

DESENTRAÑANDO LA HISTORIA Y EVOLUCIÓN EN EL PRINCIPAL «HOTSPOT» DE BIODIVERSIDAD VEGETAL IBÉRICA. UNA APROXIMACIÓN MULTIESCALAR EN EL PARQUE NACIONAL DE SIERRA NEVADA

RAFAEL MOLINA-VENEGAS¹, VIOLETA I. SIMÓN-PORCAR², LAURA NAVARRO³,
ALEJANDRA DE CASTRO⁴, ABELARDO APARICIO⁵, SÉBASTIEN LAVERGNE⁶,
JUAN LORITE⁷, RAFAEL GONZÁLEZ-ALBALADEJO⁸, SARA MARTÍNEZ-SÁNCHEZ⁹,
MARCIAL ESCUDERO¹⁰, SARA MARTÍN-HERNANZ¹¹, JUAN ARROYO¹²

RESUMEN

Dadas las amenazas actuales sobre la biodiversidad del planeta, es crítico desentrañar los mecanismos evolutivos responsables de la formación de los puntos calientes de biodiversidad («hotspots»). Sierra Nevada es un «hotspot» en la cuenca mediterránea, donde una compleja historia geológica y climática ha creado diversos hábitats a los que las plantas se han adaptado, dando lugar a distintas

¹ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059. Dirección actual: Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá de Henares.

² Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

³ Servicio de Biología, CITIUS-2, Universidad de Sevilla.

⁴ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

⁵ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

⁶ Laboratoire d'Ecologie Alpine, CNRS - Université Grenoble Alpes, France.

⁷ Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada.

⁸ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

⁹ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

¹⁰ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

¹¹ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

¹² Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Autor para correspondencia: J. Arroyo, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 Sevilla. arroyo@us.es, tel. 954557058, fax. 954557059.

comunidades locales y una flora regional peculiar. En este contexto, las relaciones evolutivas entre las especies son un factor clave para entender la composición final de estas comunidades. En este proyecto se ha desarrollado una aproximación filogenética al estudio de comunidades y la flora leñosa de Sierra Nevada dentro del «hotspot» de rango superior en el que se incluye (el arco Bético-Rifeño, entre el sur de España y el norte de África). Se usan datos florísticos de todo el «hotspot» Bético-Rifeño, de las sierras Béticas y de comunidades leñosas de Sierra Nevada en diferentes altitudes y sustratos, así como megafilogenias regionales de todo el «hotspot» o específicamente elaboradas para Sierra Nevada. En particular, se proporciona información para contestar las siguientes cuestiones: (i) ¿Cómo se distribuye la diversidad filogenética alfa y beta en la región Bético-Rifeña y cuál es la posición de Sierra Nevada en este contexto? (ii) ¿Cómo es la estructura filogenética y funcional de las comunidades de plantas leñosas y cómo varía dicha estructura en los gradientes altitudinales bajo diferentes sustratos? (iii) ¿Cuáles son los correlatos biológicos de estos procesos de adaptación y diferenciación? Además, para comprender mejor los mecanismos del cambio adaptativo que originan diversidad, se estudian (iv) las relaciones filogenéticas y genéticas de un género muy diverso en Sierra Nevada: *Helianthemum* (Cistaceae). De esta forma se ensamblan los mecanismos macro y microevolutivos que han determinado la alta biodiversidad vegetal de Sierra Nevada dentro de la región donde se encuadra.

Palabras clave: Adaptación, «barcoding» genético, biodiversidad, comunidad, edafismo, elevación, endemismo, especie leñosa, Estrecho de Gibraltar, filogenia, genética poblacional, *Helianthemum*, Rif, sierras Béticas, Sierra Nevada.

DISENTANGLING HISTORY AND EVOLUTION OF THE MAJOR IBERIAN BIODIVERSITY HOTSPOT, A MULTISCALAR APPROACH IN THE SIERRA NEVADA NATIONAL PARK

ABSTRACT

Given current threats of global change on biodiversity, it is of outstanding importance to unravel the mechanisms that allowed the evolutionary construction of biodiversity hotspots. Sierra Nevada is a hotspot within the Mediterranean basin, where a complex geological and climatic history have promoted a high diversity of habitats, moulding different plant communities and assemblages. In this context, the evolutionary history of species is critical to understand the current composition of communities. In this project, we have developed a phylogenetic approach using the woody flora of Sierra Nevada, which is nested within the Baetic-Rifan hotspot. We use floristic data for the whole Baetic-Rifan hotspot, the Baetic sierras and woody plant communities at different elevations and substrates in Sierra Nevada, as well as regional megaphylogenies for the whole hotspot and phylogenies specifically developed for Sierra Nevada. We specifically address the following key questions: (i) How is alpha and beta phylogenetic diversity distributed in the Baetic-Rifan hotspot and what is the position of Sierra Nevada within this context? (ii) What is the phylogenetic and functional structure of woody plant communities, and how does community structure vary along elevation gradients

and different substrates? (iii) What are the biological correlates of these adaptive and differentiation processes? Besides, in order to get a better understanding of the mechanisms driving adaptive change and originating diversity and endemism, we study (iv) the phylogenetic and genetic relationships of a key genus of high diversity in Sierra Nevada, *Helianthemum* (Cistaceae). Thus, we jointly address the macro- and microevolutionary mechanisms determining the high plant biodiversity of Sierra Nevada and surrounding regions.

Keywords: Adaptation, Baetic sierras, biodiversity, edaphism, elevation, endemism, genetic barcoding, *Helianthemum*, phylogeny, plant community, population genetics, Rif, Sierra Nevada, Strait of Gibraltar, woody species.

INTRODUCCIÓN

Dadas las amenazas actuales sobre la biodiversidad del planeta, es de crucial importancia desentrañar los mecanismos responsables de la formación de los puntos calientes («hotspots») de biodiversidad, para poder así anticiparnos a los efectos del cambio global (HÓDAR *et al.* 2011; MATÍAS *et al.* 2012). Los mecanismos evolutivos que generan biodiversidad (diferenciación de especies) y los mecanismos ecológicos responsables del mantenimiento de la biodiversidad en las comunidades (por ejemplo, las interacciones entre las especies) se han estudiado tradicionalmente por separado. Sin embargo, evidencias recientes muestran cómo las interacciones bióticas pueden afectar a la diversificación de las especies (VALIENTE-BANUET *et al.* 2006) y que, a la inversa, la posición filogenética de las especies (i.e. su historia evolutiva) puede determinar su coexistencia en las comunidades (WEBB *et al.* 2002). En los «hotspots» de biodiversidad, como la cuenca mediterránea (MYERS *et al.* 2000), algunos linajes de plantas han sufrido una radiación evolutiva relativamente reciente, generando un gran número de especies endémicas de distribución restringida (THOMPSON 2005). La especiación puede haber ocurrido en diferentes escenarios en relación con los mecanismos subyacentes de aislamiento genético. Así, en los eventos de especiación alopátrica se espera que las especies cercanas filogenéticamente sean ecológicamente similares, debido a la conservación evolutiva del nicho (WIENS 2004).

Sin embargo, cuando el aislamiento genético ha ocurrido en simpatria, la selección natural puede favorecer la divergencia ecológica para minimizar las interacciones competitivas entre las especies relacionadas (SCHLUTER 2000). De este modo, diferentes escenarios de especiación pueden generar patrones de conservación o de divergencia de nicho en conjuntos de especies relacionadas.

La competencia por los recursos entre especies emparentadas debe tender a su exclusión mutua (WEBB *et al.* 2002), lo que podría conducir a un incremento de la diversidad filogenética de la comunidad (i.e. esta tenderá a la sobredispersión filogenética; pero véase MAYFIELD & LEVINE 2010). Sin embargo, cuando las especies de la comunidad experimentan un proceso de filtrado en función de su tolerancia ambiental (similar en especies emparentadas según la teoría de la conservación de nicho), como es de esperar en el caso de hábitats estresantes, la comunidad puede ver reducida su diversidad filogenética (i.e. agrupamiento filogenético). Por lo tanto, la estructura filogenética de las comunidades vegetales puede estar determinada por la interacción entre distintos procesos evolutivos (divergencia vs. conservación del nicho) y ecológicos (exclusión competitiva, filtrado del hábitat). Esta hipótesis está recibiendo un apoyo empírico cada vez mayor (WEBB *et al.* 2002), particularmente en ecosistemas de tipo mediterráneo (ANACKER & STRAUSS 2016; MOLINA-VENEGAS *et al.* 2016).

Tradicionalmente se ha concedido una gran importancia a las condiciones climáticas presentes y pasadas para explicar la alta biodiversidad vegetal que presentan todos los ecosistemas mediterráneos del planeta (las cinco regiones mediterráneas del globo son «hotspots»; RAVEN 1973; COWLING *et al.* 1996; MYERS *et al.* 2000). No obstante, otros factores no exclusivos de los ambientes mediterráneos pueden contribuir a explicar su gran diversidad. Por ejemplo, la elevación, por su doble papel de estrés climático y aislamiento orográfico (FAVARGER 1972) y la diversidad de sustratos geológicos (KRUCKEBERG 1986), se consideran de crucial importancia para explicar la alta diversidad de estas floras (ANACKER & STRAUSS 2014; LOIDI *et al.* 2015).

En el proyecto 296/2011 del Organismo Autónomo Parques Nacionales (OAPN) se ha desarrollado una aproximación filogenética al estudio de la flora y vegetación de Sierra Nevada, un «hotspot» de biodiversidad dentro del arco Bético-Rifeño, ya destacable por su biodiversidad dentro del gran «hotspot» que supone la cuenca mediterránea (GÓMEZ-CAMPO *et al.* 1984; CASTRO-PARGA *et al.* 1996; BLANCA *et al.* 1998; MÉDAIL & QUÉZEL 1999). Dentro de la Península Ibérica, solo los Pirineos centrales son equiparables en riqueza de especies a Sierra Nevada (LOBO *et al.* 2001). Aunque los principales centros de diversidad de la Península Ibérica han atraído la atención de numerosos botánicos y ecólogos desde tiempos históricos, la gran mayoría de estudios sobre flora han tenido un enfoque no histórico-evolutivo, basado en listas de especies y endemismo. El objetivo general de este proyecto consiste en cuantificar la importancia relativa de la elevación, el sustrato y el mesoclima en los patrones de diferenciación de la flora nevadense y en conocer sus correlatos biológicos a distintas escalas, desde la flora regional hasta poblaciones de linajes modelo. Sierra Nevada alberga un número alto de especies endémicas con áreas de distribución

muy restringidas. Se ha propuesto que el origen de su alta diversidad radica en la confluencia de una amplia gama de factores ecológicos (alta variabilidad edáfica, orográfica y climática) e históricos, en combinación con su situación geográfica (una latitud privilegiada donde las glaciaciones tuvieron un efecto relativamente menor, favoreciendo el aislamiento y la diferenciación y minimizando la extinción; BLANCA *et al.* 2001). Sin embargo, estas hipótesis no han podido ser sometidas a pruebas explícitas, en gran parte debido a la falta de herramientas analíticas suficientemente potentes como las que se han desarrollado a lo largo de la última década. De igual modo que no es posible entender la biodiversidad actual sin mirar al pasado evolutivo, tampoco puede explicarse sin contextualizar el análisis en el espacio geográfico circundante. Por tanto, se analizan también los patrones de diferenciación del «hotspot» Bético-Rifeño, que es el marco de referencia en el que se han diferenciado la mayoría de los taxones que conforman hoy la flora nevadense.

