

La diversidad florística vascular española

Vascular plant diversity in Spain

Juan Carlos Moreno Saiz

*Departamento de Biología (Botánica)
Universidad Autónoma de Madrid.
Calle Darwin 2, E-28770 Madrid.
jcarlos.moreno@uam.es*

PALABRAS CLAVE: Biodiversidad, Flora, Endemismo, Conservación, península Ibérica, islas Baleares, islas Canarias

KEY WORDS: Biodiversity, Flora, Endemism, Conservation, Iberian Peninsula, Balearic Islands, Canary Islands

RESUMEN

Se describe la diversidad de la flora vascular española y el estado de conocimiento que se tiene sobre la misma. Se hace un repaso sobre los orígenes de los elementos florísticos ibéricos, baleáricos y canarios a la luz de los últimos trabajos publicados. Se ponen al día las cifras en cuanto a riqueza y endemidad, así como las pautas geográficas de la diversidad florística española y las causas subyacentes. Por último se resume su grado de amenaza, de protección legal y de conservación.

ABSTRACT

A description of the Spanish vascular flora and its current state of knowledge are provided. These pages show an overview of the origins of the Iberian, Balearic and Canary floristic elements in the light of recent published works. Updated figures of vascular plant richness and endemism are given, and their geographical diversity patterns are discussed in relation to underlying processes. Finally, the conservation status of the Spanish flora is summarized, and the effectiveness of the management measures taken to prevent its extinction is revised.

1. INTRODUCCIÓN

La flora española se cuenta entre las más ricas de su entorno geográfico, tanto si nos referimos a su componente criptogámica como a la fanerogámica, aunque en este artículo nos ocuparemos exclusivamente de lo que atañe a las plantas vasculares, es decir a los helechos y sus afines, a las gimnospermas y a las angiospermas españolas.

A lo largo de estas páginas se hará una breve descripción histórica de su origen, y se hablará de su riqueza, reparto geográfico y endemidad. También se resumirá su grado de amenaza, de protección legal y de conservación. La exposición abordará los patrones de diversidad del país en su conjunto, pero

también prestará atención particular a los existentes por separado en la España peninsular y en los archipiélagos de Baleares y Canarias. Asimismo, se procurará en todo momento mostrar al lector el grado de robustez que otorgamos a los datos y pautas a los que se haga referencia, es decir, al estado en que está nuestra investigación botánica y a qué preguntas tienen aún una respuesta incierta – siempre dentro de la propia lógica científica, que da pocas cosas, o ninguna, por sentadas e inmutables con el avance del conocimiento–.

Si quisiéramos examinar la flora española en comparación con la de otros países y territorios de nuestro entorno europeo, mediterráneo y macaronésico, no nos podríamos basar directamente en la publicación de una Flora que hubiera catalogado la complejidad taxonómica total de nuestro país, sino que deberíamos hacerlo apoyados en obras de referencia de ámbito geográfico más amplio (p.e. TUTIN *et al.*, 1964-1980; GREUTER *et al.*, 1981-1989; HANSEN & SUNDING, 1993; MÉDAIL & QUÉZEL, 1997; GREUTER, 2008). A diferencia de buena parte de los países europeos, no contamos todavía en nuestro país con una Flora moderna terminada, ni siquiera con un catálogo completo –aunque está en marcha una *check-list* por iniciativa ministerial y encargo al equipo de *Flora iberica* del Jardín Botánico de Madrid– de los taxones que integran este patrimonio natural. Tal falta de información hipoteca en cierta manera las estadísticas que se van a dar a lo largo del capítulo, y sin duda cabe endosarla al debe de los botánicos españoles, máxime cuando estamos viviendo desde hace una o dos décadas la época histórica en que más profesionales de la Botánica haya habido nunca en ejercicio en nuestro país.

La flora vascular de las islas Baleares y de la península Ibérica –incluyendo la porción portuguesa continental– se lleva estudiando conjuntamente desde principios de los años 80, cuando comenzó el proyecto *Flora Iberica*, aún en curso y que finalizará previsiblemente a mediados de la presente década. En su pausado progresar tiene previsto publicar 21 volúmenes (algunos dobles), de los que 16 han visto ya la luz (CASTROVIEJO, 1986-2010), lo que representa aproximadamente el 75% del total previsto de taxones. Por lo que se refiere al archipiélago atlántico, no existe tampoco una *Flora Canaria*, ni siquiera en proyecto, aunque sí contamos con un listado de especies y subespecies elaborado a instancias del gobierno canario hace pocos años (ACEBES GINOVÉS *et al.*, 2004).

