrategia demográfica podría ser considerada como caracterizadora de grupos funcionales. Evidentemente, es prematura la detección de patrones geográficos en estos grupos funcionales, dado que la información disponible es muy fragmentaria.

En cuanto a los componentes históricos, el estudio pionero de Herrera (1992) ha permitido disponer de una base de datos (al nivel de género y sólo para la flora andaluza) que puede utilizarse directamente. En ese estudio se ha propuesto la existencia de dos tipos morfofuncionales y biogeográficos que corresponden a plantas premediterráneas, que evolucionaron antes de la existencia del clima mediterráneo, y plantas que se han diversificado con el clima mediterráneo. En bosques de la provincia de Tánger, similares a los gaditanos, Ajbilou (2001) ha cuantificado la presencia y abundancia de estos tipos, encontrando un buen ajuste a lo esperado: a mayor altitud, en bosques más abiertos (menor cobertura), sobre suelos pobres y ácidos, y con mayor incidencia de fuegos, predominan las plantas de tipo mediterráneo, mientras que las premediterráneas tienden a ocupar el extremo ambiental opuesto. De hecho, las plantas de tipo mediterráneo son mayoritarias (en número y cobertura) en todos los tipos de comunidades leñosas del área, excepto en los lentiscales.

La definición de los grupos funcionales abre una caja de Pandora llena de complejidades cuando incluye las interacciones entre especies: nodos de redes tróficas, de redes de interacciones, antagonistas y mutualistas. Aunque existe un marco teórico para desarrollar estos aspectos, su integración como componentes de biodiversidad es un reto pendiente. Sin embargo, su potencial explicativo sobre el mantenimiento de la diversidad es enorme (Bascompte *et al.* 2003). Un estudio que analiza la variación geográfica en redes de interacciones mutualistas de plantas y polinizadores (Olesen y Jordano 2002), aunque realizado a escala global, pone de manifiesto la alta conectividad de los sistemas mediterráneos. En el caso de las interacciones de frugivoría, el análisis comparado de su estructura ha revelado similitudes con las interacciones de polinización y patrones que se repiten en diferentes tipos de ecosistemas. Los tra-

bajos recientes sobre redes de interacción en hábitats mediterráneos (Jordano *et al.* 2003, Bascompte *et al.* 2003) ponen de manifiesto su gran complejidad a la vez que su semejanza con patrones de interacción de otros ecosistemas como los tropicales. Estas redes se estructuran de forma consistente alrededor de un núcleo de especies generalistas, que interactúan entre sí de forma predominante, al que se añade un número elevado de especies especialistas, que sólo interactúan con las generalistas. Es lo que se denomina un patrón “encajado”, que aparece de forma repetida en interacciones plantas-polinizadores y plantas-frugívoros.

Sería muy interesante conocer en qué medida existen también patrones a escala más reducida. Por ejemplo, cómo cambia el patrón de las redes en respuesta a cambios en las comunidades tras perturbaciones, a través de la posible pérdida de especies clave (*keystone species*) o por efecto de la invasión de especies exóticas (Jordano *et al.* 2003). O cómo influyen los cambios temporales (estacionalidad) en la estructura de estas redes de interacción. Es posible que en medios más estacionales estas interacciones aparezcan más estructuradas, esto es, en forma de grupos de especies más relacionadas entre sí debido a restricciones fenológicas. Por otra parte, es muy poco conocido aún cuál es el papel de la heterogeneidad espacial en la estructura de estas redes de interacción. Podría ocurrir que gran parte de la estructura de la red pudiese ser explicada si grupos de especies que comparten un tipo de hábitat determinado interactúan de modo más intenso que aquéllas que se localizan en diferentes hábitats de un paisaje heterogéneo.

El principal problema de esta aproximación multifactorial a la biodiversidad estriba en su difícil cuantificación. Tanto porque los componentes pueden ser en parte interdependientes (y por tanto redundantes en cierta medida), como porque sus magnitudes suelen medirse en unidades no comparables y porque las relaciones causales de cada uno de ellos pueden ser difíciles de asignar. Quizás por ello, los avances analíticos más profundos a escala geográfica hayan venido con una simplificación forzada de la rareza: rango geográfico de las especies y abundancia de individuos dentro de él (Gaston 1994).

Aunque la descripción y análisis causal de la distribución de la biodiversidad de nuestro bosque mediterráneo no es una tarea alcanzable a corto plazo, dadas las dificultades técnicas y los pocos investigadores dedicados a ello, existen vías para avanzar cualitativamente. Sería necesaria la selección de una serie de tipos de bosque particulares replicados (hasta donde ello sea posible) en los que se pudieran llevar a cabo estudios integrados, cuantitativos e incluso experimentales, sobre los distintos componentes de biodiversidad, las relaciones entre ellos y con los factores del medio.

### **Correlaciones ambientales**

La mayor parte de los estudios que relacionan diversidad y factores ambientales son de carácter ecológico en sentido estricto. En estos casos, la escala espacial de medida es la de comunidad y la variable respuesta alguna relacionada con el número y abundancia de las especies (Rey Benayas 2001 y referencias ahí citadas). Pocos estudios han analizado de forma explícita y cuantitativa qué factores ambientales están asociados a la diversificación o rarificación del conjunto de la flora del bosque mediterráneo, y menos aún tratan de inferir el efecto de los cambios históricos de esos factores. Aunque la teoría predice que a medida que crece la diversidad ambiental (heterogeneidad) debe aumentar la diversidad (número) de especies, esto funciona razonablemente bien a escala geográfica amplia y para las plantas de las zonas donde hay poco endemismo. En áreas de alto endemismo, como muchas de nuestra Península, los factores históricos, no necesariamente relacionados con la heterogeneidad actual, alteran frecuentemente ese patrón (Araujo *et al.* 2001).

En los estudios de carácter no cuantitativo más arriba mencionados sobre los patrones de distribución de nuestra flora se han sugerido qué factores ambientales deben ser los que promueven los procesos de diferenciación. Sin desmerecer los logros de tales aproximaciones, esta orientación está muy limitada porque (1) no discrimina entre causas diferentes que pueden actuar simultáneamente, y (2) no se basa en una aproximación cuantitativa que contraste apropiadamente hipótesis previas sobre las relaciones entre factores ambientales y patrones de distribución; más bien se ha tratado de una interpretación *a posteriori* de las condiciones ambientales de las zonas donde hay más diversidad. Aunque hoy en día nadie puede dudar de los efectos de la altitud o el aislamiento orográfico (que no son lo mismo) en la promoción del endemismo (a causa del aislamiento reproductor y de los refugios pleistocénicos, Médail y Quézel 1999), estos efectos pueden variar entre áreas en intensidad y pueden ocurrir interacciones con otros factores, por ejemplo los edáficos, cuyo efecto individualizado es reconocido también desde antiguo (e.g. Kruckeberg y Rabinowitz 1986).

El estudio cuantitativo más comprehensivo realizado hasta la fecha sobre las correlaciones ambientales de los patrones de distribución de la diversidad de plantas vasculares de la Península Ibérica es el de Lobo *et al.* (2001). Aunque la variable respuesta que analizan estos autores es sólo la riqueza de especies en todas las unidades territoriales de 50 x 50 km (UTM), sin entrar a valorar el tipo de distribución de las distintas especies, encuentran un patrón muy bien definido a esa escala geográfica. La riqueza de especies vasculares está determinada, en orden decreciente de importancia, por la altitud, el sustrato, la heterogeneidad ambiental y, finalmente, el clima. El efecto espacial intrínseco es particularmente débil: no hay influencia directa de la latitud o la longitud. Aunque estos resultados ya habían sido mostrados por otros autores de forma muy intuitiva, el mérito de Lobo *et al.* (2001) estriba en su fino análisis cuantitativo que calibra la contribución relativa de las distintas variables. Así por ejemplo, es de resaltar que más que la altitud máxima de un área, es decisivo el intervalo de altitudes, que debe indicar mejor la existencia de orografías complejas, una situación que promueve la especiación por aislamiento. En otras palabras, un área de la meseta puede tener una altitud elevada, pero su topografía ser plana, su intervalo de altitudes muy reducido y la diversidad de especies baja. Si esto es cierto, debería ponerse de manifiesto mejor si la variable respuesta fuera la diversidad de endemismos locales, algo aún no analizado cuantitativamente hasta la fecha. Ya hace tiempo que se mostró el alto nivel de endemismo de las montañas mediterráneas (Favarger 1972). No debe olvidarse que el estudio de Lobo *et al.* (2001) refleja patrones de riqueza al nivel de toda la Península, por lo que se encontrarán desviaciones locales del patrón. Un ejemplo notable de alta diversidad de especies y endemismo en zonas de relativa baja altitud ocurre en la región del Estrecho de Gibraltar (véase también Castro Parga *et al.* 1996), debido en este caso a aislamiento ecológico (edáfico; Ojeda *et al.* 2001), que en el modelo de Lobo *et al.* (2001) era un factor de segundo orden.

De especial significado es la relación positiva encontrada entre cobertura del bosque y diversidad de especies en las áreas de muestreo de Lobo *et al.* (2001). Esto es más notable aún cuando el bosque es mediterráneo, ya que espacialmente es más complejo que el templado (presenta mayor heterogeneidad ambiental).

Otros estudios que han utilizado herramientas cuantitativas similares se han dirigido a un contexto geográfico o taxonómico más restringido. En estos casos, los resultados son dependientes de ese contexto y difícilmente extrapolables al conjunto de la flora. Sin embargo estos estudios son útiles cuando se realizan en zonas de interés ecológico o biogeográfico particular (e.g., zonas de contacto) o en grupos de plantas de un significado ecológico o histórico-evolutivo especial. En estos casos Lobo *et al.* (2001) predicen que las variables relacionadas

con el clima deben cobrar importancia. Los pocos estudios realizados corroboran esa predicción (Pteridofitas: Márquez *et al* 1997, Brezos: Ojeda *et al* 1988, Genistas y aulagas: Gómez-González *et al.* 2004; plantas leñosas de Galicia: Retuerto y Carballeira 2004). Un reto consiste en la elección de especies modelo, que ejemplifiquen patrones diferentes de distribución, en las que estudiar la influencia de los factores ambientales en su distribución a lo largo de todo su área (por ejemplo *Drosophyllum lusitanicum* para las endémicas del occidente ácido ibérico, Garrido *et al.* 2003).

## 4. Los mecanismos que determinan la distribución de las plantas

### *Filogeografía*

La distribución actual de nuestra flora es un mosaico resultante de los movimientos continuos de sus piezas, las poblaciones de las diferentes especies. Podemos percibir sus cambios de distribución a pequeña escala espacio-temporal, por ejemplo, cuando dunas vírgenes son cubiertas por la vegetación o plantas de matorral invaden pastizales abandonados. Pero los cambios de mayor alcance se escapan de la observación directa y requieren métodos indirectos para su documentación y estudio. Esto es particularmente obvio cuando se trata de la dinámica fitogeográfica a gran escala ligada a cambios climáticos. Este fenómeno es conocido sobre todo en relación con las glaciaciones del Cuaternario, aunque los cambios climáticos han acompañado a la vida en la Tierra continuamente a lo largo de su historia (Willis y Niklas 2004).

La sección 2 (*La escala temporal: aspectos de ecología histórica*) de este capítulo ha descrito cómo la paleoecología contribuye al desarrollo de una imagen cada vez más fundamentada y detallada de los ambientes históricos y de la distribución y dinámica de las especies vegetales en la Península Ibérica. Sin embargo, los estudios basados en el registro fósil son limitados en su alcance por el carácter fragmentario de los hallazgos. Lugares no aptos para la fosilización, organismos que no dejan huellas en el registro o cuyos restos no permiten su determinación taxonómica constituyen problemas tan generalizados como inevitables para la investigación paleoecológica. Además, cualquier proceso evolutivo que no se expresa en cambios fenotípicos reconocibles en el registro fósil pasa desapercibido.