La presencia de suelos derivados de rocas muy diferentes se aprovechará para estudiar su efecto en la estructura funcional y filogenética de las comunidades de Sierra Nevada. Ciertos modelos predicen que la estructura funcional y filogenética de las comunidades vegetales dependerá de la disponibilidad de recursos, como resultado del balance competencia-facilitación (BERTNESS & CALLAWAY 1994; CALLAWAY 2007). En condiciones muy estresantes se predice que las relaciones mutualistas entre plantas (facilitación) cobrarán mayor peso, lo que generalmente se traduce en una agregación espacial entre plantas facilitadoras y facilitadas. En este sentido, VALIENTE-BANUET & VERDÚ (2007) han propuesto que cuando las interacciones de facilitación predominan en la comunidad se observa una tendencia hacia la sobredispersión filogenética (VALIENTE-BANUET & VERDÚ 2013). Este patrón está bien documentado en el caso de comunidades mediterráneas sometidas

al estrés hídrico estival (VALIENTE-BANUET *et al.* 2006). La facilitación en la vegetación de Sierra Nevada está también documentada con respecto a la dispersión, la herbivoría y los recursos hídricos (GÓMEZ-APARICIO *et al.* 2004). No obstante, cabe también esperar que en suelos químicamente estresantes para las plantas los efectos sean similares, favoreciéndose la facilitación en la captación de nutrientes (OVIEDO *et al.* 2014). Para probar esta hipótesis, en este proyecto se investiga si existe un gradiente de facilitación entre suelos nevadenses de características muy contrastadas, desde los más estresantes (dolomías) hasta los menos limitantes (calizas, micaesquistos).

La inclusión de objetivos a distintos niveles de organización biológica (i.e. flora, comunidad, especie, población) nos permite interrelacionar procesos macro y microevolutivos. Si bien el salto entre la macro y la microevolución es uno de los grandes retos pendientes de la biología evolutiva actual, se puede conseguir una buena aproximación con la elección de un grupo adecuado de organismos que ejemplifique bien los patrones que se observan para la biota. Para la aproximación microevolutiva se ha elegido el género *Helianthemum* (*Cistaceae*) que, integrado por un centenar de especies que se distribuyen por gran parte del hemisferio norte, tiene su mayor centro de diversidad en el oeste y sur de la región mediterránea (APARICIO *et al.* 2017). Las floras recientes (LÓPEZ-GONZÁLEZ 1993; BLANCA *et al.* 2009) incluyen unos 44 taxones en la Península Ibérica, de los que el 75% se encuentra en el sur y el sureste. De éstos, el 77% son endémicos ibéricos o íbero-magrebíes, y cerca del 20% son exclusivos de las montañas Béticas. Las especies ibéricas de *Helianthemum* muestran una importante variación en sus rasgos fenotípicos y estrategias reproductivas. Así, existen desde hierbas anuales hasta plantas perennes fruticasas y sufruticasas, con distintas estrategias que van desde la autogamia hasta la alogamia en distintos grados (TÉBAR *et al.* 1997). Si además sumamos

la variabilidad existente en lo referente tanto al tamaño y coloración de las flores como al número de estambres y óvulos, resulta evidente la importancia de los sistemas de reproducción en la historia evolutiva del linaje. La mayoría de los taxones del género presentan áreas de distribución restringidas, pero en su conjunto crecen en una gran diversidad de sustratos y altitudes. Sierra Nevada es un marco ideal para este estudio pues, gracias a su gradiente altitudinal y su gran diversidad de hábitats, concentra más de la mitad de las especies de *Helianthemum* presentes en la Península Ibérica, así como el 75% del endemismo ibérico y magrebí del género. Además, el género cuenta con dos taxones que son endémicos exclusivos de Sierra Nevada (*H. pannosum* y *H. apenninum* subsp. *estevei*). Por tanto, este grupo de plantas es ideal también para estudiar procesos microevolutivos de adaptación a diferentes ambientes edáficos y de altitud que ocurren en Sierra Nevada.

En este proyecto se someten a prueba distintas hipótesis que vienen interesando desde hace mucho tiempo a evolucionistas, biogeógrafos, botánicos y ecólogos. En particular, aprovechando (i) la alta diversidad de condiciones ambientales de Sierra Nevada y el arco Bético-Rifeño, (ii) el buen conocimiento florístico que se tiene de la región, y (iii) la existencia de herramientas cada vez más potentes para elaborar hipótesis filogenéticas, se estudian los mecanismos ecológicos y evolutivos responsables de la generación y el mantenimiento de los ensamblajes de plantas de Sierra Nevada en su correspondiente contexto geográfico. Para ello, se abordan las siguientes escalas espaciales y niveles de organización: 1. La flora vascular completa del arco Bético-Rifeño, del que se tiene un conocimiento florístico como pocas veces ocurre en un «hotspot» de tal calibre; 2. La flora vascular de las montañas andaluzas de cierta altitud, que permite comparar sus patrones de diferenciación con los de la flora de Sierra Nevada, la más alta de ellas; 3. La flora leñosa de Sierra Nevada;

4. Las comunidades de plantas leñosas de Sierra Nevada, analizando la diversidad filogenética y funcional en relación a la elevación y al sustrato;
5. Las poblaciones de algunas especies clave de *Helianthemum* en Sierra Nevada, que ejemplifican los procesos de diferenciación microevolutiva detectados.

MATERIAL Y MÉTODOS

La flora Bético-Rifeña a distintas escalas

Para conocer el número de especies y subespecies vegetales presentes en el arco Bético-Rifeño y particularmente en Sierra Nevada, así como su distribución geográfica aproximada, se elaboraron listas florísticas completas a partir de las tres floras estándar del área (Andalucía Occidental: VALDÉS *et al.* 1987; Andalucía oriental: BLANCA *et al.* 2009; Rif: VALDÉS *et al.* 2002), determinando la presencia o ausencia de cada taxón en las comarcas naturales reconocidas para Andalucía y el norte de Marruecos en dichas floras. Posteriormente, se consideraron solo las comarcas que aproximadamente coinciden con los límites del arco Bético-Rifeño para determinar la distribución de cada taxón en la región, aunque también se consideró la distribución general fuera del territorio para determinar el grado de endemismo.

Para estudiar los patrones de diferenciación en las montañas Béticas (incluyendo Sierra Nevada), se eligieron ocho sierras del arco Bético con una altitud mínima de 1900 m y con litologías dominantes contrastadas (Sierra de las Nieves, Sierra de Tejeda-Almijara, Sierra Nevada calcárea, Sierra Nevada silíceo, Sierra de Gádor, Sierra de los Filabres, Sierra de Cazorla y Sierra de María-Los Vélez). La flora completa de cada sierra se compiló a partir de catálogos florísticos publicados entre 1987 y 2009 (las referencias están disponibles en MOLINA-VEGAS *et al.* 2015a), y los taxones se clasificaron según su rango de elevación

en tres categorías (1: 700-1300 m; 2: 1300-1800 m y 3: 1800-2700 m, basado en BLANCA *et al.* 2009). Con esto se pudo compilar la flora de cada nivel altitudinal dentro de cada sierra. Únicamente Sierra Nevada (3482m) alcanza altitudes superiores a 2700m y por tanto los datos recopilados en este nivel altitudinal no se pudieron comparar. Además, las especies se caracterizaron según su forma biológica y una serie de rasgos funcionales relacionados con la resistencia al estrés ambiental, la estrategia reproductiva y la regeneración (HERRERA 1984). Estos rasgos permiten inferir procesos de adaptación y filtrado de hábitat en el ensamblaje de la flora de cada sierra y nivel altitudinal. Los detalles metodológicos se describen con detalle en MOLINA-VEGAS *et al.* (2015a).

Por otro lado, se compiló una lista exhaustiva de la flora leñosa del Parque Nacional de Sierra Nevada a partir de catálogos disponibles que se han ido actualizando progresivamente (LORITE 2016). Se consideraron como leñosas aquellas especies que presentan leño en alguna parte aérea (fanerófitos y caméfitos), lo que excluye a los hemicriptófitos. Las determinaciones dudosas se resolvieron recurriendo a la flora estándar de la región (BLANCA *et al.* 2009) y a observaciones directas en el campo. Esta lista sirvió de referencia para elaborar filogenias específicas de la flora del Parque Nacional (véase «barcoding» genético más abajo).

El estudio del ensamblaje de las comunidades de plantas leñosas de Sierra Nevada se centró en dos gradientes altitudinales dentro de cada uno de los tres tipos de sustratos dominantes (i.e. micaesquistos, calizas y dolomías). Dentro de cada gradiente altitudinal (N = 6) se delimitaron tres niveles de elevación (1300, 1650 y 1950 m) y dentro de cada nivel se delineó un transecto de 75 x 1 m. en el que se contó el número de individuos de cada especie leñosa presente. Además, se anotó la posición espacial relativa de cada planta según tres categorías (a cielo abierto, bajo

la cobertura de otra planta, dando cobertura a otra planta) como indicador de las posibles interacciones (competitivas vs. facilitadoras) entre especies (VERDÚ *et al.* 2009). En cada transecto se tomó una muestra de suelo para su análisis físico y químico (macro y micronutrientes) y los valores obtenidos se sometieron a un análisis de componentes principales para sintetizar la información redundante. Por último, las comunidades se caracterizaron funcionalmente tomando muestras de hojas para medir el área foliar específica y la proporción C:N foliar de las poblaciones de cada especie, y se recopiló información sobre la altura de las plantas y la duración de la floración a nivel de especie haciendo uso de la literatura existente (BLANCA *et al.* 2009).

A partir de las listas florísticas de las comarcas naturales, niveles de elevación dentro de sierras y de los datos de comunidades se estimó la diversidad taxonómica, filogenética y funcional empleando diversos índices (véanse detalles abajo). Para conocer el papel de la elevación, el sustrato y el clima sobre la diferenciación de la flora Bético-Rifeña y nevadense, se relacionaron los distintos componentes de la diversidad biológica con variables ecológicas obtenidas para cada área (i.e. comarca, nivel de elevación, comunidad) a partir de diversos repositorios públicos (HIJMANS *et al.* 2005, REDIAM 2011) o de la información obtenida directamente en el campo (i.e. muestras de suelo). No fue posible usar variables litológicas para las comarcas naturales africanas por ausencia de información equiparable. Se usaron técnicas de regresión múltiple usando tanto variables simples como matrices de distancias (véase MOLINA-VEGAS *et al.* 2013, 2015a,b 2016, 2017 para más detalles).

Elaboración de filogenias

Se elaboró una filogenia molecular y ultramétrica (i.e. datada) a nivel de género para toda la flora de la región Bético-Rifeña. Para ello,

se recopilaron secuencias de marcadores plastidiales (rbcL, matK, ndhF, trnL-F) y nucleares (ITS1, ITS2) disponibles en repositorios de datos genéticos (GenBank) para más del 99% de los géneros presentes en la región. Sobre esta base de datos se aplicaron técnicas mixtas de construcción de supermatrices y superárboles (ROQUET *et al.* 2013) basadas en máxima verosimilitud y aplicando modelos de reloj molecular para su calibración (véanse detalles metodológicos en MOLINA-VEGAS & ROQUET 2014). La filogenia resultante fue usada en su totalidad o podada convenientemente para representar los distintos subconjuntos de especies en las distintas escalas de análisis (comarcas naturales, niveles de elevación en sierras, comunidades). La incertidumbre de la resolución filogenética dentro de los géneros se solventó siguiendo el método más apropiado en cada caso (véase MOLINA-VEGAS *et al.* 2015a,b, 2016, 2017).