La Corología, es decir el estudio de las áreas de distribución de las plantas españolas, ha avanzado muy deprisa en los últimos años, gracias sobre todo al empuje que ha proporcionado la existencia de internet. Varios centros de investigación han creado recursos electrónicos para hacer del dominio público sus datos corológicos, procedentes de citas bibliográficas, pliegos de herbario, inventarios de vegetación, etc. Se ha logrado sobrepasar así, casi de golpe, la limitación que suponía publicar en papel atlas de distribución de plantas y unos pocos mapas al año en revistas especializadas como *Fontqueria* o *Botanica Complutensis*.

El proyecto Anthos nació en 2000, fruto de la colaboración entre el CSIC y la Fundación Biodiversidad, para hacer accesible la información bibliográfica y las bases de datos generadas al amparo de *Flora iberica*, y particularmente para mostrar esta información a través de un geoportal en internet. Hasta la fecha ha incorporado 1,3 millones de registros procedentes de revistas y otras publicaciones científicas, de bases de datos florísticas regionales y, en mucha menor medida, de pliegos de herbario. Su página web (<http://www.anthos.es>) permite consultar además nombres vernáculos, números cromosómicos, estatus de conservación e iconografía de buena parte de las especies españolas.

Otros recursos accesibles en internet muestran datos de otra naturaleza o de ámbito únicamente regional. La Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad, GBIF (<http://www.gbif.es>), ha digitalizado o sirve de soporte a diversos herbarios y colecciones de historia natural españoles. El Sistema de Información de la Vegetación Ibérica y Macaronésica (<http://www.sivim.info/sivi>) lleva desde 2007 informatizando y georreferenciando inventarios de vegetación, y actualmente ha incorporado ya más de 100.000 de ellos, totalizando por encima del 1,5 millones de citas florísticas; permite, como las aplicaciones anteriores, cartografiar los datos y exportarlos en diversos formatos. Por su parte, algunas entidades y Comunidades Autónomas han financiado proyectos de estudio de su flora y de creación de recursos electrónicos para su consulta pública:

- Proyecto ORCA del Institut d'Estudis Catalans, que lleva desde 1981 cartografiando las plantas de los Países Catalanes, y hasta la fecha ha publicado 16 entregas con más de 4.100 mapas de distribución (<http://biodiver.bio.ub.es/orca>)
- Banco de Datos de Biodiversidad de Cataluña, proyecto de la Universidad de Barcelona financiado por la Generalitat (<http://biodiver.bio.ub.es/biocat/homepage.html>)
- Atlas de Flora de Aragón, con 400.000 registros, recurso que ofrece la Diputación General de Aragón a través del Instituto Pirenaico de Ecología (<http://www.ipe.csic.es/floragon/index.php>)
- Banco de Datos Biodiversidad de la Comunidad Valenciana, con algo más de 750.000 citas (<http://bdb.cma.gva.es/web>)
- Sistema de Información de la Biodiversidad del País Vasco (<http://www.ingurumena.ejgv.euskadi.net/r49-bio/es>)

Otros enlaces permiten obtener cierta información regional, por ejemplo gracias al Proyecto BIOTA de Canarias, con acceso muy restringido de momento (<http://www.gobiernodecanarias.org/cmoyot/medioambiente/medionatural/biodiversidad/especies/bancondatos>), o al SITEB de Galicia, con información parcial aún pero en vías de alimentarse de distintas bases de datos sobre la flora gallega (http://inspire.xunta.es/siteb/acceso/banco_datos.php).

Para acabar este apartado de antecedentes y contexto general de la flora española, resulta útil hacer referencia a los estudios recientes sobre Biodiversidad y a la última reevaluación de los célebres *Hotspots*. En ella, MITTERMEIER y coautores (2005; <http://www.biodiversityhotspots.org>, rev. 15-XI-2010) incluyen a la mayor parte de Iberia y a los archipiélagos de Baleares y Canarias dentro del “punto caliente” Mediterráneo, uno de los 34 enclaves que combinan grandes dosis de diversidad con rápidos procesos de pérdida de hábitat en el planeta. El *Hotspot* Mediterráneo, que abarca desde Cabo Verde a las Azores, desde el Algarve portugués hasta Jordania, es el hábitat de 22.500 especies de plantas vasculares, más de cuatro veces el número que alberga el resto de Europa. En una superficie total de poco más de dos millones de kilómetros cuadrados viven 11.700 plantas endémicas, además de numerosos animales exclusivos. Yendo más allá, dentro de la cuenca mediterránea, en la que vastas zonas estarían profundamente transformadas desde hace siglos o milenios y donde apenas se conserva un 5% de su vegetación original, tanto Baleares como el Sistema Bético (desde Ronda hasta el Montgó alicantino) se destacan entre las diez áreas más diversas florísticamente (MÉDAIL & QUÉZEL, 1997; BLONDEL & MÉDAIL, 2009).