La filogeografía es una disciplina reciente, complementaria a la paleoecología, que ha ampliado considerablemente nuestra comprensión de los ambientes históricos y la dinámica de las especies en ellos (Avice 2000). Basada en herramientas moleculares, la filogeografía identifica e interpreta las señales genéticas que los cambios de distribución geográfica dejan en las poblaciones, más concretamente, en su estructura y diversidad genética y en las relaciones de parentesco de los linajes. Los análisis inferenciales de estos parámetros permiten reconstruir los procesos históricos de expansión, regresión o migración que han producido la configuración de poblaciones que componen el área de distribución de cada especie.

Para poder reflejar los procesos de interés, las herramientas moleculares tienen que ajustarse al contexto geográfico, temporal y taxonómico de los organismos investigados y sus dinámicas. Marcadores muy conservadores dificultan la detección de mutaciones, indispensables para distinguir linajes y reconstruir movimientos migratorios, mientras que marcadores muy variables tienden a esconder los grandes patrones filogeográficos bajo la variación genética causada por múltiples mutaciones posteriores. El modo de herencia de los marcadores moleculares también afecta a la interpretación de los datos. Todos los organismos superiores llevan dos tipos diferentes de ADN en sus células, localizados en el núcleo y en diferentes orgánulos (mitocondrias y, en las plantas, también en cloroplastos). El ADN



nuclear experimenta una recombinación regular, de manera que los progenitores reúnen parte del genoma materno y paterno. Por el contrario, el ADN de los orgánulos suele ser heredado sólo desde uno de los padres (Tabla 2.1). Este modo de herencia uniparental tiene dos importantes ventajas para los análisis filogeográficos: 1) Los linajes son mucho más fáciles de reconstruir, ya que las diferencias entre genotipos son exclusivamente el resultado de mutaciones, no de recombinación. 2) Se pueden identificar sin ambigüedad los linajes maternos. Esto es decisivo en filogeografía, porque la fundación de nuevas poblaciones requiere necesariamente la contribución materna, mientras que el componente paterno depende de plantas ya establecidas para su propagación. En el caso de las plantas superiores, el componente materno es portado por las semillas y el paterno por el polen. Los marcadores más usados en filogeografía se basan por lo tanto en el ADN organular. Éste es un orden de magnitud más conservador en las plantas que en los animales (Tabla 2.1), y su uso estuvo por lo tanto limitado hasta hace pocos años a estudios taxonómicos a nivel interespecífico. Actualmente los estudios filogeográficos siguen siendo mucho más abundantes en animales que en plantas (debido a la mayor mutabilidad del ADN mitocondrial), pero la reciente descripción de marcadores universales ha contribuido a un incremento exponencial de los estudios filogeográficos en plantas en los últimos años (Petit y Vendramin 2004). En muchos casos se están utilizando también marcadores nucleares de gran variabilidad (e.g., AFLP) para detectar patrones filogeográficos de diversidad.

**Patrones filogeográficos en la flora ibérica**

Los grandes cambios climáticos del Cuaternario son el principal factor determinante de los actuales patrones biogeográficos en las regiones templadas del hemisferio Norte. La investigación filogeográfica europea se ha centrado sobre todo en la respuesta de las especies a estos cambios. En este marco geográfico continental, numerosos estudios han documentado el importante papel de la Península Ibérica como uno de los principales refugios glaciales de la flora templada de Europa durante las fases más críticas de las glaciaciones (Hewitt 2000). Sin embargo, muchos de estos estudios no tienen una relación directa con el bosque mediterráneo en sentido estricto, bien porque las especies analizadas no formen parte dominante de él, bien porque no sean especies intrínsecamente asociadas al mismo. Los datos empíricos son por lo tanto limitados y sólo en algunas especies disponemos ya de una visión detallada de su dinámica histórica.

TABLA 2.1.

**Comparación del tamaño y la tasa de mutación de los genomas cloroplásticos (cp) y mitocondriales (mt) en plantas y animales (según Petit y Vendramin 2004)**

	ADNcp	ADNmt plantas	ADNmt animales
Herencia <sup>1</sup>	materna (A) <sup>2</sup> paterna (G)	materna (A) <sup>2</sup> materna (G)	materna
Tamaño (kilobases)	120-217	200-2500	14- >30
Mutaciones silenciosas (por 10 <sup>9</sup> años) <sup>3</sup>	1,5	0,5	20-50
Mutaciones no silenciosas (por 10 <sup>9</sup> años) <sup>3</sup>	0,2	0,1	2-3
Transferibilidad entre especies	universal	universal	baja

<sup>1</sup> A: angiospermas, G: gimnospermas.

<sup>2</sup> Han sido descritas algunas excepciones aisladas.

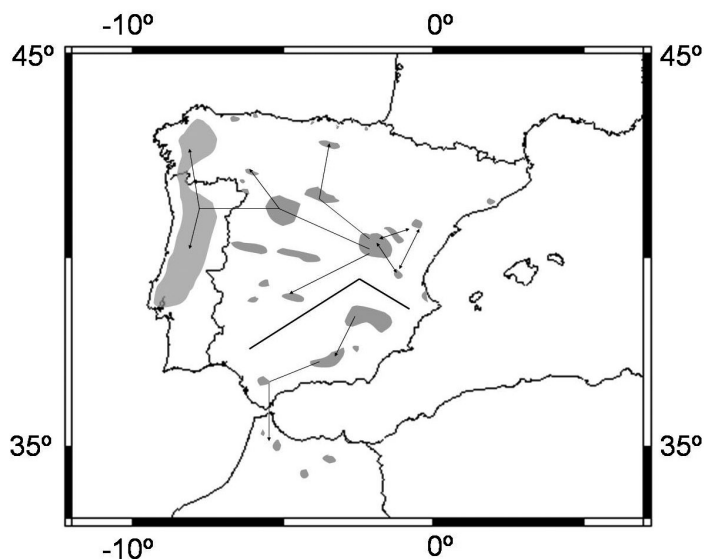
<sup>3</sup> Las mutaciones silenciosas se refieren a cambios de bases en un sitio definido del ADN que no afectan el fenotipo del organismo (y supuestamente no experimentan selección natural), mientras que las mutaciones no silenciosas causan cambios fenotípicos.

Generalmente, los patrones filogeográficos de la flora y fauna ibéricas se pueden dividir en dos grandes grupos, según la localización de la distribución de los refugios de las especies durante los máximos glaciales. Por un lado, los taxones naturales del bosque mediterráneo parecen haber estado restringidos en su mayoría a enclaves costeros localizados en el Mar Mediterráneo y/o el Océano Atlántico, desde donde se expandieron de nuevo hacia el centro peninsular y el sur de Francia según las condiciones climáticas iban mejorando. Varias especies tuvieron una distribución disyunta durante el periodo pleniglacial y las poblaciones de los diferentes refugios divergieron hasta formar linajes distintos. Éstos volvieron a encontrarse posteriormente en el centro de la Península, donde en muchos casos se puede identificar todavía una zona bien definida de mezcla. Este es el caso en la encina (*Quercus ilex/rotundifolia*), el pino resinero (*Pinus pinaster*) y el acebuche (*Olea europaea*), tres especies emblemáticas del bosque mediterráneo, presentadas a continuación en más detalle. Una división entre dos linajes principales procedentes de refugios en el noroeste y el suroeste peninsular aparece también en el conejo común (*Oryctolagus cuniculus*), un animal cuya distribución cosmopolita actual hace olvidar fácilmente que es un componente natural y originario de los bosques mediterráneos ibéricos (Branco *et al.* 2002). Los lugares concretos de los refugios glaciales varían según la especie y a menudo son difíciles de identificar. El laurel (*Laurus nobilis*) parece haber sobrevivido al último máximo glacial a lo largo de la costa atlántica y en la región del Estrecho de Gibraltar (Arroyo-García *et al.* 2001), conservando posteriormente su estructura filogeográfica porque, al contrario que muchas otras especies, experimentó una expansión postglacial muy limitada. La flor de Santiago, *Senecio gallicus*, sí se expandió desde su refugio en el extremo suroeste de la Península y recolonizó el centro peninsular (Comes y Abbott 1998). Este último caso destaca porque se trata de una planta anual, forma biológica muy característica de la flora mediterránea, mientras que la filogeografía se ha dedicado hasta ahora mayoritariamente a las plantas leñosas.

Encina (*Quercus ilex/rotundifolia*): Nuestros conocimientos sobre la filogeografía de esta especie de distribución casi circummediterránea se deben principalmente al estudio de Lumaret *et al.* (2002), un trabajo modelo para ilustrar cómo los análisis filogeográficos pueden ayudar a explorar una gran diversidad de procesos históricos. Según estos autores, la encina tiene su origen en el este del Mediterráneo, de donde se expandió durante el Terciario por el lado norte del Mar Mediterráneo hasta la Península Ibérica y el noroeste de África. Al igual que muchas especies de los bosques templados, las poblaciones de encina se dividen en tres linajes distintos ligados a las tres grandes penínsulas del norte mediterráneo (Iberia, Italia y los Balcanes), seguramente como resultado de la persistencia continua de poblaciones de encina en cada una de ellas durante las oscilaciones climáticas del Cuaternario. Además, al contrario que muchas otras especies, para la encina sí está documentada la existencia de refugios glaciales independientes en el norte de África. Las poblaciones africanas constituyen un linaje parecido, pero claramente distinguible, al linaje ibérico. Podría parecer sorprendente esta discontinuidad a través del Estrecho de Gibraltar - manifiesta también en el alcornoque (*Quercus suber*; Tuomi y Lumaret 1998) - ya que las bellotas de ambas especies suelen ser dispersadas regularmente sobre grandes distancias por el arrendajo (*Garrulus glandarius*; Gómez 2003 y referencias citadas). Por tanto, algún evento de colonización podría haber ocurrido a lo largo de los muchos milenios del Cuaternario. Sin embargo, ni siquiera los mismos arrendajos parecen haber experimentado un intercambio genético notable a través del Estrecho, ya que el sur de España y el norte de Marruecos albergan distintas subespecies, claramente diferenciadas. Igual que el Estrecho de Gibraltar en el sur, los Pirineos dificultaron los movimientos migratorios de la encina en el norte de la Península. Las poblaciones ibéricas sólo consiguieron rodear esta cordillera por el este y avanzar hasta el valle del Ródano, mientras

que los encinares que hoy crecen en el suroeste de Francia provienen de una colonización desde Italia. Finalmente, Lumaret *et al.* (2002) identificaron varios genotipos fuera de su área como probable resultado de plantaciones humanas. Este fue el caso en varios puntos de Italia, mientras que los autores encontraron plantas de origen portugués en un encinar francés plantado hace varios siglos y árboles de probable origen catalán o francés en Andalucía y el extremo norte de Marruecos.