Por último y de forma complementaria, la diversidad filogenética de la flora leñosa del Parque Nacional de Sierra Nevada se estimó en base a filogenias construidas con secuencias de «barcoding» (código de barras genético), obtenidas a propósito a partir de un individuo recolectado en campo por cada especie y subespecie de la lista florística. Los marcadores usados fueron los plastidiales matK, rbcLa y trnH-psbA (KRESS *et al.* 2009), y los nucleares ITS1 e ITS2, aunque se presentan solo resultados preliminares de los dos primeros. El «barcoding» resulta particularmente recomendable cuando se quiere conocer la diversidad filogenética en conjuntos amplios de especies con historias evolutivas diversas a un cierto nivel de detalle (e.g. especies o subespecies, LAHAYE *et al.* 2008).

Índices de diversidad

La diversidad filogenética alfa (dentro de cada sitio de muestreo) se estimó para la flora de las comarcas y niveles altitudinales dentro de sierras

usando (i) el índice de diversidad filogenética PD (i.e. el sumatorio de todas las ramas de la filogenia que conectan las especies de cada sitio; FAITH 1992) y (ii) la distancia filogenética media entre las especies de cada sitio (MPD; WEBB et al. 2002). La diversidad filogenética beta (recambio entre sitios) se estimó como la fracción de la longitud de rama de la filogenia no compartida entre dos sitios cualesquiera (MOLINA-VENEGAS et al. 2015a,b). Asimismo, se calculó la señal filogenética (i.e. el grado de constricción filogenética que presenta el parecido entre las especies) de los rasgos fenotípicos funcionales compilados para las floras de las distintas sierras Béticas (MOLINA-VENEGAS et al. 2015a). De esta forma se pudo determinar hasta qué punto un rasgo está presente por coancestría en contraposición a otros procesos (e.g. adaptación). A nivel de comunidad, la diversidad filogenética alfa y beta se estimó con métodos de partición aditiva de la varianza (JOST 2007). Para detalles sobre los índices de diversidad taxonómica y funcional empleados véase MOLINA-VENEGAS et al. (2013, 2015a, 2016).

Para determinar la distribución espacial de la antigüedad de los linajes se empleó el índice de endemismo filogenético relativo (RPE, MISHLER et al. 2014), una medida de biodiversidad basada en el concepto de endemismo filogenético (i.e. concentración geográfica de la historia evolutiva, ROSAUER et al. 2009) que permite diferenciar entre centros de paleoendemismo y neoendemismo usando filogenias datadas en el tiempo (véase MOLINA-VENEGAS et al. 2017).

Relaciones filogenéticas del género *Helianthemum* en la Península Ibérica y diferenciación ecológica y genética en poblaciones de Sierra Nevada

La reconstrucción filogenética del género *Helianthemum* elaborada para tratar de conocer las relaciones entre las especies presentes en la Península Ibérica se basó en secuencias de ADN

nuclear (ITS1 e ITS2) y plastidial (*ndhF*, *psbA-trnH*, *trnL-trnF*) obtenidas para un total de 95 taxones representativos de todo el género en toda su área de distribución del género. De estos 95 taxones, 43 están presentes en la península Ibérica. Algunas de estas secuencias fueron obtenidas *ad hoc* a partir de material procedente tanto del campo como de herbarios (con las correspondientes autorizaciones) y todas se analizaron mediante técnicas de máxima verosimilitud con RAXML BlackBox server (<http://embnet.vital-it.ch/raxml-bb/>, último acceso 25 Enero 2017) (STAMATAKIS et al. 2008) e inferencia Bayesiana con MrBayes v.3.2.6 (RONQUIST et al. 2012).

Para determinar la influencia de la distribución (amplia vs. endémica), la ecología (sustrato estresante de dolomías vs. calizas) y rasgos reproductivos en la diferenciación del género *Helianthemum* se eligieron cuatro especies o subespecies propias de Sierra Nevada: dos taxones estrictamente endémicos de dolomías (*Helianthemum pannosum* y *H. apenninum* subsp. *estevae*) y dos emparentados pero más ampliamente distribuidos con poblaciones en casi todos los tipos de suelos (*H. cinereum* subsp. *rotundifolium* y *H. apenninum* subsp. *apenninum*). Se eligieron dos sitios de Sierra Nevada con presencia de ambas litologías y se muestrearon al azar 155 plantas entre 1260 y 2230 m de elevación. De cada individuo se tomó tejido foliar fresco para extracción de ADN, así como flores y botones florales para estimar diversos parámetros reproductivos (tamaño floral, separación entre anteras y estigma, razón polen/óvulos). En cada punto de muestreo se tomaron muestras de suelo para análisis físico y químico (macro y micronutrientes). Por último, se caracterizó el vecindario de cada individuo anotando el número de plantas conoespecíficas y la cobertura total de especies leñosas en un radio de 5 m.

Los parámetros de diversidad y estructura genética poblacional se estimaron mediante el uso de marcadores de microsatélite nucleares (a partir

de una prueba de transferibilidad de 12 pares de cebadores diseñados previamente para *H. cinereum* subsp. *rotundifolium*). Para cada taxón se calculó el número observado y efectivo de alelos, la heterocigosidad esperada y observada y el coeficiente de endogamia (F_{is}). La estructura genética del conjunto de individuos de los cuatro taxones muestreados fue analizada mediante agrupamiento bayesiano en STRUCTURE 2.3.4. (PRITCHARD *et al.* 2000) para evaluar si constituyen entidades evolutivas independientes o si, por el contrario, están sujetas a evolución reticular. Los posibles efectos geográficos en los patrones de diferenciación se determinaron mediante un test de Mantel y construyendo autocorrelogramas espaciales. Para inferir el efecto del sistema de reproducción y del microhábitat (vecindario) en los parámetros de diversidad genética de cada taxón, los valores de los parámetros genéticos fueron contrastados frente a los valores de las variables florales medidas y de las variables de vecindario. Por último, se analizó la correlación entre las matrices de distancias genéticas y edáficas para ver los posibles efectos del tipo de sustrato en los índices de diversidad genética.

RESULTADOS

La flora Bético-Rifeña como contexto de la flora nevadense

Un primer análisis usando solo información florística (sin información filogenética) reveló patrones interesantes. Se registraron un total de 4450 especies y subespecies vasculares nativas para la región en su conjunto (Andalucía y el norte de Marruecos). El 91% de estos taxones están presentes en las comarcas que conforman el arco Bético-Rifeño y, dentro de éstos, el 16,5% es endémico del mismo en sentido estricto. Del conjunto de especies endémicas, el 72,7% están presentes solo en la parte europea del «hotspot», el 19,3% en la parte africana y el 7,9% restante es compartido entre ambos continentes. Es

destacable la gran semejanza florística existente entre las comarcas que conforman el Estrecho de Gibraltar a ambas orillas del «hotspot» (Fig. 1).

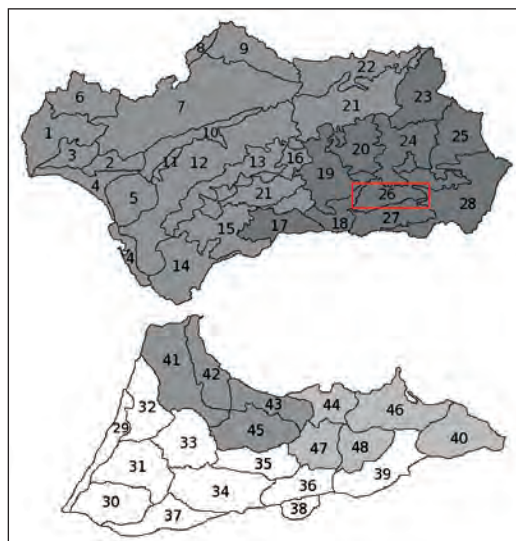


Fig. 1. Análisis jerárquico de clasificación (UPGMA) aplicado sobre la matriz florística de taxones x comarcas en la región de estudio. La escala de grises representa grupos florísticamente homogéneos con elevado apoyo estadístico («bootstrap»). Nótese cómo el Rif occidental se asemeja más florísticamente a las comarcas de Andalucía occidental que al resto de comarcas norteafricanas. El recuadro rojo señala la posición aproximada del Parque Nacional de Sierra Nevada, que incluye áreas de las comarcas 18 (Trevénque-Almijara) y 26 (Nevada-Filabres) (modificado de MOLINA-VENEGAS *et al.* 2103).

En cuanto a la riqueza de especies dentro de las comarcas Bético-Rifeñas, es de notar una desigual distribución de la diversidad, en particular para los taxones endémicos (que tradicionalmente han pesado mucho en la delimitación de «hotspots»). Así, la riqueza de especies endémicas se relacionó positivamente con valores de precipitación elevados durante el periodo de sequía estival y con mayores oscilaciones térmicas, características que comparten las comarcas más montañosas de la región de estudio (Fig. 2). Los valores de riqueza alcanzados por las comarcas de la parte africana son claramente más bajos, con alguna notable

excepción (e.g. Rif occidental), lo que podría deberse en parte a un menor esfuerzo de muestreo en la parte africana del «hotspot». Por otra parte, la diversidad florística beta muestra también una relación estrecha con las distintas variables ambientales consideradas, aunque el patrón es diferente según se aplique a todo el «hotspot» Bético-Rifeño o solo a la parte Bética. En el arco Bético se observa un efecto significativo de la litología (únicamente para los taxones endémicos) y del clima, disminuyendo lógicamente el efecto de la distancia espacial al reducirse el ámbito geográfico. No obstante, se observa un importante componente de variación correlacionada entre variables ambientales (Fig. 3).

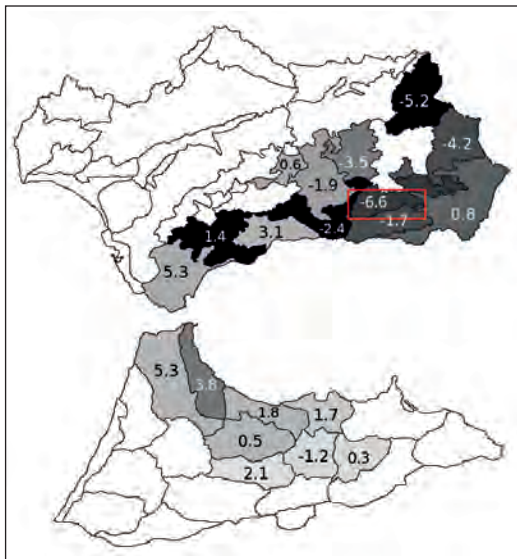


Fig. 2. Relación entre diversidad taxonómica alfa de endemismo en las comarcas Bético-Rifeñas y variables ambientales resumidas en un eje multivariante (análisis de componentes principales, se incluyen los valores de cada comarca Bético-Rifeña). Los valores negativos representan mayor precipitación de verano y oscilación térmica respectivamente. Por tanto, los valores de mayor endemismo (color negro en la escala de grises) ocurren donde estas variables climáticas alcanzan valores más altos (R^2 ajustado = 0,28, $P < 0,01$ en la gráfica). Las comarcas en blanco no se consideraron para este análisis, porque quedan fuera del arco Bético-Rifeño o bien representan zonas no montañosas. Las comarcas representadas en Sierra Nevada son «Nevada-Filabres» (-6,6) y «Trevenque-Almijara» (-2,4) (modificado de MOLINA-VEGAS et al. 2013)

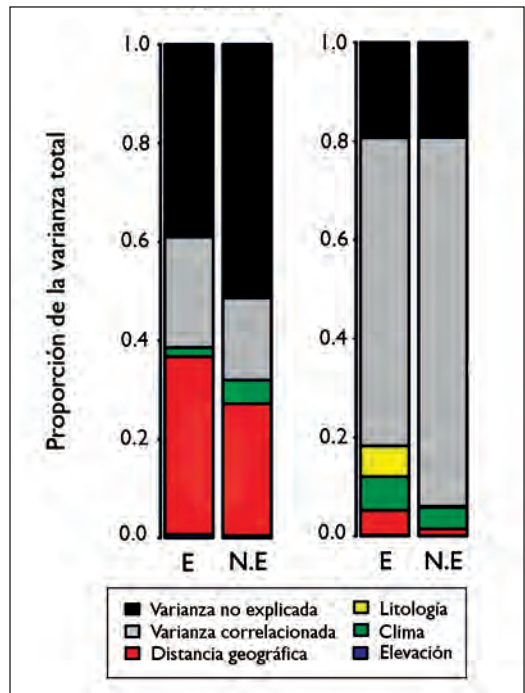


Fig. 3. Proporción de la varianza en diversidad taxonómica beta (recambio de taxones entre comarcas) explicada por distintas variables ambientales (climáticas, litológicas, altitudinales y distancia geográfica). Se consideran todo el arco Bético-Rifeño y las sierras Béticas por separado, dado que en el Rif no se pudo considerar la litología por falta de información equiparable. Los datos se consideraron separadamente para especies endémicas (E) y no endémicas (NE). Modificado de MOLINA-VEGAS et al. (2013).