2. FLORA DE LA ESPAÑA PENINSULAR

El marco geográfico en el que se desenvuelve la flora ibérica es de una extraordinaria heterogeneidad, fruto de variaciones climáticas, geológicas, edáficas o altitudinales, lo que genera una amplísima oferta de hábitats para las plantas. Iberia se encuentra a caballo entre dos territorios o regiones biogeográficas: la Eurosiberiana (o Circumboreal), que incluye el eje montañoso pirenaico-cantábrico, la franja costera cantábrica al norte del mismo, y una zona galaico-portuguesa sobre cuyo límite meridional no hay acuerdo unánime –la frontera es ciertamente difusa–, y la Mediterránea, más extensa y que comprende el resto de la Península. Al estar en la frontera de dos dominios biogeográficos la Península se enriquece con plantas propias de ambas afinidades bioclimáticas, pero también con aquéllas que explotan la banda de transición, el denominado territorio Submediterráneo (BOLÒS, 1985; SÁNCHEZ DE DIOS *et al.*, 2009). También climáticos son otros factores que condicionan a la flora ibérica: a) la gran distancia que separa el interior mesetario de la línea de costa, lo que da pie a un mesoclima interior con un fuerte matiz continental; b) la existencia de cadenas montañosas en las que se suceden altitudinalmente diferentes pisos bioclimáticos, y que tienen una orientación predominante E-O que implica solanas y umbrías netas; y c) el gradiente de xericidad que se extrema hacia el sureste ibérico, donde se da un régimen de precipitaciones de carácter subdesértico. Por añadidura, para los sustratos ibéricos se suele hablar de una Iberia occidental con litologías y suelos predominantemente ácidos, frente a una Iberia oriental mayoritariamente básica. Un detalle mayor sobre las causas de esta mosaicidad ambiental ibérica puede obtenerse en este mismo volumen (SAINZ OLLERO & SÁNCHEZ DE DIOS, 2011).

Para hablar del origen –o mejor de los orígenes– de la flora ibérica puede echarse mano del concepto de elemento florístico, que viene a reflejar el hecho de que existen conjuntos de especies, más o menos nutridos, que comparten una determinada geografía o ciertos límites en su distribución, a veces como resultado de una historia común, a veces de una compatibilidad ambiental. Una propuesta de clasificación de tales elementos y de distribución de los mismos en la Península puede verse en COSTA *et al.* (1997: 32).

El elemento florístico predominante sería el Mediterráneo en sentido amplio, evolucionado *in situ* en torno a la cuenca del mismo nombre, y relacionado con una flora subtropical que habría sufrido una intensa criba durante el Oligoceno y llegado mermada al Plioceno (POSTIGO MIJARRA *et al.*, 2009; CARRIÓN & FERNÁNDEZ, 2009). El clima mediterráneo, con su nota distintiva que es la coincidencia de los periodos de mayor temperatura y de menor precipitación durante el verano, impone unas condiciones a las que la flora debió adaptarse, buscar refugio o sucumbir, y se considera establecido desde hace unos 3,4-3,2 millones de años, aunque cierta estacionalidad parece estar ya presente anteriormente (SUC, 1984). Esa raíz o esas afinidades subtropicales aún se dejan notar en géneros como *Ceratonia*, *Chamaerops*, *Olea*, *Phillyrea*, *Nerium* y en los *Quercus* perennifolios. Habría además taxones que ya no recordarían morfológicamente a las plantas lauroides, y que corresponderían a linajes tan diversificados *in situ* que son hoy día –podría decirse– los representantes más genuinos de la flora mediterránea: *Genista*, *Cistus*, *Thymus*, *Teucrium*, etc. (THOMPSON, 2005).