Pino resinero (*Pinus pinaster*): Siendo un típico representante de los pinos mediterráneos, el pino resinero está distribuido de forma natural por el oeste de la Cuenca y es uno de los árboles más plantados en la Península Ibérica. Tres recientes estudios filogeográficos permiten una visión detallada de la historia Cuaternaria de esta especie (Burban *et al.* 1999, Salvador *et al.* 2000, Burban y Petit 2003). El área de distribución está claramente dividida en tres linajes principales que indican la persistencia de poblaciones durante la última glaciación en Italia y el sur de Francia, en España y el oeste de Francia y en Marruecos. Dentro de la Península Ibérica, la estructura genética de poblaciones apunta a dos refugios glaciales localizados en el sur y en el este de España. La fig. 2.7 muestra su expansión después del último máximo glacial e indica que las poblaciones del este de España fueron las más exitosas en recolonizar el centro y oeste de la Península, así como Francia occidental. Marcadores moleculares de diferente modo de herencia (véase Tabla 2.1) revelaron la existencia de flujo génico a través del Estrecho de Gibraltar mediante polen, aunque no se encontraron señales de flujo mediante semillas. Este flujo génico podría tener un papel importante en relación con una plaga del pino resinero: el homóptero *Matsucoccus feytaudi* es un parásito específico del pino resinero que procede del norte de Africa. Las poblaciones marroquíes son más o menos resistentes, mientras que el insecto causa graves daños en el norte de España, en Francia e Italia. Es interesante que las poblaciones andaluzas (procedentes del refugio meridional) sufran bastante



**Figura 2.7.** Distribución actual y migraciones postglaciales del pino resinero (*Pinus pinaster*) en la Península Ibérica (adaptado según Critchfield y Little 1966 y Salvador *et al.* 2000). La línea gruesa marca la frontera entre los dos linajes procedentes de refugios glaciales situados en el sur y el este peninsular y las flechas indican procesos de colonización inferidos a partir de los datos moleculares.

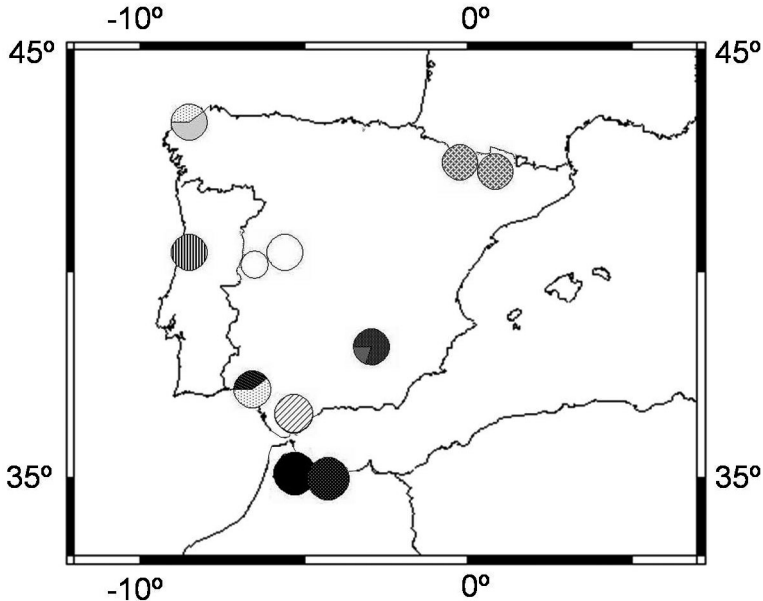
menos esta plaga y parezcan casi tan resistentes como las poblaciones de Marruecos. El flujo génico a través de polen podría haber contribuido a aumentar la resistencia de las poblaciones andaluzas (Burban y Petit 2003).

Acebuche y olivo (*Olea europaea*): Es tal vez el taxón más emblemático de la Cuenca Mediterránea, aunque su distribución geográfica natural es mucho más amplia e incluye núcleos en Macaronesia, todo el norte y el sur de Africa, Arabia y hasta en China. La Cuenca Mediterránea alberga la subespecie *O. europaea* subsp. *europaea*, el ancestro del olivo cultivado. Los acebuches procedentes del este y del oeste mediterráneo muestran una diferenciación genética muy marcada. El flujo génico (vía semillas) entre estas dos regiones debe por lo tanto haber sido extremadamente reducido, al menos a lo largo del Cuaternario (Besnard *et al.* 2002, Lumaret *et al.* 2004). La importante diferencia genética entre los linajes orientales y occidentales de la Cuenca Mediterránea permite la reconstrucción de un proceso interesante: los hallazgos arqueológicos indican que la domesticación del olivo a partir del acebuche silvestre comenzó en el Oriente Próximo y se expandió posteriormente hacia el oeste (Zohary y Spiegel-Roy 1975). Los análisis filogeográficos de variedades silvestres y cultivadas han revelado recientemente que la expansión involucró también las variedades de cultivo, de forma que la mayoría de los olivos cultivados hoy en la Península Ibérica pertenecen a linajes procedentes del este mediterráneo (Besnard *et al.* 2002, Lumaret *et al.* 2004). Hoy, los antiguos olivos asilvestrados y los acebuches silvestres de origen autóctono crecen frecuentemente juntos y es imposible distinguirlos a simple vista. Los análisis genéticos sí revelan su origen, lo que se ha usado para documentar el ámbito autóctono de poblaciones que crecen fuera de la zona mediterránea, en el norte de España (Vargas y Kadereit 2001). Un aspecto más relevante en términos de conservación de recursos genéticos es el hecho de que el amplio cultivo de olivos, con su abundante producción de polen, haya afectado profundamente la composición genética de las poblaciones silvestres de acebuche en casi toda la Cuenca Mediterránea (Lumaret y Ouazzani 2001). Esto es de especial importancia, porque los acebuchares asilvestrados procedentes de linajes cultivados suelen ser menos diversos genéticamente que las poblaciones verdaderamente autóctonas, debido a la selección humana durante la domesticación (Lumaret *et al.* 2004). La detección y conservación de poblaciones de acebuche no afectadas por flujo génico desde cultivos es por tanto de gran importancia, tanto para la conservación de esta especie como para la creación de nuevas variedades de cultivo.

El otro gran grupo de patrones filogeográficos reúne los linajes distribuidos principalmente por las sierras y montañas de la Península Ibérica y que tanto caracterizan a nuestra flora, al ser muchas de ellas endémicas (véase apartado 2.3). Al contrario que las especies citadas anteriormente, que experimentaron migraciones horizontales con fuertes expansiones y reducciones de su rango geográfico, las especies de este grupo respondieron a los grandes cambios climáticos del Cuaternario principalmente con migraciones altitudinales: bajando cuando disminuyeron las temperaturas y subiendo a comienzo de los periodos interglaciales. Las distancias de migración de estas especies y la correspondiente extinción de sus poblaciones locales han sido mucho menores que en las especies del primer grupo. Aunque una datación absoluta a partir de datos genéticos suele ser muy difícil, existen indicios de que algunas especies de las montañas ibéricas cuentan con poblaciones cuya distribución no ha cambiado sustancialmente desde el Terciario (hace más de 1,8 millones de años; Gómez y Lunt 2004). En otras palabras, estas poblaciones son por lo menos dos órdenes de magnitud más antiguas que cualquier población de plantas o animales en el centro y norte de Europa. La gran persistencia y el tamaño típicamente pequeño de estas poblaciones han favorecido la deriva genética y la posterior formación de linajes endémicos, con fenómenos de especiación, ligados a los respectivos sistemas montañosos. Este elevado nivel de diferenciación genética y endemismo

local es muy característico de las montañas mediterráneas en general y las ibéricas en particular (Favarger 1972, Petit *et al.* 2003, Gómez y Lunt 2004). Por ejemplo, el pino silvestre (*Pinus sylvestris*) mantiene poblaciones en diferentes montañas de la Península cuyo aislamiento ha dado lugar a la formación de varias subespecies endémicas (*P. s. catalaunica* y *pyrenaica*: Pirineos, *P. s. iberica*: Sistema Ibérico, Sistema Central y norte de Portugal, *P. s. nevadensis*: Sierra Nevada y Sierra de Baza). Este grado de diferenciación genética tan marcado sugiere que se trata probablemente de refugios pre-pleistocénicos, ligados a las fases más áridas de finales del Terciario en el Mediterráneo (Sinclair *et al.* 1999, Soranzo *et al.* 2000). El arraclán (*Frangula alnus*) presenta igualmente núcleos de distribución muy diferenciados a través de la Península. Los más meridionales pertenecen a una subespecie endémica, *F. a. baetica*, de porte arbóreo y aspecto completamente diferente a sus congéneres en el norte de España. El grado de aislamiento es de tal dimensión que los arraclanes de Galicia son más parecidos genéticamente a las plantas de los Balcanes y hasta de Siberia que a sus congéneres andaluces (fig. 2.8; Hampe *et al.* 2003). El caso del laurel (*Laurus nobilis*, mencionado más arriba) y el de su único congénere (*L. azorica*, de Macaronesia y oeste de Marruecos) parece representar un caso históricamente similar.

Gracias a su extraordinaria antigüedad, las poblaciones de plantas y animales en las montañas ibéricas constituyen modelos idóneos para estudiar procesos de especiación (Paulo *et al.* 2003, Gómez y Lunt 2004). Un caso extremo de estabilidad taxonómica lo presenta el geófito *Androcymbium gramineum*, que crece en Almería y el norte de Marruecos. Aunque no es una especie montana en sentido estricto presenta muchos paralelismos con otros organismos de este carácter. Según un reciente análisis filogeográfico (Caujapé-Castells y Jansen 2003),



**Figura 2.8.** Distribución de clorotipos (variantes del ADNcp) en diferentes poblaciones del arraclán (*Frangula alnus*) localizados a través de la Península Ibérica. El tamaño de los círculos indica el número de individuos analizados por población y los diferentes trazados representan los 10 clorotipos detectados. Cada núcleo de poblaciones, típicamente un sistema montañoso, cuenta con un clorotipo propio. El alto nivel de diferenciación observado en el conservador ADN cloroplástico indica que los diferentes núcleos analizados no han experimentado prácticamente flujo génico entre ellos durante muchos milenios.

*Androcymbium* está presente en el sur de España desde hace unos 11 millones de años y se expandió hacia Marruecos durante una fase de desecación del Mar Mediterráneo en el Mioceño, hace unos 4,6-4,9 millones de años. Aunque completamente separadas desde la apertura final del Mar Mediterráneo, las poblaciones no muestran prácticamente ninguna tendencia hacia la especiación. Un extremo opuesto lo presenta el género *Armeria* en Sierra Nevada, donde varias especies han llegado a hibridar al entrar en contacto durante sus migraciones altitudinales y han producido nuevos taxones estables (Gutiérrez-Larena *et al.* 2002). Finalmente, también en las especies de las montañas ibéricas han ocurrido migraciones horizontales y se han descrito patrones complejos y muy variados resultantes de eventos de colonización y diversificación (Vargas 2003). Es evidente que las tendencias de la especiación son muy diferentes en los distintos linajes, dependiendo de su constitución genética, barreras al cruzamiento, etc.