Patrones filogenéticos en el «hotspot» Bético-Rifeño

Se encontró que las comarcas andaluzas muestran una mayor diversidad filogenética (PD) que las africanas. La distancia filogenética media (MPD) es mayor en las comarcas más occidentales (i.e. mayor dispersión filogenética) de ambas partes del «hotspot» y menor (i.e. mayor agrupamiento filogenético) en las más orientales (Fig. 4). En general las comarcas orientales son más elevadas, secas y frías que las occidentales, factores ambientales correlacionados con estas diferencias en diversidad. Las comarcas

representadas en el Parque Nacional de Sierra Nevada no destacan por presentar valores extremos. Trevenque-Almijara tiende hacia la sobredispersión filogenética mientras que Nevada-Filabres lo hace hacia el agrupamiento, aunque los valores son cercanos a un patrón azaroso en ambos casos. En cuanto a la diversi-

dad filogenética beta, se observa que el recambio en ramas terminales de la filogenia tiende a ocurrir entre comarcas situadas en regiones diferentes (europea vs. africana), mientras que el recambio en ramas profundas de la filogenia tiende a ocurrir entre comarcas dentro de la misma región (Fig. 5).

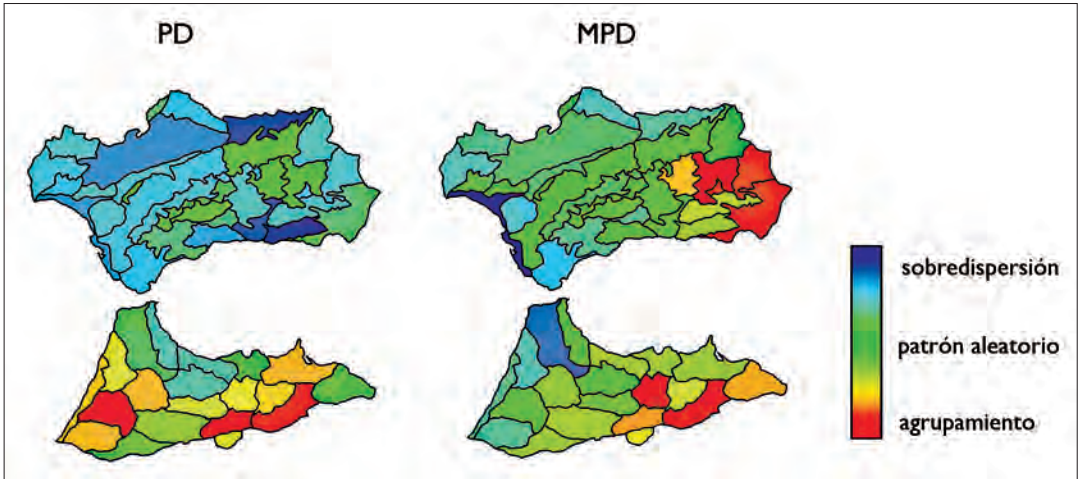


Fig. 4. Representación de la diversidad filogenética (PD) y de la distancia filogenética media (MPD) para las angiospermas de las comarcas de Andalucía y el Rif (modificado de MOLINA-VEGAS et al. 2015b).

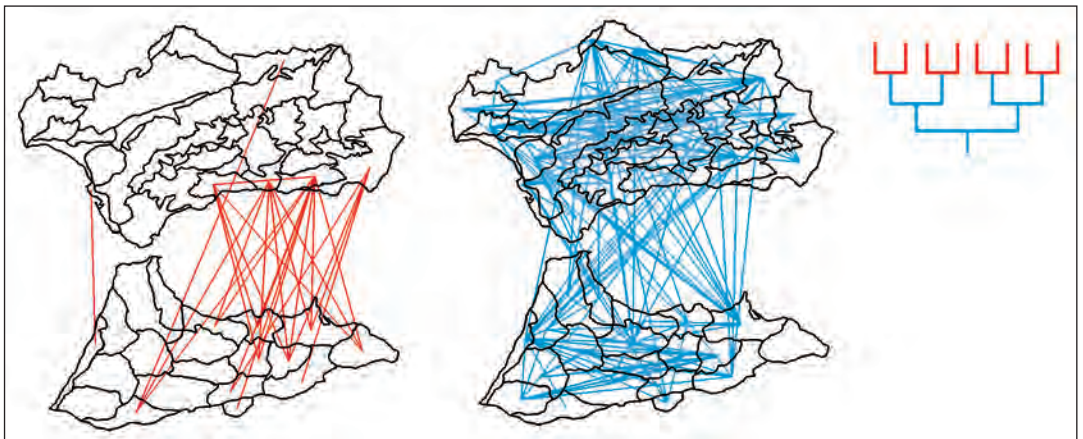


Fig. 5. Representación gráfica de la diversidad filogenética beta de las comarcas de Andalucía y el Rif. Las líneas rojas conectan comarcas de diversidad filogenética beta menor de lo esperado al azar (i.e. el recambio ocurre hacia las ramas terminales de la filogenia), mientras que las líneas azules conectan comarcas con valores superiores a los esperados por azar (i.e. el recambio implica nodos profundos de la filogenia). El árbol de la derecha ejemplifica un bajo recambio filogenético (ramas en color rojo) frente a un recambio en ramas profundas (ramas en color azul) (modificado de MOLINA-VEGAS et al. 2015b).

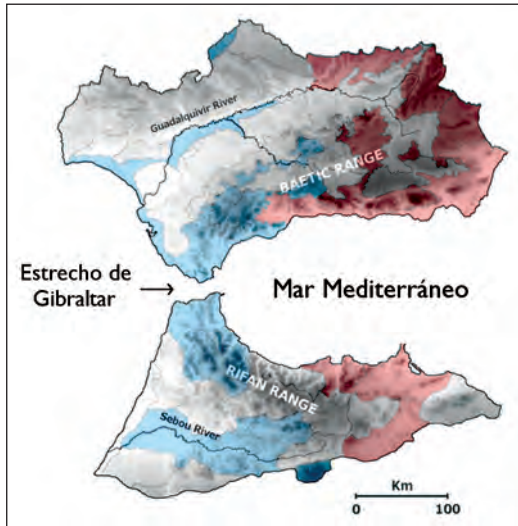


Fig. 6. Mapa de Andalucía y el Rif en el que se representan las áreas con un elevado nivel de paleoendemismo (por encima del percentil 75 en la distribución de endemismo filogenético relativo, RPE) y neoendemismo (por debajo del percentil 25 en RPE) en color azul y rojo respectivamente, en relación al conjunto de la flora endémica del «hotspot» (modificado de MOLINA-VEGAS *et al.* 2017).

La datación de la filogenia empleada sirvió para determinar la distribución regional de la antigüedad de los linajes y los posibles correlatos ambientales que la explican. Así, se pudo diferenciar en términos absolutos entre centros de neoendemismo y de paleoendemismo, que presentan distribuciones contrastadas (Fig. 6). El paleoendemismo se concentra en las comarcas más occidentales, sobre todo en la región más cercana al Estrecho de Gibraltar, mientras que el neoendemismo se concentra en las comarcas montañosas orientales. Todo apunta a que un clima benigno y húmedo, proclive a actuar como refugio, favorece el paleoendemismo, mientras que zonas de compleja orografía y sustratos contrastados de origen reciente (orogenia alpina) favorecen el neoendemismo. La Sierra Nevada silíceica no muestra una tendencia concreta hacia ninguno de los dos tipos de endemismo. Sin embargo, un sub-análisis en el que se descontaron los linajes aislados disyuntos (e.g. boreo-alpinos)

muestra que la Sierra Nevada silíceica emerge como un centro de paleoendemismo rodeado de centros de neoendemismo, como la comarca Trevenque-Almijara (que incluye las dolomías de Sierra Nevada), que resultó ser el principal centro de neoendemismo del «hotspot».

La flora de las montañas Béticas como modelo para estudiar los efectos de la altitud y el sustrato en los procesos de diferenciación

La compilación de la flora de las distintas sierras Béticas produjo una lista total de 1982 especies o subespecies de eudicotiledóneas. Se encontró que la diversidad filogenética (PD) corregida por la riqueza de especies (SESpd) disminuye con la elevación, aunque solo muestra diferencias significativas en el nivel altitudinal superior (Fig. 7).

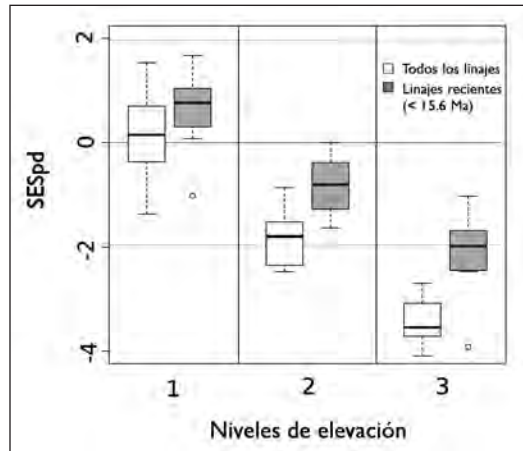


Fig. 7. Diversidad filogenética corregida por la riqueza de especies (SESpd) en los tres niveles de elevación considerados (N = 8 sierras Béticas). 1, 700–1300 m; 2, 1300–1800 m; 3, 1800–2700 m. Las líneas punteadas marcan los umbrales de significación (error nominal alfa = 5%) y la línea continua indica el valor de diversidad filogenética esperado por azar (modificado de MOLINA-VEGAS *et al.* 2015a).