En cierta manera resulta equívoco, aunque necesario, hablar de un elemento subordinado al anterior, el Submediterráneo, que habita en la frontera entre las regiones Mediterránea y Eurosiberiana, que la transgrede en ambas direcciones y que además está muy presente en las montañas húmedas mediterráneas. Es un

conjunto amplio de plantas con adaptaciones a la estacionalidad mediterránea, que soportan bien el frío, pero que no logran sobrevivir en las variantes más secas del clima de la cuenca. En torno a la vertiente sur de Pirineos y la Cordillera Cantábrica, por todas las elevaciones de los sistemas Ibérico y Central, vemos notables muestras de una geoflora Arctoterciaria, que nos llegó de latitudes septentrionales europeas durante el Mioceno y que tiene aún amplia distribución holártica. Se trata de aciculifolios y de planifolios caducifolios de géneros como *Pinus*, *Abies*, *Acer*, *Populus*, *Ulmus*, además de *Quercus* de hoja caediza, y suelen presidir los paisajes de la banda submediterránea.

Un segundo gran elemento sería el Eurosiberiano, predominante en la franja atlántica peninsular. Algunos de sus integrantes tienen un área circunscrita al Golfo de Vizcaya y sus inmediaciones, desde Finisterre hasta Normandía o incluso las islas Británicas, y son plantas muy exigentes en humedad edáfica pero que no medran bajo los climas más fríos (*Ulex*, *Erica*, *Scilla*, *Digitalis*). Otras plantas eurosiberianas corresponderían a estirpes arctoterciarias que se extienden desde Iberia hacia Centroeuropa y aún más allá (*Fagus*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Betula*, *Alnus*, etc.), que no soportan periodos dilatados de sequía pero que sí son capaces de vivir en latitudes frías y con una época favorable reducida. Algunas de estas plantas habrían recolonizado el interior europeo, tras las oscilaciones glaciares del Pleistoceno, precisamente a partir de las penínsulas mediterráneas, donde habrían encontrado refugio durante las épocas más frías y secas y habrían dejado en ellas genotipos únicos (TABERLET *et al.*, 1998; HEWITT, 1999).

El tercer elemento sería el Endémico, muy nutrido en el territorio, y que aunaría especies evolucionadas *in situ* en Iberia, mayoritariamente tras las glaciaciones y por procesos de diferenciación alopatricos (lo que podríamos denominar neoendemismos, y muchos de los endemismos por vicarianza), con otros linajes más antiguos, que han quedado acantonados en nuestra geografía y que previsiblemente tuvieron una distribución mayor en el pasado (paleoendemismos) (BLANCA & VALLE, 1986; SAINZ OLLERO & MORENO SAIZ, 2002). Se ha publicado la cifra de 1.286 taxones endémicos de la España continental (MÉDAIL & QUÉZEL, 1997), aunque solo a la finalización de *Flora Iberica* sabremos si esta cifra se ajusta bien a la realidad.

También deben mencionarse otros elementos copiosos como son el Holártico y el de Amplia distribución, que incluirían plantas propias del hemisferio norte o de buena parte de las tierras emergidas (p.e. *Pteridium aquilinum*, *Juniperus communis*, *Urtica dioica*, *Poa annua*, etc.), así como otros minoritarios de carácter histórico que añaden complejidad y diversidad filogenética a nuestra flora:

- Paleotropical: presente en el Paleógeno en la banda latitudinal del Tethys y muy mermado en nuestros días, con testigos como *Laurus*, *Rhododendron*, *Prunus* p.p., *Buxus* o *Ilex* (BARRÓN, 2004).
- Saharo-síndico: llegado desde el sur y el este, diferenciado a partir de un heterogéneo *stock* xerofítico ancestral (*Ziziphus*, *Tamarix*, Chenopodiaceae) (THOMPSON, 2005).
- Irano-turánico: de procedencia oriental mediterránea y centroasiática, llegado durante el Messiniense o con posterioridad (*Ephedra*, Chenopodiaceae, *Artemisia*, *Stipa*).
- Boreoalpino: empujado por el avance de las glaciaciones cuaternarias, habitante tanto de las montañas mediterráneas como de las eurosiberianas ibéricas (*Lycopodium*, *Salix* p.p., *Dryas*, *Saxifraga*).