La diversidad de patrones filogeográficos es mucho mayor en el Mediterráneo que en el resto del continente europeo, su reconstrucción es mucho más difícil y es más dependiente del contexto taxonómico y geográfico de los organismos (Gómez y Lunt 2004). Los movimientos de las especies deben haber sido comparativamente más lentos, ya que el efecto de las glaciaciones debió ser más suave. La orografía de la Península destaca por su complejidad, con montañas de diferente orientación y aislamiento, y en otras ocasiones con una variedad de puentes y barreras biogeográficas, con lo que las oportunidades para la diferenciación fueron mucho mayores. El rápido incremento de los estudios filogeográficos revela una enorme diversidad de patrones, y hoy por hoy no se ha analizado prácticamente si esta aparente diversidad se debe sobre todo a procesos aleatorios o si es posible detectar patrones de mayor generalidad relacionados con las características biológicas de las especies (Vargas 2003, Gómez y Lunt 2004). La filogeografía es una disciplina muy joven y aún le quedan muchas cuestiones pendientes. Por ejemplo, es notable que el papel del norte de África como refugio glacial permanezca escasamente explorado, incluso en los estudios ya realizados en especies en las que era previsible encontrar algún refugio allí (e.g., *Calluna vulgaris*: Rendell y Ennos 2002, *Ilex aquifolium*: Rendell y Ennos 2003, *Alnus glutinosa*: King y Ferris 1998). En la Península, la exploración del área del Estrecho de Gibraltar permanece como uno de los retos a perseguir en futuros estudios filogeográficos, dado su destacado papel como área de refugio, puesto de manifiesto tanto por las condiciones climáticas actuales como por las numerosas especies relictas que alberga la zona (Hampe y Arroyo 2002, Mejías *et al.* 2002, Arroyo *et al.* 2002b). Otra línea casi inexplorada es la filogeografía de las interacciones entre especies. Aunque las especies suelen responder de manera individualizada a los cambios climáticos, no actúan independientemente de su entorno biótico y, sobre todo, las interacciones estrechas podrían dejar una huella en el registro filogeográfico. El caso del pino resinero y su plaga (Burban *et al.* 1999, Burbán y Petit 2003) ilustra como la filogeografía puede ayudar a comprender mejor el origen y la evolución de las interacciones entre diferentes organismos. Asimismo, la filogeografía del ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) en Europa sigue un patrón muy similar al del avance-retroceso de especies forestales dominantes (Michaux *et al.* 2003), que probablemente hayan determinado las condiciones ecológicas necesarias para la expansión de este ratón. A escala más reducida, el corzo (*Capreolus capreolus*), muestra una alta diferenciación genética en las sierras del sur de Cádiz (Lorenzini *et al.* 2003), uno de los refugios más seguros para el bosque mediterráneo en el Pleistoceno y donde el corzo encuentra sus poblaciones más meridionales. El lince ibérico (*Lynx pardinus*) presenta un caso similar, aunque más dramático por su reducido área de distribución y su estado crítico de conservación (Johnson *et al.* 2004). El último reto, y tal vez el más grande, es la continuada integración de filogeografía y paleoecología. Los problemas conceptuales y empíricos inevitables de cada una de las dos disciplinas (en el caso de la filogeografía, por ejemplo, la datación de los procesos históricos a



partir de datos genéticos o la incapacidad de analizar poblaciones ya extintas), requieren la interpretación conjunta de la información disponible para alcanzar la mejor comprensión posible de los ambientes históricos y sus huellas actuales.

### *Procesos de regeneración poblacional*

Los anteriores patrones filogeográficos deben ser el resultado de procesos demográficos sobre muchas generaciones de organismos. Hemos comprobado que algunos de esos estudios demuestran la existencia de áreas aisladas que han actuado como refugios para diversas especies. Las plantas de los refugios ofrecen oportunidades únicas para estudiar los mecanismos responsables de la reducción/expansión de área. El caso ideal es el de especies que muestren porciones de su distribución sin restricción y otras con carácter relictivo y fuertes restricciones ambientales actuales, porque las comparaciones están libres de los efectos filogenéticos que impone la especiación. Es aquí especialmente importante ser cauto y no inferir un proceso de restricción a partir de un patrón de distribución disyunta en el sur, tan común. Sirva como ejemplo el caso del haya (*Fagus sylvatica*), con poblaciones disyuntas y marginales en la Península Ibérica con respecto a un área casi continua en Europa, pero que es un recién llegado a nuestro territorio (hace no mucho más de 2000 años, Petit *et al.* 2001), al menos durante su última expansión. Con esta precaución, los estudios demográficos sobre regeneración en situaciones contrastadas pueden ser muy ilustrativos sobre el efecto de las condiciones climáticas cambiantes, aunque debe decirse que las especies arbóreas son especialmente reacias a estas aproximaciones, porque a los investigadores les suele faltar los medios necesarios para plantear estudios a un plazo suficientemente largo.

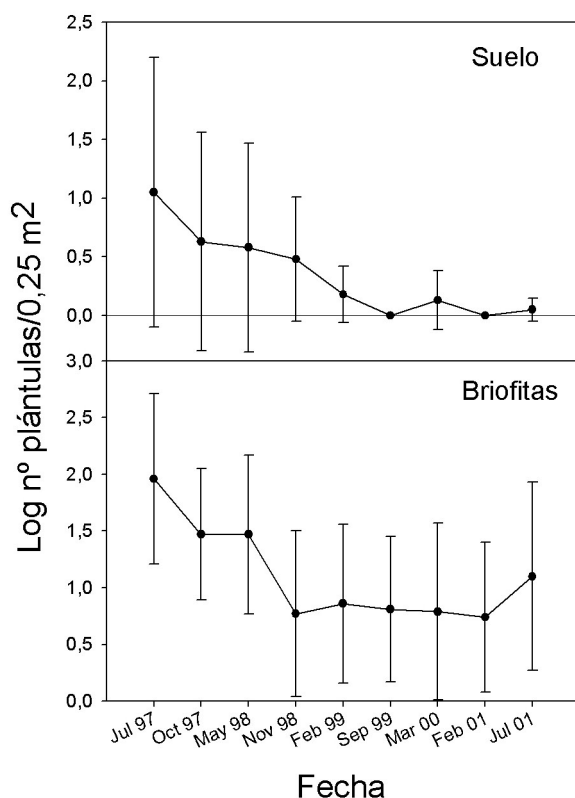
Entre las plantas leñosas de nuestra flora hay dos tipos básicos de relictos según el factor ambiental más limitante y según la época geológica en que se produjo la mayor restricción. Dado que la datación absoluta de los procesos filogeográficos es incierta, hay que recurrir al registro fósil, cuando es suficientemente completo, o a inferencias basadas en la ecología y distribución actual. Por un lado las especies que vieron restringida su área a finales del Terciario en respuesta a la sequía a que se vio sometida la Cuenca Mediterránea (véase apartado 2) suelen ser plantas circummediterráneas que han visto mermadas sus poblaciones a sólo unas pocas áreas, suelen tener hoja ancha, lauroide, indicativa de unas condiciones climáticas húmedas y cálidas. En la actualidad hay una serie de especies que cumplen esos requisitos, y que suelen mostrar mayor restricción del área en el mediterráneo occidental (aunque a veces llegan hasta Macaronesia) que en el oriental y la cuenca del Mar Negro (Denk *et al.* 2001). A veces ha habido un proceso de especiación asociado al aislamiento. Como ejemplos se pueden citar *Laurus nobilis* (y *L. azorica* en Macaronesia y N de África), *Prunus lusitanica* (y *P. laurocerasus* en el Mediterráneo oriental), *Rhododendron ponticum* (con distintas subespecies en los dos extremos), o distintas especies de *Hedera* (Vargas *et al.* 1999). En mayor o menor medida, todas estas especies se caracterizan por estar presentes en hábitats de elevada humedad ambiental (una notable excepción es *L. azorica* en el N. de África; F. Rodríguez-Sánchez y J. Arroyo, observación personal). En segundo lugar, otras especies relictas están más determinadas por la temperatura, o sus efectos asociados, y aparecen refugiadas en zonas de montaña. Normalmente indican restricción ligada a los cambios debidos a las glaciaciones. De hecho estas especies suelen mostrar un patrón de restricción de norte a sur. Esta restricción es más reciente y no suele estar tan asociada a un proceso de especiación. La lista de ejemplos es mucho más larga y suele incluir muchos árboles y arbustos de nuestras montañas medias y altas: *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Taxus baccata*, *Viburnum lantana*, *V. opulus* y, sobre todo, rosáceas (*Prunus* spp., *Sorbus* spp.). Hay que hacer notar que esta clasi-

ficación ecológica y biogeográfica de los relictos tiene cierta artificialidad, como casi todas las clasificaciones, ya que las plantas no responden a factores ambientales aislados y a que el momento de la restricción puede ser doble: a final del Terciario y además en las fases glaciales del Cuaternario. Esto puede ser ilustrado con el caso del arraclán (*Frangula alnus*) y quizás el del acebo (*Ilex aquifolium*), que muestran un patrón de rarefacción N-S pero que también presentan importantes refugios en el E de la Cuenca Mediterránea y la del Mar Negro. Aunque no se dispone de datación absoluta de todas sus restricciones, se sabe por registro fósil que sufrieron algunas en los períodos glaciales, pero el grado de diferenciación genética, al menos en el arraclán (Hampe *et al.* 2003), hace pensar en un proceso anterior (Terciario) de aislamiento en el Mediterráneo (véase apartado 2).

Conocer el factor ambiental crítico para estas especies implica experimentación. La anterior clasificación puede ayudar a la hora de diseñar los experimentos que demuestren esa restricción. Pero son pocas las especies en las que hay datos observacionales, y menos aun experimentales, sobre tales factores limitantes, en un contexto geográfico, aunque empieza a haber estudios prometedores.

Los relictos de tipo húmedo *Rhododendron ponticum* y *Frangula alnus*, en refugios del sur de Cádiz (Parque Natural Los Alcornocales), muestran claramente que la disponibilidad de agua es el factor más limitante, eliminando literalmente la progenie de cada año, incluso en años considerablemente húmedos, como la reciente serie 1998-2004. En el caso de *Rhododendron* éste parece ser de hecho el único factor importante (Mejías *et al.* 2002): las plantas, que son genéticamente autocompatibles, producen una gran cantidad de diminutas semillas viables, que germinan en alto porcentaje, tanto en laboratorio como en el campo, pero mueren invariablemente cada año (fig. 2.9). La persistencia de la especie parece depender de una intensa regeneración vegetativa a partir de una gran cepa, tras una perturbación (por ejemplo la eliminación de *toda* la biomasa aérea por una sequía), y en parte por una cierta capacidad de multiplicación vegetativa (Erfmeier y Bruelheide 2004, Mejías *et al.* 2004). Sin embargo no se debe descartar que existan períodos muy ocasionales de reclutamiento sexual de nuevos individuos que escapen a nuestra observación, sobre todo dada la gran longevidad de estas plantas (imposible de conocer por el intenso rebrotamiento, pero algunas ramas han llegado a mostrar más de 100 anillos de crecimiento; M. Clavero y R. Gavira, datos inéditos). Asumir una edad de centenares de años y una fuerte capacidad de regeneración vegetativa nos llevaría a suponer una dependencia de cambios climáticos en ciclos de varios siglos, lo cual no es descabellado. En su área oriental, mucho menos restringida, *R. ponticum* parece prosperar sin grandes problemas, fundamentalmente por multiplicación vegetativa (Erfmeier y Bruelheide 2004). De hecho constituye un serio problema para las plantaciones forestales, ya que inhibe el crecimiento de los brinzales de éstas (Esen y Zedaker 2004). Aunque la actual distribución natural de la especie no se aleja mucho del Mediterráneo y el mar Negro, es notable que se haya convertido en una invasora en regiones templadas de Europa Occidental. En esos lugares, donde la limitación hídrica es menor o nula, la planta se expande y coloniza nuevos lugares también tanto por multiplicación vegetativa como por reproducción sexual (Cross 1975, 1981, Erfmeier y Bruelheide 2004), aunque una vez que llega a un sitio nuevo el medio principal de invasión de la comunidad es por acodo (multiplicación vegetativa, Nadezhdina *et al.* 2004).

Los estudios sobre la regeneración de *Frangula alnus* en poblaciones de refugio frente a poblaciones templadas de recolonización ofrecen uno de los mejores ejemplos de dinámicas aparentemente muy diferenciadas, en consonancia con el estatus de las poblaciones. En el N de Alemania la especie se comporta como colonizadora en el borde del bosque, siendo más



**Figura 2.9.** Mortalidad de plántulas de *Rhododendron ponticum* en el Parque Natural Los Alcornocales (modificado a partir de Mejías *et al.* 2002). Se representa la mortalidad en dos tipos de sustratos, suelo desnudo y alfombras de briofitas (musgos y hepáticas) sobre los que se encuentran las escasas plántulas encontradas. Cada punto representa la media ( $\pm$ desviación típica) de una serie de parcelas.

abundante en el matorral sin cobertura arbórea y haciéndose más escasa a medida que el bosque se cierra. Las poblaciones están formadas por muchos individuos arbustivos, de diversas clases de edad pero de longevidad reducida (y madurez sexual temprana). En los refugios del P.N. Los Alcornocales, las poblaciones muestran las características opuestas y el hábitat es muy diferente (bosque en galería con un dosel arbóreo cerrado; Hampe y Bairlein 2000). En las poblaciones refugiadas en el S de la Península Ibérica la regeneración parece ser muy escasa, está limitada por la sequía de verano y por las crecidas invernales de los arroyos en invierno, aparte de la intensa presión de herbivoría que sufre (Hampe y Arroyo 2003). Aunque las dos primeras causas son de orden natural (climático), el efecto se ha incrementado por el manejo humano (aumento de la erosión y por tanto del caudal de las crecidas invernales, captaciones de agua) e incluso puede verse afectado por el cambio climático global (descenso de las precipitaciones de primavera; Hampe 2004).