En cuanto a la diversidad beta en los niveles altitudinales de las sierras, no se encontró una

correlación significativa global entre las tasas de recambio florístico y filogenético ($r=-0,03$). La consecuencia de este hecho es que los patrones de diversidad beta florística y filogenética son bien diferentes (Fig. 8), un resultado que advierte de que el primero no es necesariamente un subrogado del segundo y justifica la aproximación filogenética. La diversidad filogenética beta muestra diferencias claras entre niveles altitudinales dentro de cada sierra, pero no entre sierras para el mismo nivel altitudinal, especialmente cuando se tienen en cuenta todos los linajes, no solo los endémicos del arco Bético-Rifeño. Resulta

notable que el recambio florístico de especies endémicas entre sierras de sustrato contrastado es muy marcado, cosa que no ocurre para el conjunto de todas las especies. La diversidad filogenética beta de la banda altitudinal superior de Sierra Nevada (2700-3482m), aunque no pueda ser comparada con otras sierras, muestra un recambio significativo y reforzado cuando se introduce la comparación con los tres niveles inferiores. No obstante, no hay una clara diferenciación filogenética entre las dos bandas superiores (3 y 4), sugiriendo que ambas comparten muchos linajes relacionados o idénticos.

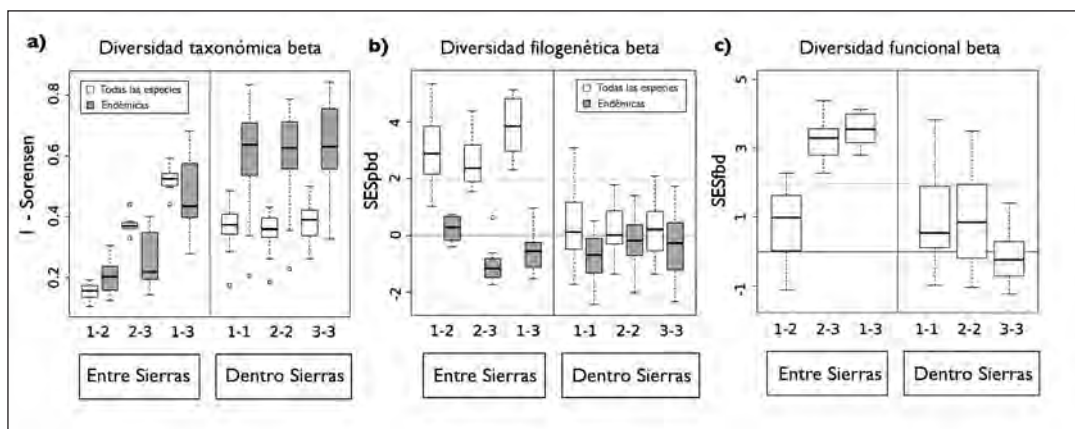


Fig. 8. Patrones de diversidad beta taxonómica (a) y filogenética (b) entre niveles altitudinales (1, 2 y 3) dentro de las sierras Béticas y entre sierras Béticas. Niveles altitudinales: 1, 700-1300 m; 2, 1300-1800 m; 3, 1800-2700 m. (c) Diversidad funcional beta basada en síndromes morfo-funcionales estimados mediante análisis multivariante de diversos rasgos fenotípicos. Las líneas punteadas marcan los umbrales de significación (error nominal $\alpha = 5\%$) y las líneas continuas indican el valor esperado por azar (solo para diversidad beta filogenética y funcional). Modificado de MOLINA-VEGAS *et al.* (2015a).

Finalmente, atendiendo a los rasgos funcionales recopilados para la flora de las sierras, todas las formas biológicas, excepto la arbórea, mostraron una fuerte señal filogenética, al igual que los ejes multivariantes que resumen la variación de los rasgos funcionales descritos en HERRERA (1984). En cuanto al efecto de la elevación o de las sierras en el recambio de rasgos funcionales, las diferencias se establecen sobre todo cuando entra en juego la comparación con el nivel altitudinal superior dentro de cada sierra, no entre sierras, debido a una fuerte diferenciación fenotípica en ese nivel.

La flora leñosa de Sierra Nevada

La diversidad florística de especies leñosas en Sierra Nevada ascendió a 326 taxones (especies o subespecies), de las cuales muchas presentaron escaso leño en la base de los tallos (caméfitos sufruticosos en las zonas más elevadas de la sierra). Casi la totalidad de esta flora pudo secuenciarse con técnicas de «barcoding». Así, se obtuvieron un total de 1131 secuencias correspondientes a 321 especies o subespecies (98,5% del total de la flora leñosa). Usando las secuen-

cias plastidiales matK y rbcLa (582 secuencias de 291 especies o subespecies: 89,3% de la flora leñosa) se elaboró una filogenia preliminar (Fig. 9) a partir de la cual se calculó la diversidad filogenética alfa de la flora leñosa de Sierra Nevada. La distancia filogenética media entre todos los pares de taxones (MPD) fue de 250.6062 Ma y la distancia filogenética media al taxón más próximo (MNTD) fue de 30.65939 Ma. La incorpora-

ción de secuencias nucleares (véase más arriba) para la resolución de esta filogenia en un futuro inmediato podría cambiar algo estos valores. La filogenia definitiva servirá de base para numerosos estudios futuros que quieran considerar el papel de la historia evolutiva en los procesos ecológicos que determinan el ensamblaje de las especies leñosas de Sierra Nevada y sus comunidades.

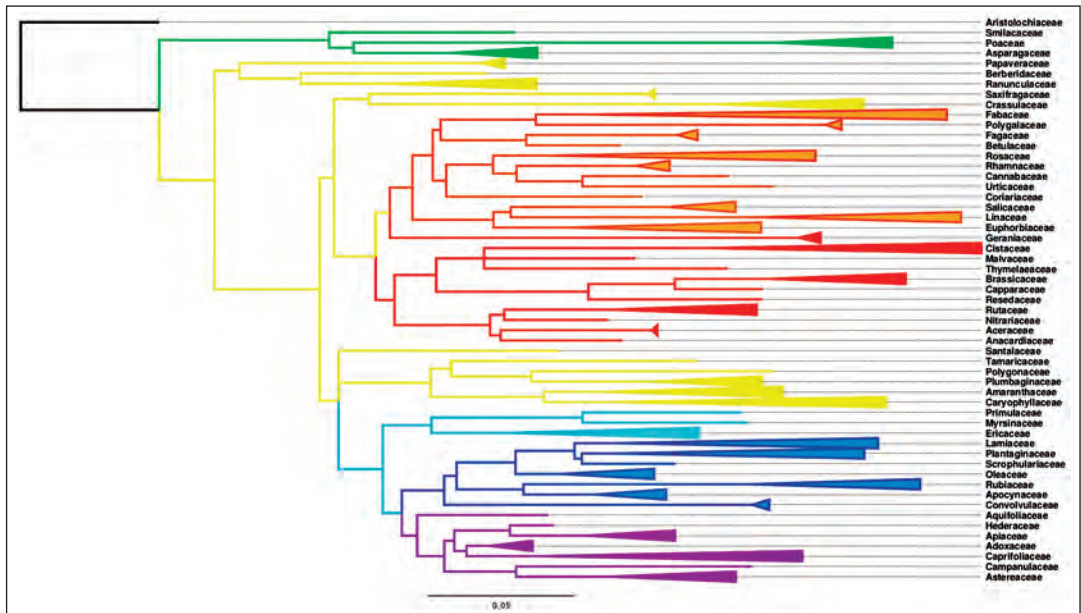


Fig. 9. Relaciones filogenéticas de los taxones leñosos de Sierra Nevada basadas en los marcadores plastidiales matK y rbcL y en inferencia bayesiana. Para mayor facilidad en la visualización se han colapsado las ramas de las especies para cada familia.

Las comunidades leñosas de Sierra Nevada

Los transectos estudiados (Fig. 10a) incluyeron un total de 77 especies leñosas. La diversidad filogenética alfa (en cada transecto) se relacionó positivamente con la elevación ($R^2 = 0,28$, $p < 0,05$), indicando que las comunidades de zonas más elevadas tienden a la sobredispersión y las más bajas al agrupamiento filogenético. La diversidad funcional muestra justo el patrón contrario (i.e. agrupamiento fenotípico en zonas

elevadas y sobredispersión en zonas bajas; $R^2 > 0,28$, $p < 0,05$), mientras que las características edáficas mostraron poca relación con las medidas de diversidad filogenética o funcional (aunque los valores promedio de los caracteres foliares a nivel de comunidad mostraron una clara relación con las propiedades físico-químicas de los suelos; Fig. 10b). Por otra parte, la diversidad filogenética beta apenas mostró correlaciones ni con las propiedades del suelo ni con la elevación. La diversidad funcional beta en duración de la floración y altura de las plantas mostró una

correlación positiva con la elevación, mientras que la diversidad funcional beta en caracteres relacionados con la tasa de crecimiento y el uso

de los nutrientes (i.e., área foliar específica SLA y razón carbono-nitrógeno foliar) se relacionó positivamente con las propiedades de los suelos.

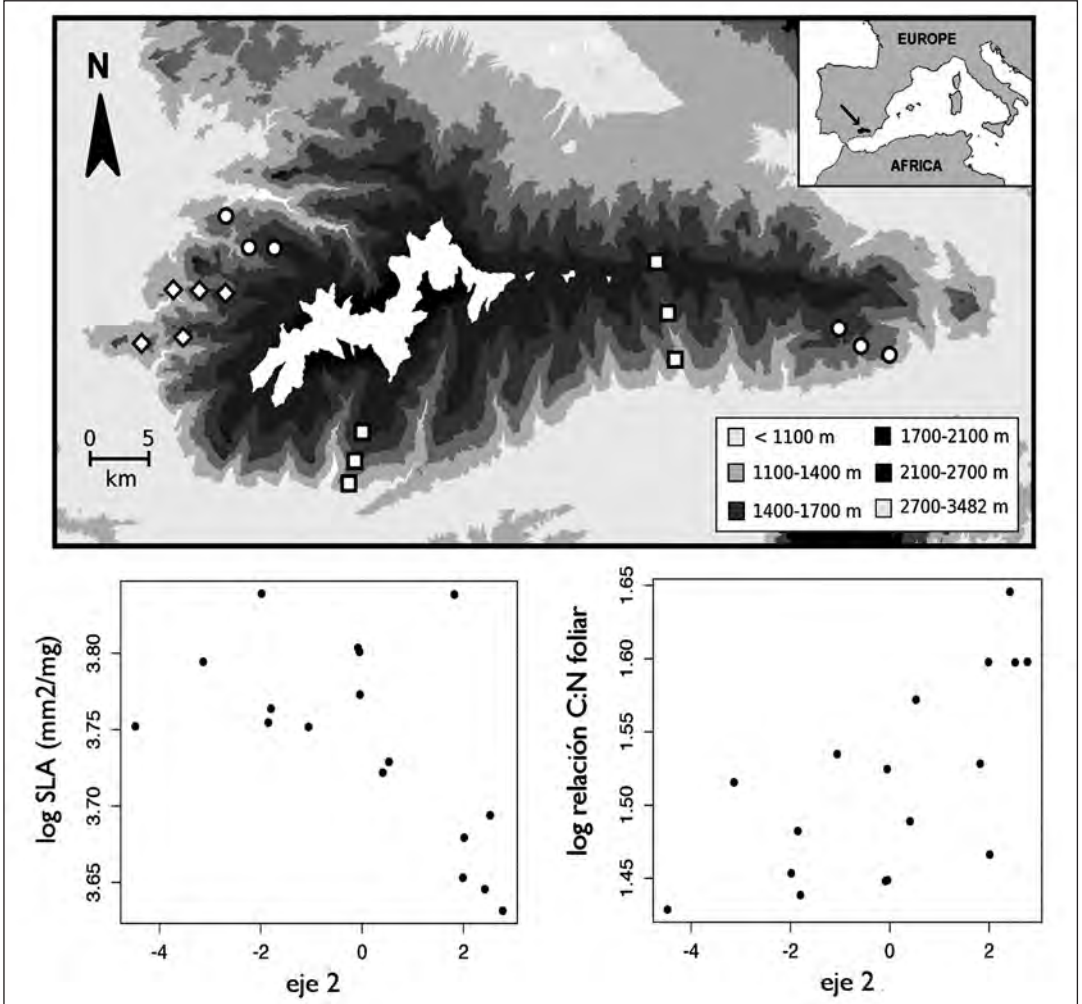


Fig. 10. a) Mapa de Sierra Nevada donde se muestra la localización de los transectos para el estudio de las comunidades leñosas en los distintos gradientes altitudinales. Círculos: calizas; cuadrados: micaesquistos; rombos: dolomías. b) Relación entre área foliar específica (SLA), proporción de C:N foliar de las comunidades leñosas de Sierra Nevada (valores promedio a nivel de comunidad) y algunas características físico-químicas de los suelos donde se desarrollan (i.e. pH y concentración de micronutrientes, eje 2 de análisis de componentes principales). Valores positivos del eje 2 indican pH básico y baja concentración de micronutrientes (modificado de MOLINA-VENEGAS *et al.* 2016).