El caso del laurel (*Laurus nobilis*) parece complejo porque es una especie menos ligada a los cursos de agua que las dos anteriores, con las que coexiste en el sur de Cádiz. En la actualidad se están realizando estudios sobre los cuellos de botella que pueden afectar a la presente escasez de la especie en condiciones naturales en nuestra Península. Datos preliminares apuntan a una limitación por falta de dispersión, dado que la drupa presenta el mayor tamaño de nuestra flora silvestre y pocas aves son capaces de dispersarla efectivamente (Hampe 2003). De esta forma, la mayor parte de las semillas caen bajo los árboles productores, con lo que es difícil evitar el conflicto intergeneracional por los recursos limitantes (F. Rodríguez-Sánchez, comunicación personal). Es interesante que su único congénere, el laurel macaronésico (*L. azorica*) muestre en la laurilva canaria, con menor déficit hídrico, un importante

reclutamiento de plántulas y brinzales (el mayor de sus comunidades arbóreas) (Fernández-Palacios y Arévalo 1998). La situación aparentemente contrasta con las escasísimas poblaciones de *L. azorica* en el continente (O de Marruecos), donde tanto la herbivoría como la sequía estival pueden ser decisivas (F. Rodríguez-Sánchez y J. Arroyo, obs. pers.).

En cuanto a los relictos de zonas de montaña, ligados a climas fríos, también escasean los estudios sobre regeneración con perspectiva geográfica. La mayor parte de la información disponible se refiere a gimnospermas, que forman la vegetación dominante en latitud y altitud pero que se van haciendo más raras hacia el Mediterráneo.

En el pino albar (*Pinus sylvestris*) se ha comprobado que la regeneración depende de interacciones antagonistas (competencia) en el norte de Europa, donde el ambiente no es estresante para la especie, mientras que en el área relictiva de Sierra Nevada y Sierra de Baza, la regeneración muestra el efecto de la facilitación de los arbustos *nodriza*, que reducen el impacto de la sequía estival y otros efectos negativos (Castro *et al.* 2004). Curiosamente, este patrón de incremento de la facilitación (véase capítulo 13) por parte del matorral hacia el sur también lo ha mostrado el arce endémico *Acer opalus* subsp. *granatense*, a pesar de que su área de distribución es mucho más pequeña (Gómez Aparicio 2004).

El enebro de montaña (*Juniperus communis* var. *saxatilis*) muestra una fuerte limitación en su margen meridional ibérico, tanto en las fases predispersivas (menor producción de semillas viables, mayor depredación de semillas; García *et al.* 2000a) como postdispersivas (menor reclutamiento, que se ve favorecido sólo en las regiones templadas o los hábitats más húmedos; García *et al.* 1999).

Dentro de esta limitada serie de relictos de montaña, el tejo (*Taxus baccata*) representa en parte una excepción. Esta especie presenta poblaciones relictas en el sur de nuestra Península, mientras que en Europa occidental templada es más común. Por ello, está considerada en peligro en el sur por su distribución muy restringida y por la escasez de reclutamiento que muestra (Blanca *et al.* 1999). Sin embargo, este es un patrón que parece variar incluso localmente, ya que algunas poblaciones (Sierra Nevada) muestran una proporción de plántulas y brinzales incluso superior a algunas poblaciones templadas. Se ha propuesto que ello puede ser debido a interacciones positivas (facilitadoras) con otras especies leñosas de fruto carnoso, que son muy abundantes en estas comunidades (García *et al.* 2000b). Parece, por tanto, que las especies relictas pueden encontrar secundariamente escenarios locales donde su potencial de regeneración se puede poner de manifiesto de nuevo. También se ha encontrado algo similar en la endémica carnívora *Drosophyllum lusitanicum*, que muestra un mayor potencial de regeneración en sus enclaves marginales del S de Cádiz, en este caso debido casi exclusivamente a una supresión de la presión antrópica, en comparación con el resto del área de distribución (hasta el N de Portugal; Garrido *et al.* 2003). Paradójicamente, la especie está protegida sólo en Andalucía, la única región donde no parece experimentar serios problemas de regeneración (Blanca *et al.* 2000).

## 5. La escala regional y local

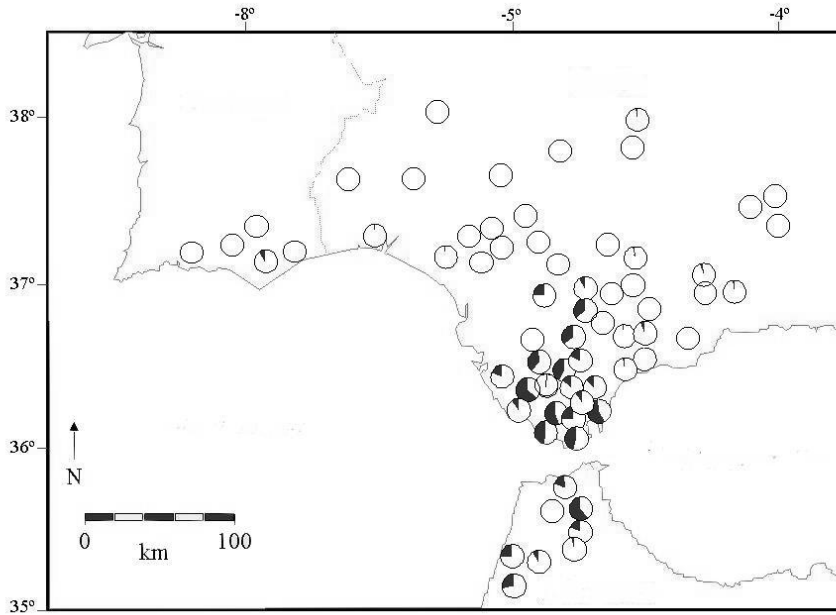
### *Clinas y discontinuidades dentro del área distribución de las plantas*

Dentro del ámbito de distribución de las especies con frecuencia se comprueba que esta distribución no es homogénea en casi ninguna característica. En ocasiones se observa que los patrones de colonización y regresión de las especies van acompañados de cambios en sus estrategias frente a los cambios del medio biótico y abiótico. Muchas veces estos cambios son adaptativos a las nuevas condiciones regionales y locales que encuentran las especies. Cuan-

do aparecen patrones geográficos definidos (clinas y, en ocasiones, saltos bruscos) dentro del área de las especies es útil la búsqueda de los factores ambientales que varían paralelamente como una posible explicación a tales cambios. Esto puede permitir plantear trabajos experimentales que prueben el efecto selectivo de esos agentes. Ambos tipos de estudio, observacional y experimental, son raros en nuestras plantas mediterráneas. Aunque no es posible detectar patrones generales, algunos ejemplos pueden ilustrar sobre una diversidad de procesos que varían internamente dentro del área de distribución. La mayor parte de estos estudios se dirigen a analizar el cambio en rasgos relacionados con la biología reproductora de las plantas, ya que ésta es muy dependiente de las condiciones del medio (biótico: polinizadores, dispersores, depredadores; abiótico: condiciones estresantes para la producción y éxito de los propágulos). La mayoría de estos ejemplos tienen una relación indirecta con el bosque mediterráneo, ya que frecuentemente se trata de especies propias de comunidades muy degradadas a partir del bosque primigenio. Esto es en gran medida esperable porque muchos cambios en los sistemas reproductores están relacionados precisamente con la capacidad colonizadora de las plantas, por ejemplo conforme a la *ley de Baker*, que predice un cambio hacia la autofecundación en la colonización (Baker 1955).

*Narcissus*. Desde los tiempos de Charles Darwin, uno de los sistemas de reproducción que más ha intrigado a los evolucionistas es la heterostilia, por su supuesta función promotora del intercambio genético entre plantas de la misma población. Es relativamente común en las plantas (al menos en su distribución taxonómica al nivel de familia) y presenta varios estados intermedios en su construcción evolutiva. Uno de ellos es el dimorfismo estilar (dos morfos con longitud de estilo diferente), que se ha comprobado que es muy inestable (aunque común en *Narcissus*). Esta inestabilidad queda de manifiesto por la fuerte variación en la proporción de morfos entre poblaciones. Así, en *N. papyraceus* se ha observado que esta variación tiene un claro patrón geográfico (fig. 2.10; Arroyo *et al.* 2002a). Parece ser que este patrón está directamente relacionado con un ambiente de polinización contrastado. En el área donde la proporción es equilibrada, es decir, en consonancia con la segregación genética de los morfos, estos se reproducen por igual gracias al efecto de los polinizadores de trompa larga, que alcanzan ambos tipos de estilo, aunque los cortos estén muy escondidos en el tubo floral. En el área donde uno de los morfos es predominante, e incluso único, las plantas de estilo corto están en desventaja por presentar una tasa de reproducción menor (los polinizadores más comunes son de trompa corta y sólo pueden alcanzar los estilos largos) (Pérez *et al.* 2002). Otras especies de *Narcissus* también muestran variaciones clinales o bruscas en las proporciones de morfos, poniendo de manifiesto la inestabilidad ecológica de esta situación (*N. tazetta*: Arroyo y Dafni 1995, *N. triandrus*: Barrett *et al.* 1997, *N. assoanus*: Baker *et al.* 2000, *N. cuatrecasii*: Arroyo 2002).

*Mercurialis annua*. Esta especie anual es propia de ambientes degradados pero presenta una variación en el sistema de reproducción con un patrón ecogeográfico claro. Hay poblaciones diploides y poliploides (hasta hexaploides); las primeras son dioicas, como en el resto del género (es la supuesta condición ancestral, en situaciones de mayor humedad y no existe en la Península Ibérica para esta especie), mientras que las poliploides son o monoicas (la mayoría de nuestra Península o del N de Africa; en las zonas más secas), o androdioicas (un raro sistema que incluye plantas masculinas y hermafroditas en la misma población, en zonas de clima de humedad intermedia en las orillas del Estrecho de Gibraltar). Pannell (1997) sugiere que una de las razones para este patrón es el *seguro reproductor* que supone tener ambos sexos en la misma planta para poder colonizar nuevos hábitats: mientras más secos, más conveniente es la presencia de ambos sexos en la misma planta que favorece la autopoli-nización.