El estudio de la distribución espacial de las plantas en estas comunidades arrojó un patrón interesante con respecto a los sustratos analizados (Fig. 11). En el más estresante de todos, el

dolomítico, las plantas protegidas por la cobertura vegetal mostraron una diferenciación considerable en sus rasgos funcionales (i.e. mayor SLA) respecto de aquéllas que crecen a cielo

abierto, sugiriendo la existencia de mecanismos de facilitación en estas comunidades. El estrés que representan las dolomías explica que las comunidades sobre ellas tuvieran el menor va-

lor medio de SLA en relación a los otros dos sustratos, donde no se apreciaron diferencias significativas en la estructura espacial de las comunidades.

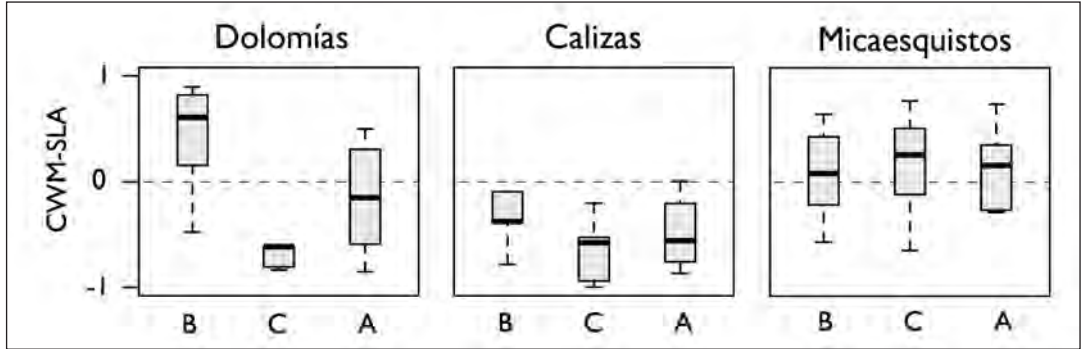


Fig. 11. Efecto de la posición espacial de las plantas (bajo cobertura, B; formando la cobertura vegetal, C; y al descubierto, A) en el valor promedio de área foliar específica estandarizado y ponderado por la abundancia de las especies (CWM-SLA) para las comunidades leñosas de Sierra Nevada sobre tres tipos de sustrato (dolomía, caliza, micaesquisto, véase Fig. 10 para la localización). Valores próximos a 1 y -1 indican valores altos y bajos de SLA respectivamente. Las líneas punteadas indican el valor de SLA esperado para cada grupo de plantas (i.e. B, C y A) en relación al conjunto de la comunidad.

Patrones y mecanismos adaptativos y de diferenciación en *Helianthemum*

El análisis detallado del género *Helianthemum* en las zonas de estudio confirma que es un modelo idóneo para estudiar los procesos de diferenciación en el «hotspot» Bético-Rifeño y en Sierra Nevada. La Península Ibérica alberga la mitad de las especies y subespecies del género (44), y dentro de ésta las provincias de Granada (26) y Almería (21) concentran en torno a la mitad de las especies ibéricas cada una de ellas. Sin llegar a tal nivel de diversidad, es también notable la acumulación de especies y subespecies en el Rif oriental, hasta 17 en la región de Garab (PAREJO-FARNÉS et al. 2013). La filogenias más reciente de que se dispone (APARICIO et al. 2017) indica que las relaciones filogenéticas respetan a grandes rasgos los tratamientos taxonómicos más aceptados a nivel de subgénero y sección (LÓPEZ-GONZÁLEZ 1993). Esto indica que la diversidad de taxones reportada tiene una base evolutiva clara, al menos en las

ramas más profundas del género. Una filogenia completa recientemente publicada para todo el género muestra que estos patrones se mantienen (APARICIO et al. 2017).

El estudio microevolutivo de los cuatro taxones elegidos (Fig. 12) reveló patrones interesantes relacionados con características reproductivas de estos o con las condiciones ecológicas en que viven. Así, la estructura genética del conjunto de plantas analizadas respeta bien la identidad taxonómica a nivel de especie, pero no para las subespecies de *H. apenninum* (Fig. 13). En cuanto a los parámetros genéticos poblacionales hubo claras diferencias en el coeficiente de endogamia (Fis), con valores altos para *H. apenninum* subsp. *apenninum* (0,33) y *H. apenninum* subsp. *estevei* (0,23), y bajos para *H. pannosum* (0,05) y *H. cinereum* subsp. *rotundifolium* (0,04). Esta diferenciación se vio explicada asimismo por la relación inversa entre el Fis y la razón polen/óvulos de los individuos. Así, los taxones de elevada razón polen/óvulos (usualmente asociado a la alogamia:

H. cinereum subsp. *rotundifolium* y *H. pannosum*) tienen un bajo Fis y lo contrario ocurre con los taxones con un valor bajo en esta razón (asociado a autogamia, *H. apenninum* subsp. *apenninum* y *H. apenninum* subsp. *estevei*). Por último, la relación entre la matriz de distancias genéticas y las

matrices de características ambientales fue significativa para *H. apenninum* subsp. *estevei* (suelos, $p=0,01$), *H. cinereum* subsp. *rotundifolium* (distancias geográficas, $p=0,03$) y *H. pannosum* (distancias geográficas, $p=0,02$), mientras que el efecto del vecindario no fue significativo en ningún caso.

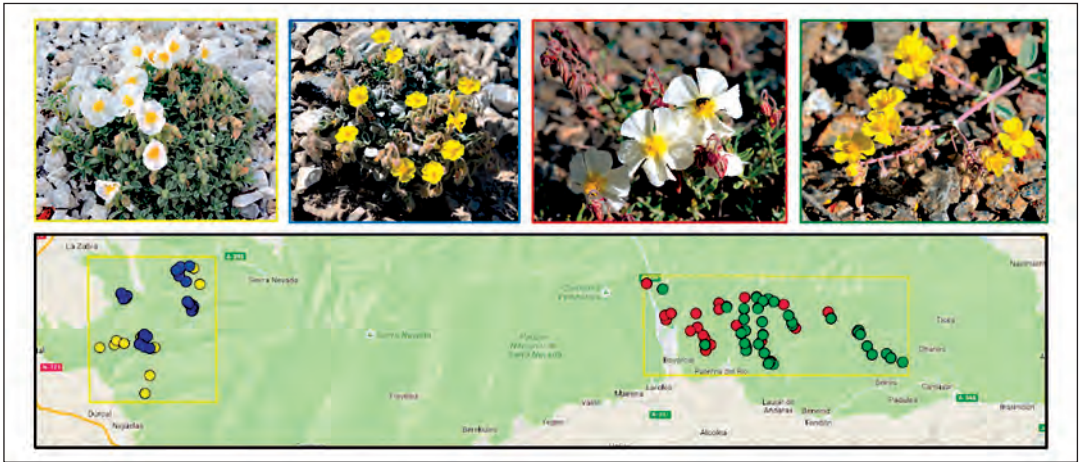


Fig. 12. Taxones incluidos en el estudio poblacional de *Helianthemum* y localización en Sierra Nevada de las muestras tomadas para el estudio, de izquierda a derecha: *H. apenninum* subsp. *estevei* (amarillo), *H. pannosum* (azul), *H. apenninum* subsp. *apenninum* (rojo), *H. cinereum* subsp. *rotundifolium* (verde).

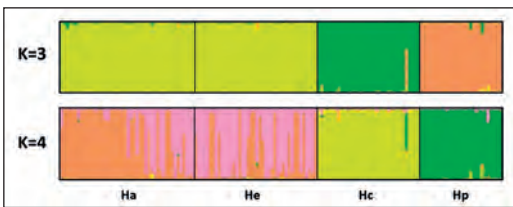


Fig. 13. Resultados del análisis STRUCTURE para datos de microsatélites nucleares en **Ha**, *H. apenninum* subsp. *apenninum*; **He**, *H. apenninum* subsp. *estevei*; **Hc**, *H. cinereum* subsp. *rotundifolium*; **Hp**, *H. pannosum*, para K=3 y K= 4 grupos (colores diferentes) en Sierra Nevada.

DISCUSIÓN

Patrones de diversidad florística regional y procesos que la explican

La magnífica oportunidad que representa tener una flora completa y actualizada para todas las partes que conforman el arco Bético-Rifeño ha

permitido cuantificar patrones que antes solo se intuían (MÉDAIL & QUÉZEL 1997). Así, empezamos a tener una idea comprensiva del peso relativo de los factores climáticos, geográficos y litológicos en los patrones de diversidad alfa y beta para todo el «hotspot». Aunque el papel de la litología en la diferenciación aún permanece inexplorado en el norte de África, es remarkable que se haya cuantificado por primera vez para la mitad europea del «hotspot» (i.e. Andalucía), como ha sido determinado para otras regiones de clima mediterráneo (KRUCKEBERG 2006; ALLSOPP *et al.* 2014). En cualquier caso, las partes europea y africana del «hotspot» son en buena medida equivalentes en su historia, geomorfología y clima (VALDÉS 1991) y el análisis más detallado de la parte europea puede servir en buena medida de guía para plantear en el futuro una aproximación similar en el lado africano.

El notable papel de la litología sobre la diversidad de endemismo, en comparación con la diversidad de taxones no endémicos, es especialmente interesante. Algunos autores señalan que esto es una evidencia de la baja capacidad dispersiva de los linajes endémicos mediterráneos (LAVERGNE et al. 2004), que son consecuencia del aislamiento provocado por la orografía y la posterior diferenciación debida a la fuerte selección ejercida por los diferentes sustratos. El desacople que se observa entre la diversidad beta taxonómica y filogenética de linajes endémicos entre sierras de sustratos contrastados supone una evidencia más a favor de esta hipótesis (MOLINA-VENEGAS et al. 2015a).

Nuestros resultados apoyan algunos conceptos precursores como los altos valores de diversidad florística beta ya anotados para toda la región mediterránea (THOMPSON 2005), o la unidad de la flora regional a ambos lados del Estrecho de Gibraltar (VALDÉS 1991; ARROYO 1997; GALÁN DE MERA & VICENTE ORELLANA 1997), para la que algunos autores ya habían señalado algunas causas (dispersión, establecimiento) y sus consecuencias (escasa diferenciación genética y filogenética) (RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ et al. 2008; LAVERGNE et al. 2013). A mayor distancia del Estrecho, la diferenciación florística y de procesos subyacentes es progresivamente mayor. Es decir, la gran diferencia no se establece justo en el Estrecho, sino entre las altas cordilleras Béticas y Rifeñas separadas por el mar de Alborán.

Conocer la historia evolutiva de los linajes (filogenia) hace posible inferir apropiadamente los procesos que han generado la biodiversidad florística actual en ambas partes del «hotspot» Bético-Rifeño. Así, la distribución diferente de la diversidad filogenética beta profunda y superficial ofrece una explicación clave. Una diversidad filogenética beta basada en ramas terminales entre Andalucía y el Rif está en consonancia con un escenario de diferenciación alopatrica de linajes recientes (con posterior diversificación paralela en ambas partes del «hotspot»), posiblemente facilitado

por la última apertura del Estrecho de Gibraltar hacia finales del Mioceno (MOLINA-VENEGAS et al. 2015b). Por el contrario, dentro de cada una de las dos zonas del «hotspot» el recambio filogenético ocurre entre linajes profundos en la filogenia. Así, en la parte más occidental de cada una de las dos regiones se han refugiado a través de las épocas geológicas linajes propios de climas más húmedos (LAVERGNE et al. 2013), debido a la conservación del nicho (véase por ej. *Laurus*: RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ & ARROYO 2011). En consecuencia, se observa una gran sobredispersión filogenética en esas zonas. Por otra parte, en las regiones orientales de Andalucía y el Rif, más elevadas debido a procesos orogénicos relativamente recientes, solo algunos linajes colonizaron y persistieron para después radiar intensamente por adaptación a condiciones muy diferentes (e.g. sustratos contrastados) sobre poco espacio, con el consiguiente agrupamiento filogenético (MOLINA-VENEGAS et al. 2015b). El análisis de la distribución del endemismo en función de su antigüedad proporciona unos resultados consistentes con los patrones de diversidad filogenética alfa y beta: centros de paleoendemismo hacia el oeste y centros de neoendemismo hacia el este, ligados a climas bien contrastados, en el pasado y en el presente (MOLINA-VENEGAS et al. 2017). Finalmente, el fuerte recambio de linajes profundos que se observa a lo largo de los gradientes altitudinales de las sierras Béticas podría deberse en parte a un mecanismo de filtrado de hábitat actuando sobre caracteres fenotípicos que muestran una elevada señal filogenética (MOLINA-VENEGAS et al. 2015a).

La diversidad y los procesos históricos y ecológicos en la flora y las comunidades de Sierra Nevada

La flora leñosa de Sierra Nevada

El uso de índices de diversidad basados en la identidad taxonómica ha estado muy extendido

en la práctica de la ecología de comunidades y la biogeografía descriptiva desde mediados del siglo xx. Por tanto, existe una base de datos muy amplia que ha permitido obtener patrones globales, regionales y locales de los correlatos ecológicos de esos índices, incluyendo el más sencillo, la riqueza de especies (MARGALEF 1998; MAGURRAN 2003). Por el contrario, el uso de índices de diversidad filogenética y funcional es mucho más reciente y aún debe desarrollarse mucho, dados los métodos filogenéticos cada vez más potentes y las herramientas analíticas y de cálculo cada vez más sofisticadas. Estas metodologías, junto con la creciente disponibilidad de datos filogenéticos, permitirán incorporar el efecto de la historia evolutiva en los distintos patrones macroecológicos a escala global y regional (i.e. considerando la historia geológica de las biotas), abriéndose un campo de gran futuro como en su día hicieron los estudios clásicos de diversidad. En nuestro caso, hemos empezado a estimar la diversidad filogenética de las especies leñosas de Sierra Nevada (a partir de la filogenia local generada con técnicas de “barcoding”) con idea de compararla con la de otros sistemas. De forma preliminar, los valores de diversidad filogenética parecen ser algo más bajos que los de otros sistemas mediterráneos de condiciones menos estresantes (menor altitud, sustratos más benignos; e.g. VERDÚ & PAUSAS 2007), probablemente debido a un cierto agrupamiento filogenético mediado por filtrado de hábitat a nivel regional. Por limitaciones del alcance de este proyecto, no es posible ofrecer aún una comparación con otras regiones del «hotspot». En la medida en que estas bases de datos sean cada vez más frecuentes y se puedan establecer estas comparaciones, el valor de estos datos irá incrementándose.

Las comunidades leñosas de Sierra Nevada

El estudio de las comunidades leñosas de Sierra Nevada revela un efecto opuesto de la elevación

sobre la diversidad alfa filogenética y funcional (MOLINA-VENEGAS *et al.* 2016). Este patrón se fortalece cuando se incluye la abundancia de las especies en las comunidades, indicando que las especies responsables del patrón son además dominantes. Estos resultados apuntan a que los filtros ambientales impuestos por la altitud en Sierra Nevada determinan los conjuntos de especies que conviven a través de rasgos fenotípicos convergentes en la evolución. En otras palabras, a medida que aumenta la altitud las especies se parecen en sus rasgos fenotípicos pero son filogenéticamente más distantes entre sí. Esto es esperable en floras y comunidades mediterráneas, en las que la adaptación local ha ocurrido repetidamente en grupos (e.g. familias) cosmopolitas o de distribución amplia (LAVERGNE *et al.* 2013). Aunque no podemos determinar con exactitud los mecanismos (e.g. facilitación, exclusión competitiva) que determinan la tendencia hacia una mayor sobredispersión filogenética con la altitud, es esperable que este patrón sea en parte un subproducto de la facilitación propia de ambientes estresantes, como los de alta montaña (ANTHELME *et al.* 2014; CAVIERES *et al.* 2016). Por el contrario, la mayor agrupación filogenética en zonas menos elevadas de Sierra Nevada hace pensar que los filtros allí son diferentes y tal vez más drásticos, como una combinación de fuerte estrés hídrico y suelos muy pobres. En este caso, solo ciertos grupos de plantas habrían sido capaces de adaptarse mediante rasgos fenotípicos particulares. De forma más exagerada, es lo que parece ocurrir con la adaptación a suelos salinos que muestran preferentemente determinadas familias (e.g. quenopodiáceas, tamaricáceas), en la que la mayoría de sus representantes muestran rasgos adaptativos similares (FLOWERS *et al.* 2010).

Conocer los mecanismos implicados en el origen y mantenimiento de la diversidad requiere del estudio de las interacciones entre las especies que conforman las comunidades. Como primera aproximación, la disposición

espacial de unas plantas respecto de otras puede permitir inferir procesos de competencia y facilitación. Los resultados obtenidos en las comunidades sugieren que tanto mecanismos de filtrado de hábitat (que promueven el agrupamiento fenotípico) como relaciones facilitadoras entre plantas (que promueven la dispersión fenotípica) en sustratos particularmente estresantes como las dolomías pueden determinar en última instancia la diversidad funcional de estas comunidades. No es de extrañar que las plantas sobre dolomías muestren un área foliar específica menor, constituyendo un síndrome morfológico en respuesta a condiciones de estrés que ha sido ampliamente reconocido (MOTA et al. 2008). Es notable que la elevación no muestre apenas influencia en la diferenciación funcional de este carácter dentro de las comunidades, quizás debido a que las diferencias de altitud no son lo suficientemente dramáticas en el intervalo estudiado.

***Helianthemum*, un caso modelo para estudiar adaptación y diferenciación en el «hotspot» Bético-Rifeño y en Sierra Nevada**

La distribución de la diversidad taxonómica y filogenética del género *Helianthemum* parece ser paralela, confluyendo en el sureste de la Península Ibérica y el noroeste de África los valores más elevados (PAREJO-FARNÉS et al. 2013). No obstante, los datos filogenéticos disponibles son preliminares. La falta de resolución encontrada a nivel de especie y subespecie parece estar relacionada con la alta plasticidad fenotípica, los posibles eventos de hibridación e introgresión y sobre todo con una diferenciación reciente y rápida probablemente conducida por fenómenos de adaptación local, que han dejado poco rastro en la filogenia obtenida (PAREJO-FARNÉS et al. 2013; APARICIO et al. 2017). De hecho, *Helianthemum* es uno de los mejores ejemplos de grupos que aparentemente han evolucionado

en condiciones de clima mediterráneo reciente en la cuenca, y por tanto de diversificación probablemente posterior al Plioceno (APARICIO et al. 2017; HERRERA 1992).

El estudio microevolutivo de los cuatro taxones propios de Sierra Nevada sujetos a distribuciones y condiciones edáficas contrastadas arroja alguna luz sobre los procesos subyacentes de diferenciación, que no parece ligada al tipo de sustrato sino a la identidad de los taxones, es decir, a su coancestría. Así, las dos subespecies de *H. apenninum*, a pesar de estar sobre sustratos bien diferentes, muestran escasa diferenciación genética. Sin embargo, en consonancia con una asociación estricta a suelos derivados de dolomías, *H. apenninum* subsp. *estevei* sí muestra patrones de diferenciación entre individuos ligados a condiciones edáficas contrastadas. Es decir, cuando estas condiciones son diferentes (algo raro dentro de este taxón) los individuos son genéticamente diferentes también, probablemente debido a la estricta adaptación al sustrato dolomítico. En otras especies solo la distancia geográfica actúa como el principal predictor de la distancia genética, como es de esperar cuando no hay un patrón especial de diferenciación debida a condiciones locales. Finalmente, los rasgos reproductivos de las especies parecen ser críticos a la hora de explicar los parámetros genéticos poblacionales estimados, particularmente aquéllos relacionados con la alogamia, como la alta producción de polen o el mayor tamaño floral.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al personal del Parque Nacional de Sierra Nevada la continua ayuda logística para el desarrollo del trabajo de campo. Juan Carlos Rubio (IGME, Granada) proporcionó información geológica indispensable para el trabajo de campo en Sierra Nevada. Adrián Escudero, José María Iriondo, María Begoña García

y Miguel Verdú ayudaron en diversas partes del estudio en lo que se refiere a muestreos, análisis e interpretaciones. Sara Martínez ayudó en los muestreos de campo y análisis de laboratorio y de datos con las poblaciones de *Helianthemum* en Sierra Nevada. Clara Parejo-Farnés colaboró con el trabajo de laboratorio y análisis de la filogenia de *Helianthemum*. Federico Rodríguez Gómez y Domingo Martos Rueda colaboraron como voluntarios en los muestreos y Pedro Cruces González ayudó en calidad de alumno interno en el laboratorio. Finalmente, pero no menos importante, debemos agradecer a todos