**Figura 2.10.** Variación geográfica en la proporción de morfos florales (estilo largo en blanco, estilo corto en negro) de *Narcissus papyraceus* (modificado a partir de Arroyo *et al.* 2002a)

*Ecballium elaterium*. Esta planta mediterránea, aunque perenne, es también propia de lugares muy degradados que ocupa con suma rapidez. Su sistema reproductor es similar al de *Mercurialis*, pero simplificado a sólo dos situaciones, dioecia y monoecia. Curiosamente, el patrón geográfico que muestra esta especie es el contrario: poblaciones monoicas en los ambientes menos secos (mitad N y O de nuestra Península) y dioicas en los más secos (S y E). La situación en el resto de la Cuenca Mediterránea sigue el mismo patrón. Se ha comprobado que las plantas dioicas son más eficaces en todo el gradiente climático (Costich 1995) y que probablemente esto sea un efecto de la mayor diversidad genética intrapoblacional y heterocigosidad que muestran las poblaciones dioicas (que tienen necesariamente fecundación cruzada) (Costich y Meagher 1992). *Ecballium* y *Mercurialis* responden de forma opuesta a un mismo problema ambiental (colonización y clima), lo que nos ilustra muy bien sobre la dificultad de establecer patrones generales con tan pocos casos de estudio, pero también nos informa sobre la precaución en el uso del término *ley* en ecología y biología evolutiva (cf. ley de Baker mencionada más arriba)

*Juniperus* spp. Un estudio de Jordano (1993), pionero en nuestra región, sobre el patrón geográfico de interacciones mutualistas de dispersión de semillas entre especies del género *Turdus* (zorzales y mirlos) y especies de enebros y sabinas (gén. *Juniperus*) muestra la importancia de considerar los patrones a diferentes escalas. Aunque existe una concordancia alta entre los niveles de producción de gálbulos en localidades y años determinados y la abundancia de los *Turdus* dispersores de semillas, la concordancia es mucho menor cuando se compara a escala regional y a escala continental. Es decir, interacciones fuertes de dependencia recíproca entre poblaciones de *Juniperus* y la población invernante de *Turdus* pueden ocurrir entre pares de especies de estos géneros que comparten pocas localidades en una región o que solapan mínimamente su distribución geográfica a escala continental.



*Helleborus foetidus*. El estudio reciente más ambicioso sobre variaciones geográficas en características y comportamientos reproductores en una variedad de hábitats y regiones dentro de nuestra Península es el que ha realizado C.M. Herrera y colaboradores sobre esta especie propia de la montaña media en nuestra Península (aunque no es una especie exclusivamente mediterránea). Se ha tratado de poner de manifiesto si los patrones encontrados son consistentes con la presencia de un mosaico geográfico que propicie las coadaptaciones (Thompson 1994) en la reproducción de esta especie. Mientras que no se han encontrado evidencias en ese sentido en la relación entre morfología floral, polinizadores y autopolinización (Herrera *et al.* 2001, 2002), sí parece que en parte hay una cierta estructura geográfica, independiente de la distancia, en la dispersión de semillas por hormigas (Garrido *et al.* 2002) y la influencia sobre ella de la depredación por ratones (Fedriani *et al.* 2004).

### **Fragmentación y metapoblaciones**

Hasta aquí hemos visto que la distribución de las plantas del bosque mediterráneo, y del mismo bosque como unidad, no es homogénea, sino que presenta con frecuencia la forma de un mosaico. La fragmentación es un patrón que obedece a distintos procesos no excluyentes. Por un lado hemos visto que la heterogeneidad ambiental natural (directamente relacionada con la orografía) y los cambios climáticos naturales pueden provocar distribuciones fragmentadas. Independientemente, el bosque mediterráneo ha estado sometido a un intenso manejo durante muchos siglos. Una de las consecuencias más nítidas es la fragmentación del bosque, debido al uso ganadero y, sobre todo, al agrícola. El resultado es que en la Península Ibérica los bosques están concentrados en regiones de montaña, quedando en los suelos de llanura, fértiles, muy pocos retazos de vegetación boscosa. La fragmentación progresiva es un proceso que impone unos condicionantes a las especies de los fragmentos. La respuesta de las especies será muy dependiente de sus características y de sus relaciones de dependencia con otras especies. Aunque existe cuerpo teórico desde antiguo sobre las consecuencias ecológicas (en términos de número de especies) de la fragmentación, basado sobre todo en la Teoría del Equilibrio en Biogeografía de Islas (McArthur y Wilson 1967), hay menos información sobre el mecanismo por el que distintas especies responden diferencialmente. Una notable excepción está en los trabajos de J.L. Tellería y colaboradores sobre distintas especies animales (véase Tellería y Santos 2001, para una revisión). Para las plantas la ausencia de información es notable; prácticamente toda la disponible es la que aparece como variables independientes para explicar la presencia de determinados animales en los fragmentos.

Sin embargo, empiezan a cubrirse huecos. Como ejemplo, valga el estudio de A. Aparicio y colaboradores sobre bosques-isla en Andalucía Occidental, un área donde la fragmentación es la norma, sobre todo en el valle del Guadalquivir y en la campiña gaditana (Aparicio *et al.* 2001, Pérez *et al.* 2003). Estos autores han reunido información sobre presencia y abundancia de plantas leñosas en todos los fragmentos de bosque de extensión superior a 1 ha y al menos 50% de cobertura arbórea y han cuantificado con certeza el grado de aislamiento de cada uno. Esta base de datos ofrece oportunidades únicas para investigar patrones de diversidad y sus correlatos ecológicos (aislamiento, edad, etc) y biológicos (características de las especies). Además, al incluir datos de un alto número de especies en muchos fragmentos, es un punto de partida para estudiar mecanismos por los que algunas de ellas consiguen escapar al aislamiento y entrar en una dinámica metapoblacional. Esto pasa por el estudio de los mecanismos por los que las especies pueden recolonizar los fragmentos (dispersión de diásporas) y establecer intercambios entre ellos. Hay dos tipos de métodos para aproximarse a ello: (1)

la observación directa de eventos de dispersión entre parches (e.g., Gómez 2003) y (2) el uso de marcadores genéticos que informen sobre la paternidad de las plantas en cada fragmento (mediada por procesos de dispersión y polinización; véase *Filogeografía*, apartado 2).

Un estudio modelo que aborda, entre otras cosas, la existencia de dinámica metapoblacional con la segunda aproximación en una especie de distribución parcheada (*Prunus mahaleb*) es el de P. Jordano y colaboradores. La especie se presenta en pequeñas poblaciones aisladas entre sí en áreas calizas del SE de la Península (Jordano y Godoy 2000, 2002, Godoy y Jordano 2001). Usando técnicas moleculares de identificación individual basadas en microsátélites los autores han desvelado que la mayor parte de las semillas dispersadas en un año determinado en una población particular provienen de árboles de la misma población y que no más del 18-20 % de las semillas provendrían de otras poblaciones. Cuando se han cuantificado las distancias de dispersión de las semillas provenientes de árboles de la población, la mayoría son distancias cortas (< 30 m), aunque no son infrecuentes las semillas dispersadas entre 100-450 m. Los eventos de dispersión a larga distancia entre poblaciones en esta especie ciertamente no son infrecuentes y probablemente están asociados a dispersión por un reducido número de especies frugívoras como el zorzal charlo, paloma torcaz y algunos mamíferos como zorro, garduña y tejón. Estos datos, junto con el estudio de la estructuración genética de los árboles adultos en la población (Jordano 2001), revelan una marcada limitación de la dispersión, que se traduce en una fuerte autocorrelación de la similitud genética de los árboles.

## 6. Implicaciones para la gestión

La mayor parte de los patrones y procesos delineados en este capítulo son naturales y por lo tanto la gestión debe ir encaminada fundamentalmente a la conservación de los mismos. Sin embargo, en algunos puntos es conveniente recalcar algunas necesidades.

La reconstrucción de la historia antigua y reciente del bosque mediterráneo es en parte posible por el estudio detallado del registro fósil. Éste no es frecuente en ambientes mediterráneos, por lo que es de extrema urgencia la catalogación y preservación de las zonas donde este registro esté presente, ya que conserva un archivo de nuestra memoria histórica natural y por tanto información de dónde viene y a dónde va el bosque mediterráneo según el medio cambie en una u otra dirección.

El estudio de los patrones de distribución y sus derivaciones (puntos calientes, diversidad y rareza) tiene un componente aplicado directo: la conservación de la biodiversidad. Aunque desde mediados de los años 90 se han hecho progresos muy notables en los estudios integrados sobre patrones de diversidad florística y faunística, aún queda mucho camino por recorrer. La información geográfica es muy importante para la elaboración de listas rojas, pero hay otros componentes a tener en cuenta. Si bien no podemos esperar a tener la misma cantidad de información con respecto a esos otros componentes (diversidad filogenética, variabilidad demográfica, nodos de redes tróficas o de interacciones, entre otros), sí que es posible elegir algunos sistemas modelo (especies y comunidades clave) sobre los que plantear estudios a un plazo suficientemente largo que permitan analizar los procesos que determinan la diversidad. Las listas de especies endémicas o raras (y sus supuestos factores de amenaza) son útiles para empezar, pero difícilmente pueden decirnos qué actuaciones debemos realizar para detener un proceso de extinción.

La filogeografía es una herramienta clave cuando hay que realizar una actuación drástica en el bosque mediterráneo, por ejemplo una restauración. Los patrones filogeográficos de

las especies a restaurar nos pueden indicar qué poblaciones pueden servir de suministro de material para restaurar las que estén depauperadas y en retroceso irreversible por medios naturales. Obviamente, el apartado de aplicación más directa en la gestión del bosque es el referido a regeneración: la detección de los cuellos de botella demográficos y de las situaciones en que la regeneración natural persiste (el caso del tejo más arriba mencionado puede ser paradigmático) es crítica. Este aspecto es tratado más a fondo en los Capítulos 3 y 8.

Normalmente las estrategias de gestión del bosque se desarrollan a escala regional y local, más que a lo largo del área completa de un sistema. Por eso, conocer la dinámica de las poblaciones y metapoblaciones a esa escala es también crítico. El caso de la fragmentación o su evitación por la dinámica metapoblacional es un buen ejemplo. Hay distribuciones parcheadas que se piensa que suponen una amenaza para las especies que las presentan y sin embargo el flujo via polen o semillas entre los parches es abundante. El tamaño de los fragmentos es otro asunto clave, por su incidencia directa en el tamaño poblacional de las especies en ellos contenidas. Todos estos aspectos difícilmente pueden ser tratados para floras completas o para conjuntos grandes de especies (e.g., todas las especies de tipos de comunidades), pero sí pueden ser abordados en especies clave o modelo, cuya detección debería ser prioritaria en las estrategias de gestión del bosque mediterráneo.

## Agradecimientos

Juan Arroyo agradece la financiación otorgada a los proyectos 4474-91 (National Geographic Society), PB91-0894, PB95-0551, 1FD97-0743-CO3-03, PB98-1144, BOS2003-07924-CO2-01 (MECD, MCyT), y contratos de investigación con la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, TRAGSA y GIASA. La colaboración continua de Fernando Ojeda, Teodoro Marañón, Redouan Ajbilou, José Antonio Mejías, Cristina Andrés, Rocío Pérez, Francisco Rodríguez y Begoña Garrido ha sido imprescindible, los estudios de José S. Carrión han sido financiados por los proyectos REN2003-02499-GLO y PI17739FS. Los trabajos de Pedro Jordano han sido financiados con proyectos MECD y MCyT (1FD97-0743-CO3-01, PB 96-0857, BOS2000-1366-CO2-01 y REN2003-00273), así como la Junta de Andalucía (PAI). Agradecemos a Juan L. García Castaño, Jesús G.P. Rodríguez, José A. Godoy, Juan M. Arroyo, Manolo Carrión, Cris García, Jordi Bascompte, Carlos Melián y Miguel A. Fortuna su ayuda y apoyo, que han sido fundamentales para la realización de nuestros trabajos. Las discusiones del grupo EVOCA y la red REDBOME han creado siempre un ambiente muy estimulante. El ambiente creado en las reuniones de la red GLOBIMED ha hecho posible que muchas de las ideas discutidas allí vieran la luz. Los comentarios de Pablo Vargas y Rémy Petit sobre versiones previas del manuscrito y nuestras discusiones sobre estos temas han sido muy beneficiosas.