los botánicos andaluces, españoles y extranjeros, presentes y pasados, que han contribuido a que el «hotspot» Bético-Rifeño tenga una de las floras mejor conocidas de entre todas las regiones de alta biodiversidad del Mediterráneo, lo que ha permitido realizar muchos de los análisis macroecológicos para poner en contexto la flora y vegetación de Sierra Nevada. Todas las tareas realizadas para llevar a cabo estas investigaciones fueron financiadas por el proyecto que, con el mismo título que este artículo, fue financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (ref. 296/2011).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLSOPP, N.; JONATHAN, F.; COLVILLE, G. y VERBOOM, A. (eds.) (2014): Fynbos: Ecology, Evolution, and Conservation of a Megadiverse Region. OUP Oxford.
- ANACKER, B. L. y STRAUSS, S. Y. (2014): The geography and ecology of plant speciation: range overlap and niche divergence in sister species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 2013-2980.
- (2016): Ecological similarity is related to phylogenetic distance between species in a cross-niche field transplant experiment. *Ecology* 97: 1807-1818.
- ANTHELME, F.; CAVIERES, L. A. y DANGLES, O. (2014): Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science* 5: 387.
- APARICIO, A.; MARTÍN-HERNANZ, S.; PAREJO-FARNÉS, C. I.; ARROYO, J.; LAVERGNE, S.; YESILYURT, E.; ZHANG, M. L.; RUBIO, E. I. y ALBALADEJO, R. G. (2017): Phylogenetic reconstruction of the genus *Helianthemum* (Cistaceae) using plastid and nuclear DNA-sequences: Systematic and evolutionary inferences. *Taxon* 66: 868-885.
- ARROYO, J. (1997): Plant diversity in the region of the strait of Gibraltar: a multilevel approach. *Lagascalia* 19: 393-404.
- BERTNESS, M. D. y CALLAWAY, R. (1994): Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.
- BLANCA, G.; CUETO, M.; MARTÍNEZ-LIROLA, M. J. y MOLERO-MESA, J. (1998): Threatened vascular flora of Sierra Nevada (Southern Spain). *Biological Conservation* 85: 269-285.
- BLANCA, G.; LÓPEZ, M. R.; LORITE, J.; MARTÍNEZ, M. J.; MOLERO, J.; QUINTAS, S.; RUIZ, M.; VARO, M. A. y VIDAL, S. (2001): Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía y Universidad de Granada.
- BLANCA, G.; CABEZUDO, B.; CUETO, M.; FERNÁNDEZ LÓPEZ, C. y MORALES TORRES, C. (2009): Flora vascular de Andalucía oriental. 4 vols. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- CALLAWAY, R. (2007): Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Berlin.
- CASTRO-PARGA, I.; SAIZ, J. C. M.; 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.
- CAVIERES, L. A.; HERNÁNDEZ-FUENTES, C.; SIERRA-ALMEIDA, A. y KIKVIDZE, Z. (2016): Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Functional Ecology* 30: 52-59.
- COWLING, R. M.; RUNDEL, P. W.; LAMONT, B. B.; KALIN ARROYO, M. y ARIANOUTSOU, M. (1996): Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 362-366.
- FAITH, D. P. (1992): Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- FAVARGER, C. (1972): Endemism in the montane floras of Europe. En: D. H. Valentine (ed). *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. pp. 191-204. Academic Press, London, UK.

- FLOWERS, T. J.; GALAL, H. K. y BROMHAM, L. (2010): Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology* 37: 604-612.
- GALÁN DE MERA, A. y VICENTE ORELLANA, J. A. (1997): Phytogeographical characterization of SW Cádiz (Spain) and its relationship with the Tingitanean Peninsula (Morocco). *Lagascalia* 19: 609-616.
- GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; GÓMEZ, J. M.; HÓDAR, J. A.; CASTRO, J. y BARAZA, E. (2004): Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- GÓMEZ-CAMPO, C.; BERMUDEZ-DE-CASTRO, L.; CAGIGA, M. J. y SÁNCHEZ-YÉLAMO, M. D. (1984): Endemism in the Iberian peninsula and Balearic Islands. *Webbia* 38: 709-714.
- HERRERA, C. M. (1984): Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica* 5: 7-34.
- (1992): Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140: 421-446.
- HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G. y JARVIS, A. (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- HÓDAR, J. A.; ZAMORA, R. y CAYUELA, L. (2011): Climate change and the incidence of a forest pest in Mediterranean ecosystems: can the North Atlantic Oscillation be used as a predictor? *Climatic Change* 113: 699-711.
- JOST, L. (2007): Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- KRESS, W. J.; ERICKSON, D. L.; JONES, F. A.; SWENSON, N. G.; PEREZ, R.; SANJUR, O. y BERMINGHAM, E. (2009): Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 18621-18626.
- KRUCKEBERG, A. R. (1986): An essay: the stimulus of unusual geologies for plant speciation. *Systematic Botany* 11: 455-463.
- (2006): Introduction to California soils and plants serpentine, vernal pools, and other geobotanical wonders. University California Press.
- LAHAYE, R.; VAN DER BANK, M.; BOGARIN, D.; WARNER, J.; PUPULIN, F.; GIGOT, G.; MAURIN, O.; DUTHOIT, S.; BARRACLOUGH, T. G. y SAVOLAINEN, V. (2008): DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 2923-2928.
- LAVERGNE, S.; THOMPSON, J. D.; GARNIER, E. y DEBUSSCHE, M. (2004): The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107: 505-518.
- LAVERGNE, S.; HAMPE, A. y ARROYO, J. (2013): In and out of Africa: how did the Strait of Gibraltar affect plant species migration and local diversification? *Journal of Biogeography* 40: 24-36.
- 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.
- LOIDI, J.; CAMPOS, J. A.; HERRERA, M.; BIURRUN, I.; GARCÍA-MIJANGOS, I. y GARCÍA-BAQUERO, G. (2015): Eco-geographical factors affecting richness and phylogenetic diversity patterns of high-mountain flora in the Iberian Peninsula. *Alpine Botany* 125: 137-146.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, G. (1993): *Helianthemum*. En: S. Castroviejo et al. (eds.) *Flora Iberica*, vol. III. Servicio de Publicaciones de CSIC, Madrid.
- LORITE, J. (2016): An updated checklist of the vascular flora of Sierra Nevada (SE Spain). *Phytotaxa* 261: 1-57.
- MAGURRAN, A. E. (2003): *Measuring Biological Diversity*. Wiley-Blackwell.
- MARGALEF, R. (1998): *Ecología*, 8.ª ed. Omega, Barcelona.
- MATÍAS, L.; ZAMORA, R. y CASTRO, J. (2012): Rare rainy events are more critical than drought intensification for woody recruitment in Mediterranean mountains: a field experiment simulating climate change. *Oecologia* 169: 833-844.
- MAYFIELD, M. M. y LEVINE, J. M. (2010): Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085-1093.
- MÉDAIL, F. y QUÉZEL, P. (1997): Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals 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.
- MISHLER, B. D.; KNERR, N.; GONZÁLEZ-OROZCO, C. E.; THORNHILL, A. H.; LAFFAN, S. W. y MILLER, J. T. (2014): Phylogenetic measures of biodiversity and neo-and paleoendemism in Australian Acacia. *Nature Communications* 5: 1-10.
- MOLINA-VEGAS, R. y ROQUET, C. (2014): Directional biases in phylogenetic structure quantification: a Mediterranean case study. *Ecography* 37: 572-580.
- MOLINA-VEGAS, R.; APARICIO, A.; PINA, F. J.; VALDÉS, B. y ARROYO, J. (2013): Disentangling environmental correlates of vascular plant biodiversity in a Mediterranean hotspot. *Ecology and Evolution* 3: 3879-3894.
- MOLINA-VEGAS, R.; APARICIO, A.; SLINGSBY, J. A.; LAVERGNE, S. y ARROYO, J. (2015a): Investigating the evolutionary assembly of a Mediterranean biodiversity hotspot: deep phylogenetic signal in the distribution of eudicots across elevational belts. *Journal of Biogeography* 42: 507-518.
- MOLINA-VEGAS, R.; APARICIO, A.; LAVERGNE, S. y ARROYO, J. (2015b): The building of a biodiversity hotspot across a land-bridge in the Mediterranean. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282: 20151116.
- (2016): How soil and elevation shape local plant biodiversity in a Mediterranean hotspot. *Biodiversity and Conservation* 25: 1133-1149.
- (2017): Climatic and topographical correlates of plant palaeo-and neoendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Annals of Botany*, 119: 229-238.
- MOTA, J. F.; MEDINA-CAZORLA, J. M.; NAVARRO, F. B.; PÉREZ-GARCÍA, F. J.; PÉREZ-LATORRE, A.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, P.; TORRES J. A.; BENAVENTE, A.; BLANCA, G.; GIL, C.; LORITE, J. y MERLO, M. E. (2008): Dolomite flora of the Baetic ranges glades (south Spain). *Flora* 203: 359-375.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B. y KENT, J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- OVIEDO, R.; FAIFE-CABRERA, M.; NOA-MONZÓN, A.; ARROYO, J.; VALIENTE-BANUET, A. y VERDÚ, M. (2014): Facilitation allows plant coexistence in Cuban serpentine soils. *Plant Biology* 16: 711-716.
- PAREJO-FARNÉS, C.; ALBALADEJO, R. G.; ARROYO, J. y APARICIO, A. (2013): A phylogenetic hypothesis for *Helianthemum* (Cistaceae) in the Iberian Peninsula. *Botanica Complutensis* 37: 83.
- PRITCHARD, J. K.; STEPHENS, M. y DONNELLY, P. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- RAVEN, P. H. (1973): The evolution of Mediterranean floras. En: F. DI CASTRI y H. A. MOONEY (eds.): *Mediterranean type ecosystems, origin and structure*. Springer, Berlin.
- REDIAM (2011): Red de Información Ambiental de Andalucía. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio (<http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>)
- RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F. y ARROYO, J. (2011): *Climate Change, Ecology and Systematics*. En: T.R. Hodgkinson, M.B. Jones, S. Waldren & J.A.N. Parnell (eds.) Cambridge University Press.
- RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F.; PÉREZ-BARRALES, R.; OJEDA, F.; VARGAS, P. y ARROYO, J. (2008): The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quaternary Science Reviews* 27: 2100-2117.
- RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D. L.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LARGET, B.; LIU, L.; SUCHARD, M. A. y HUELSENBECK, J. (2012): MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61: 539-542.
- ROQUET, C.; THUILLER, W. y LAVERGNE, S. (2013): Building megaphylogenies for macroecology: taking up the challenge. *Ecography* 36: 13-26.
- ROSAUER, D.; LAFFAN, S. W.; CRISP, M. D.; DONNELLAN, S. C. y COOK, L. G. (2009): Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology* 18: 4061-4072.
- SCHLUTER, D. (2000): *The ecology of adaptive radiation*. Oxford UP, Oxford.
- STAMATAKIS, A.; HOOVER, P. y ROUGEMONT, J. (2008): A rapid bootstrap algorithm for the Raxml web servers. *Systematic biology* 57: 758-771.
- TÉBAR, F. J.; GIL, L. y LLORENS, L. (1997): Reproductive biology of *Helianthemum apenninum* (L.) Mill. and *H. caput-felis* Boiss. (Cistaceae) from Mallorca (Balearic Islands, Spain). *Acta Botanica Malacitana* 22: 53-63.

- THOMPSON, J. D. (2005): *Plant Evolution in the Mediterranean*. Oxford UP, Oxford.
- VALDÉS, B. (1991): Andalusia and the Rif. Floristic links and common flora. *Botanika Chronica* 10: 117-124.
- VALDÉS, B.; FERNÁNDEZ GALIANO, E. y TALAVERA, S. (eds.) (1987): *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Ketres, Barcelona.
- VALDÉS, B.; REJDALI, M.; ACHHAL EL KADMIRI, A.; JURY, J. L. y MONTSERRAT, J. M. (eds.) (2002): *Catalogue des plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- VALIENTE-BANUET, A. y VERDÚ, M. (2007): Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10: 1029-1036.
- (2013): Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 44: 347-366.
- VALIENTE-BANUET, A.; RUMEBE, A. V.; VERDÚ, M. y CALLAWAY, R. M. (2006): Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of USA* 103: 16812-16817.
- VERDÚ, M. y PAUSAS, J. (2007): Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology* 95: 1316-1323.
- VERDÚ, M.; REY, P. J.; ALCÁNTARA, J. M.; SILES, G. y VALIENTE-BANUET, A. (2009): Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology* 97: 1171-1180.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPECK, M. A. y DONOGHUE, M. J. (2002): Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- WIENS, J. J. (2004): Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58: 193-197.