## Bibliografía

- Agúndez, D., Degen, B., von Wuehlisch, G. y Alia, R. 1997. Genetic variation of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Spain. *Forest Genetics* 4: 201-209.
- Ajbilou, R. 2001. Biodiversidad de los bosques de la Península Tingitana (Marruecos). Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Aparicio, A., Pérez Porras, C. y Ceballos, G. 2001. Bosques-Isla de la provincia de Cádiz. Junta de Andalucía, Jerez.
- Araujo, M.B., Humphries, C.J., Densham, P.J., Lampinen, R., Megameijer, W.I.M., Mitchel-Jones, A.J. y Gasc, J.P. *et al.* 2001. Would environmental diversity be a good surrogate for species diversity? *Ecography* 24: 103-110.
- Arroyo, J. y Dafni, A. 1995. Variation in habitat, season, flower traits and pollinators in dimorphic *Narcissus tazetta* L. (Amaryllidaceae) in Israel. *New Phytologist* 129: 135-145.

- Arroyo, J. 1997. Plant diversity in the region of the Strait of Gibraltar: a multilevel approach. *Lagascalia* 19: 393-404.
- Arroyo, J. 2002. *Narcissus* (Amaryllidaceae), la evolución de los polimorfismos florales y la conservación más allá de las "listas rojas". *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 39-55.
- Arroyo, J., Barrett, S.C.M., Hidalgo, R. y Cole, W.W. 2002a. Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 89: 1295-1302.
- Arroyo, J., Hampe, A. y Mejías, J.A. 2002b. La vida en el límite, o cómo las plantas de los "canutos" nos enseñan sobre climas pasados y cómo prevenir el futuro. *Almoraima* 27: 157-168.
- Arroyo-García, R., Martínez-Zapater, J.M., Fernández Prieto, J.A y Álvarez-Arbesu, R. 2001. AFLP evaluation of genetic similarity among laurel populations (*Laurus L.*). *Euphytica* 122: 155-164.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Baker, A.M., Thompson, J.D. y Barrett, S.C.H. 2000. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*: I. Floral variation and style morph ratios. *Heredity* 84: 514-524.
- Baker, H.G. 1955. Self-incompatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-348.
- Barrett, S.C.H., Cole, W.W., Arroyo, J., Cruzan, M.B. y Lloyd, D.G. 1997. Sexual polymorphisms in *Narcissus triandrus*: is this species tristylous? *Heredity* 78: 135-145.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. y Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 100: 9383-9387.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C. y Willis, K.J. 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- Besnard, G., Khadari, B., Baradat, P. y Bervillé, A. 2002. *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theoretical and Applied Genetics* 104:1353-1361.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Hernández-Bermejo, J.E., Herrera, C.M., Molero Mesa, J., Muñoz, J. y Valdés, B. 1999. Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. Tomo I: Especies en peligro de extinción. Junta de Andalucía, Sevilla.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Hernández-Bermejo, J.E., Herrera, C.M., Muñoz, J. y Valdés, B. 2000. Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. Tomo II: Especies vulnerables. Junta de Andalucía, Sevilla
- Branco, M., Monnerot, M., Ferrand, N. y Templeton, A.R. 2002. Postglacial dispersal of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the Iberian Peninsula reconstructed from nested clade and mismatch analyses of mitochondrial DNA genetic variation. *Evolution* 56: 792-803.
- Brewer, S., Cheddadi, R., De Beaulieu, J.L. y *Data Contributors*. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management* 156: 27-48.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*, 2<sup>a</sup> ed. Sinauer, Sunderland.
- Burban, C. y Petit, R.J. 2003. Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Mol. Ecol.* 12: 1487-1495.
- Burban, C., Petit, R.J., Carcreff, E. y Jactel, H. 1999. Rangewide variation of the maritime pine bast scale *Matsucoccus feytaudii* Duc. (Homoptera: Matsucoccidae) in relation to the genetic structure of its host. *Molecular Ecology* 8: 1593-1602.
- Burjachs, F. y Julià, R. 1994. Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research* 42: 308-315.
- Carrión, J.S. 2001. Dialectic with climatic interpretations of Late-Quaternary vegetation history in Mediterranean Spain. *Journal of Mediterranean Ecology* 2: 145-156.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of south-western Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047-2066.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C. y Munuera, M. 2001a. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635-653.
- Carrión, J.S., Dupré, M., Fumanal, M.P. y Montes, R. 1995. A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Permeras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science* 22: 355-367.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M. y Andrade, A. 2001b. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J. y Munuera, M. 2000a. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene* 10: 243-252.
- Carrión, J.S., Parra, I., Navarro, C. y Munuera, M. 2000b. The past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: a pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions* 6: 29-44.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, E.I. y Chaín, C. 2003a. Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, Southern Spain Spain. *The Holocene* 13: 839-849.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A., Chaín, C., y López, A. 2003b. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography* 12: 119-129.

- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. y Gómez, J.M. 2004. Seedling establishment of boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal Ecology* 92: 266-277.
- Castro Parga, I., Moreno Saiz, J.C., Humphries, C.J. y Williams, P.H. 1996. Strengthening the natural and national park system of Iberia to conserve vascular plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 189-206.
- Castroviejo, J. *et al.* 1986-2003. *Flora Iberica*. vols. I-VIII, X y XIV-. CSIC, Madrid
- Caujapé-Castells, J., y Jansen, R.K. 2003. The influence of the Miocene Mediterranean desiccation on the geographical expansion and genetic variation of *Androcymbium gramineum* (Cav.) McBride (Colchicaceae). *Molecular Ecology* 12: 1515-1525.
- Comes, H.P. y Abbott, R.J. 1998. The relative importance of historical events and gene flow on the population structure of a Mediterranean ragwort, *Senecio gallicus* (Asteraceae). *Evolution* 52: 355-367.
- Costich, D.E. 1995. Gender specialization across a climatic gradient: experimental comparison of monoecious and dioecious *Ecballium*. *Ecology* 76: 1036-1050.
- Costich, D.E. y Meagher, T.R. 1992. Genetic variation in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae): breeding system and geographic variation. *Journal of evolutionary Biology*. 5: 589-601.
- Critchfield, W.B. y Little, E.L. Jr 1966. Geographic distribution of the pines of the world. Forest Service, US Department of Agriculture, Washington.
- Cross, J.R. 1975. Biological flora of the British Isles: *Rhododendron ponticum*. *Journal of Ecology* 63: 345-364.
- Cross, J.R. 1981. The establishment of *Rhododendron ponticum* in the Killarney oak-woods, southwest Ireland. *Journal of Ecology* 69: 807-824.
- Crovello, T.J. 1981. Quantitative biogeography: an overview. *Taxon* 30: 563-575.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, Londres.
- Denk, T., Frotzler, y Davitashvili, N. 2001. Vegetational patterns and the distribution of relict taxa in humid temperate forests and wetlands of Georgia (Transcaucasia). *Biological Journal of the Linnen Society* 72: 287-332.
- DiMichele, W.A., Stein, W.W. y Bateman, R.M. 2001. Ecological sorting of vascular plant classes during the Paleozoic evolutionary radiations. Páginas: 285-335. En: Allmon, W.D. y Bottjer, D.J. (editores), *Evolutionary palaeoecology: the ecological context of macroevolutionary change*, Columbia University Press, Nueva York.,
- Dupré, M. 1988. *Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias*. Servicio de Investigación Prehistórica. Serie de Trabajos Varios, No. 84, Valencia.
- Ennos, R.A. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72: 250-259.
- Erfmeier, A. y Bruelheide, H. 2004. Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations: Growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora* 199: 120-133.
- Esen, D. y Zedaker, S.M. 2004. Control of rhododendron (*Rhododendron ponticum* and *R. flavum*) in the eastern beech (*Fagus orientalis*) forest of Turkey. *New Forests* 27: 69-79.
- Fauquette, S., Guiot, J. y Suc, J.P. 1998. A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 144: 183-201.
- Favarger, C. 1972. Endemism in the montane floras of Europe. En: Valentine, D.H. (editor) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, Londres.
- Favarger, C. y Contandriopoulos, J. 1961. Essai sur l'endemisme. *Bulletin de la Société Botanique Suisse* 71: 384-408.
- Fedriani, J.M., Rey, P.J., Garrido, J.L., Guitián, J., Herrera, C.M., Medrano, M., Sánchez-Lafuente, A.M. y Cerdá, X. 2004. Geographical variation in the potential of mice to constrain an ant-seed dispersal mutualism. *Oikos* 105: 181-191.
- Fernández-Palacios, J.M. y Arévalo, J.R. 1998. Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology* 137: 21-29.
- Figueiral, I. y Terral, J.F. 2002. Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews* 21: 549-558.
- Franco, F., García-Antón, M., Maldonado, J., Morla, C. y Sainz, H. 2001. The Holocene history of *Pinus* forests in the Spanish northern Meseta. *The Holocene* 11: 343-358.
- García-Barros, E., Gurrea, P., Lucíañez, M.J., Martín Cano, J., Munguira, M.L., Moreno, J.C., Sainz H., Sanz, M.J. y Simón, J.C. *et al.* 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* 29: 109-124.
- García, D. y Zamora, R. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived perennial plants. *Journal of Vegetation Science* 14: 921-926.
- García, D., Zamora, R., Gómez, J.M., Jordano, P. y Hódar, J.A. 2000a. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* 88: 436-446.
- García, D., Zamora, R., Hódar, J.A. y Gómez, J.M. 1999. Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian Peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biological Conservation* 87: 215-220.



- García, D., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. y Castro, J. 2000b. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31-38.
- Garrido, B., Hampe, A., Marañón, T. y Arroyo, J. 2003. Regional differences in land use affect population performance of the threatened insectivorous plant *Drosophyllum lusitanicum* (Droseraceae). *Diversity and Distributions* 9: 335-350.
- Garrido, J.L., Rey, P.J., Cerdá, X. y Herrera, C.M. (2002) Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diapore traits correlated? *Journal of Ecology* 90: 446-455.
- Gaston, K.J. (ed) 1996. *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell, Oxford.
- Godoy, J. A. y Jordano, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10: 2275-2283.
- Gómez, A., Lunt, D.H. 2004. Refugia within Refugia: Patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. Páginas: en prensa. En: Weiss, S. y Ferrand, N. (editores), *Phylogeography in southern European refugia: evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*, Kluwer, Dordrecht.
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- Gómez Aparicio, L. 2004. Papel de la heterogeneidad en la regeneración del *Acer opalus* subsp. *granatense* en la montaña mediterránea: implicaciones para la conservación y restauración de sus poblaciones. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.
- Gómez-González, S., Cavieres, L.A., Teneb, E.A. y Arroyo, J. 2004. Biogeographical analysis of the tribe Cytiseae (Fabaceae) in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Journal of Biogeography* 31: 1659-1671.
- Groves, R.H. y DiCasta, F. 1991. *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gutiérrez Larena, B., Fuertes Aguilar, J. y Nieto Feliner, G. 2002. Glacial-induced altitudinal migrations in *Armeria* (Plumbaginaceae) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Molecular Ecology* 11: 1965-1974.
- Hampe, A. 2003. Frugivory in European Laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study* 50: 280-284.
- Hampe, A. 2004. Cómo ser un relicto en el Mediterráneo: ecología de la reproducción y la regeneración de *Frangula alnus* subsp. *baetica*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Hampe, A. y Arroyo, J. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation* 107: 263-271.
- Hampe, A., Arroyo, J., Jordano, P. y Petit, R.J. 2003. Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. *Molecular Ecology* 12: 3415-3426.
- Hampe, A. y Bairlein, F. 2000. Modified dispersal-related traits in disjunct populations of bird-dispersed *Frangula alnus* (Rhamnaceae): a result of its Quaternary distribution shifts? *Ecography* 23: 603-613.
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140: 421-446.
- Herrera, C.M., Sánchez-Lafuente, A.M., Medrano, M., Guitián, J., Cerdá, X. y Rey, P. 2001. Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 88: 1025-1032.
- Herrera, C.M., Cerdá, X., García, M.B., Guitián, J., Medrano, M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A.M. (2002). Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 108-121.
- Hewitt, G.M. 2000. The genetic legacy of the ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- Hsü, K.J. 1983. *The Mediterranean was a desert*. Princeton University Press, Princeton.
- Huntley, B. y Birks, H.J.B. 1983. *An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Imbrie, J. y Imbrie, K.P. 1979. *Ice ages: solving the mystery*. Macmillan, Londres.
- Jiménez-Sancho, M.P. 2000. Genetic variability of *Quercus suber* (cork oak) studied by isozymes and chloroplast DNA. Design of conservation strategies. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid.
- Johnson, W.E., Godoy, J.A., Palomares F., Delibes M., Fernandes, M., Revilla E. y O'Brien S.J. 2004. Phylogenetic and phylogeographic analysis of Iberian lynx populations. *Journal of Heredity* 95: 19-28.
- Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. Págs. 85-104. En: Fleming, T. H. y Estrada, A. (editores). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Jordano, P. 2001. Conectando la ecología de la reproducción con el reclutamiento poblacional de plantas leñosas Mediterráneas. Págs. 183-211. En: Zamora, R. y Pugnaire, F. (editores). *Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. CSIC-AEET, Granada.
- Jordano, P. y Godoy, J.A. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9: 1293-1305.



- Jordano, P. y Godoy, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. Págs. 305-321. En: Levey, D. J., Silva, W. y Galetti, M. (editores). Frugivores and seed dispersal: ecological, evolutionary, and conservation issues. CAB International, Wallingford.
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6:69-81.
- King R.A., Ferris C. 1998. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn *Molecular Ecology* 7: 1151-1161.
- Kruckeberg, A.R. y Rabinowitz, D., 1986. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systemation* 16: 447-479.
- Lobo, J.M., Castro, I. y Moreno, J.C. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 233-253.
- Lumaret, R. y Ouazzani, N. 2001. Ancient wild olives in Mediterranean forests. *Nature* 413: 700.
- Lumaret, R., Ouazzani, N., Michaud, H., Vivier, G., Deguilloux, M.F. y Di Giusto, F. 2004. Allozyme variation of oleaster populations (wild olive tree) (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean Basin. *Heredity* 92: 343-351.
- Magny, M., Bégeot, C., Guiot, J. y Peyron, O. 2003. Contrasting patterns of hydrological changes in Europe in response to Holocene climate cooling phases. *Quaternary Science Reviews* 22: 1589-1596.
- Martínez, N. 1996. Defining and measuring functional aspects of biodiversity. En: Gaston, K.J. (editor) *Biodiversity*. Blackwell, Oxford.
- Márquez, A.L., Real, R. y Vargas, J.M. 2001. Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Ecography* 24: 659-670.
- Márquez, A.L., Real, R., Vargas, J.M., Salvo, A.E. 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 24: 613-632.
- May, R.M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature* 347: 129-130.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology, no. 1. Princeton University Press, Princeton.
- McLaughlin, S.O. 1992. Are floristic areas hierarchically arranged? *Journal of Biogeography* 19:21-32.
- Médail, F. y Quézel, P. 1997. Hot-spot analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annual of the Missouri Botanical Garden* 84: 112-127.
- Médail, F. y Quézel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13: 1510-1513.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. y Ojeda, F. 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 297-311.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. y Andrés, C. 2004. Refugios del ojaranzo en las sierras del sur de Cádiz. *Quercus* 215: 46-54.
- Michaux, J.R., Magnanou, E., Paradis, E., Nieberding, C. y Libois, R. 2003. Mitochondrial phylogeography of the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Molecular Ecology* 12: 685-697.
- Moreno Sáiz, J.C., Castro Parga, I. y Sáinz Ollero, H. 1998. Numerical analyses of distributions of Iberian and Balearic endemic monocotyledons. *Journal of Biogeography* 25: 179-194.
- Myklestad, A. y Birks, H.J.B. 1993. A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe. *Journal of Biogeography* 20:1-32.
- Nadezhkina, N., Tatarinov, F. y Ceulemans, R. 2004. Leaf area and biomass of *Rhododendron* understory in a stand of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 187: 235-246.
- Ojeda, F., Arroyo, J. y Marañón, T. 1995. Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in southern Spain. *Biological Conservation* 72: 61-72.
- Ojeda, F., Arroyo, J. y Marañón, T. 1998. The phylogeography of European and Mediterranean heath species (Ericoideae, Ericaceae): a quantitative analysis. *Journal of Biogeography* 25: 165-178.
- Ojeda, F., Marañón, T. y Arroyo, J. 1996. Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity at both sides of the Strait of Gibraltar. *Journal of Vegetation Science* 7: 63-72.
- Ojeda, F., Simmons, M.T., Arroyo, J., Marañón, T. y Cowling, R.M. 2001. Biodiversity in South African fynbos and Mediterranean heathland. *Journal of Vegetation Science* 12: 867-874.
- Pannell, J.R. 1997. Widespread functional androdioecy in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 95-116.
- Paulo, O.S., Dias, C., Bruford, M.W., Jordan, W.C. y Nichols, R.A. 2001. The persistence of Pliocene populations through the Pleistocene climatic cycles: evidence from the phylogeography of an Iberian lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1625-1630.
- Pausas, J.G. 1999. Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. *Journal of Vegetation Science* 140: 27-39.
- Pausas, J.G. y Sáez, L. 2000. Pteridophyte richness in the NE Iberian Peninsula: biogeographic patterns. *Plant Ecology* 148: 195-205.

- Pérez, C., Marañón, T. y Aparicio, A. 2003. Análisis de la biodiversidad de plantas leñosas en los bosques-isla de la campiña de Cádiz. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural* 3: 51-64.
- Pérez, R., Arroyo, J., Hampe, A. y Ojeda, F. 2002. Assortative and Disassortative Pollination in the Style Dimorphic *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). Conference on Flowers: diversity, development and evolution, Zürich 5-7 July, 2002 (Abstract).
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.-L. *et al.* 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300: 1563-1565.
- Petit, R.J., Biolozyt, R., Brewer, S., Cheddadi, R. y Comps, B. 2001. From spatial patterns of genetic diversity to post-glacial migration processes in forest trees. En: Silvertown, J., Antonovics, J. (editores) *Integrating ecology and evolution in a spatial context*. Blackwell, Oxford.
- Petit, R.J. y Vendramin, G.G. 2004. Plant phylogeography based on organelle genomes: an introduction. En: Weiss, S. y Ferrand, N. (editores) *Phylogeography in southern European refugia: evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*. Kluwer, Dordrecht.
- Petit, R.J., Brewer, S., Bordács, S., *et al.* 2002. Identification of refugia of post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156: 49-74.
- Pineda, F.D. *et al.* (editores) 2002. *La diversidad biológica de España*. Prentice-Hall, Madrid.
- Postigo, J.M. 2003. Contribución al conocimiento de la vegetación pleistocena de la Península Ibérica. Estudio paleobotánico de macrorrestos vegetales fósiles. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Rabinowitz, D., Cairns, S. y Dillon, T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé, M.E. (editor) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland.
- Raven, P.H. y Axelrod, D.I. 1981. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.
- Rendell, S. y Ennos, R.A. 2002. Chloroplast DNA diversity in *Calluna vulgaris* (heather) populations in Europe. *Molecular Ecology* 11: 69-78.
- Rendell, S. y Ennos, R.A. 2003. Chloroplast DNA diversity of the dioecious European tree *Ilex aquifolium* L. (english holly). *Molecular Ecology* 12: 2681-2688.
- Retuerto, R. y Carballeira, A. 2004. Estimating plant responses to climate by direct gradient analysis and geographic distribution analysis. *Plant Ecology* 170: 185-202.
- Rey Benayas, J.M. 2001. Diversidad de plantas en comunidades mediterráneas. Escala, regularidades, procesos e implicaciones del cambio global. En: Zamora, R. y Pugnaire, F.I. (editores) *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. CSIC-AEET, Granada.
- Rivas-Martínez, S. 1973. Avance sobre una síntesis corológica de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles* 30: 69-87.
- Rivas-Martínez, S. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA, Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1979. Brezales y jarales de Europa Occidental. *Lazaroa* 1: 16-119.
- Rojas Clemente, S. 1807. Ensayo sobre las variedades de la vid común que vegetan en Andalucía. (cita en Sánchez Reyes, E. (editor). Edición Nacional de las Obras Completas de Menéndez Pelayo. III. La Ciencia Española. CSIC, Madrid, 1954.)
- Sáinz-Ollero, H. y Hernández-Bermejo, J.E. 1985. Sectorización fitogeográfica de la Península Ibérica e islas Baleares: la contribución de su endemoflora como criterio de semejanza. *Candollea* 40: 485-508.
- Salvador, L., Alía, R., Agúndez, D. y Gil, L. 2000. Genetic variation and migration pathways of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) in the Iberian Peninsula. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 89-95.
- Sánchez Goñi, M.F., Cacho, I., Turon, J.-L., Guiot, J., Sierro, F.J., Peyrouquet, J.-P., Grimalt, J.O. y Shackleton, N.J. 2002. Synchronicity between marine and terrestrial responses to millennial scale climatic variability during the last glacial period in the Mediterranean region. *Climate Dynamics* 19: 95-105.
- Sinclair, W.T., Morman, J.D. y Ennos, R.A. 1999. The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 8: 83-88.
- Soranzo, N., Alía, R., Provan, J. y Powell, W. 2000. Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology* 9: 1205-1211.
- Suc, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429-432.
- Takhtajan, A. 1986. *Floristic regions of the world*. University of California Press, Berkeley.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 2001. Fragmentación de hábitats forestales y sus consecuencias. En: Zamora, R. y Pugnaire, F.I. (editores) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC, AEET, Granada.
- Toumi, L. y Lumaret, R. 1998. Allozyme variation in cork oak (*Quercus suber* L.): the role of phylogeography and genetic introgression by other Mediterranean oak species and human activities. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 647-656.

- Valdés, B., Talavera, S. y Galiano, E.F. (editores) 1987. Flora Vascular de Andalucía Occidental. 3 vols. Ketres, Barcelona.
- Vargas, P. y Kadereit, J.W. 2001. Molecular fingerprinting evidence (ISSR, inter-simple sequence repeats) for a wild status of *Olea europaea* L. (Oleaceae) in the Eurosiberian north of the Iberian Peninsula. *Flora* 196: 142-152.
- Vargas, P., McAllister, H., Morton, C., Jury, S.L. y Wilkinson, M.J. 1999. Polyploid speciation in *Hedera* L.: phylogenetic and biogeographic insights based on chromosome counts and ITS sequences. *Plant, Systematics and Evolution* 219: 165-179.
- Verlaque, R., Médail, F. y Aboucaya, A. 2001. Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne. *Comptes Rendues de L'Academic des Sciences de Paris, Sciences de la Vie* 324: 1157-1165.
- Vilà, M. 2001. Causas y consecuencias ecológicas de las invasiones. En: Zamora, R. y Pugnaire, F.I. (editores) *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. CSIC-AEET, Granada.
- Wallace, A.R. 1876. *The Geographical Distributions of Animals*. 2 vols. Macmillan, Londres.
- Willis, K.J. y McElwain, J. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Willis, K.J. y Niklas, K.J. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, B* 359: 159-172.
- Willis, K.J. y Whittaker, R.J. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- Wrenn, J.H., Suc, J.P. y Leroy, S.A.G. 1999. The Pliocene: time of change. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah.
- Xiang, Q-Y., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Manchester, S.R. y Crawford, D.J. 2000. Timing the Eastern Asian-Eastern North American floristic disjunction: molecular clock corroborates paleontological estimates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 462-472.
- Zohary, D. y Spiegel-Roy, P. 1975. Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science* 187: 319-327