Estos elementos de carácter relicto se explican por cambios climáticos o tectónicos pasados, y comprenden especies que han conseguido permanecer refugiadas en la Península en zonas adecuadas, o que migraron a ella y se han conservado hasta nuestros días aprovechando su gran mosaicidad ambiental (montañas con diferentes orientaciones, fondos de valle, cubetas endorreicas...). Entre los estudios que han explorado qué zonas han podido servir de refugio puede mencionarse el de MÉDAIL & DIADEMA (2009), que reconoce 52 enclaves en la Región Mediterránea y concretamente 9 en la Península (región Gaditano-Algacireña, Serranía de Ronda, sierras de Segura y Cazorla, Sierra Nevada y sierra de Gata, Región Valenciana, Valle del Ebro, Sistema Central, Pirineos Sur, Pirineos Suroriental), y el aún más reciente de GONZÁLEZ SAMPÉRIZ *et al.* (2010), que amplía el espectro para mencionar refugios regionales y microrrefugios pleistocenos en la cornisa cantábrica y en las estribaciones pirenaicas.

Por último, no cabe dejar de mencionar el elemento alóctono, que comprende desde plantas introducidas adrede o por accidente desde la antigüedad, hasta neófitos que están invadiendo los medios más antropizados y, lo que es más peligroso, las comunidades seminaturales. SANZ ELORZA *et al.* (2004), sin separar alóctonas –xenófitas– de la Península y de Baleares, contabilizan 801 plantas, con Poaceae y Asteraceae a la cabeza. Su análisis pone de relieve el predominio de fanerófitas (29%) y terófitas (26%), que son mayoría las llegadas para jardinería (48%), agricultura (18%) o de forma involuntaria (16%), y que por zona de origen se sitúan en primer lugar las norteamericanas seguidas de las neotropicales.

2.1. *Diversidad taxonómica*

En la Península se cuentan 160 familias y 1.059 géneros de plantas vasculares según DOMÍNGUEZ LOZANO & SCHWARTZ (2005). Estos autores han comparado la estructura taxonómica de las floras de las cinco regiones del Globo donde existe clima mediterráneo y han visto que la Península está solo por detrás de la región sudafricana de El Cabo en cuanto a número de familias. El reparto de especies entre familias no es equitativo y, como media, un 15% de las familias concentra el 77% de las especies, lo que por otro lado no deja de confirmar una tendencia general en otras zonas del planeta.

También han examinado qué patrones taxonómicos sigue la rareza geográfica. Iberia tiene aproximadamente un 13% de plantas de área restringida –un número muy similar al que obtienen para California– y también coinciden en que, quizás contra lo que pudiera sospecharse, la inmensa mayoría de las plantas estenócoras, sean o no endémicas, pertenecen a las familias más nutridas de ambas floras. Sus análisis muestran que las familias más pequeñas (de menos de 10 especies) tienen menos rarezas geográficas de lo esperado, salvo excepciones, y que hay familias muy diversificadas en las que ocurre lo contrario: Plumbaginaceae (72 raras de 182 autóctonas), Amaryllidaceae (25/62), Asteraceae (139/810) y Lamiaceae (63/311).

Los géneros más diversificados de la flora ibérica pertenecen a las familias más comunes en ella, tal como cabría suponer de los párrafos anteriores. Hay 155 géneros con 10 o más especies, y en total suman exactamente 4.011 taxones. La Tabla I recoge los 10 primeros géneros de la flora ibérico-balear según el trabajo de DOMÍNGUEZ LOZANO & SCHWARTZ (2005).

Si bien no hay ninguna familia exclusiva española, sí hay un cierto número de géneros endémicos ibéricos. Su carácter de endemismos o no, y su número de especies y subespecies, varía de acuerdo a las tendencias taxonómicas y aun de

Tabla I. Los diez géneros con más taxones de la España peninsular y baleárica (Fuente: DOMÍNGUEZ LOZANO & SCHWARTZ, 2005).

- The ten richest genera of mainland Spain and the Balearic Islands (Source: Domínguez Lozano & Schwartz, 2005).

Género	Número de taxones
<i>Hieracium</i> L. (Asteraceae)	124
<i>Limonium</i> Mill. (Plumbaginaceae)	123
<i>Carex</i> L. (Cyperaceae)	93
<i>Centaurea</i> L. (Asteraceae)	91
<i>Alchemilla</i> L. (Rosaceae)	90
<i>Silene</i> L. (Caryophyllaceae)	80
<i>Salix</i> L. (Salicaceae)	69
<i>Ranunculus</i> L. (Ranunculaceae)	68
<i>Teucrium</i> L. (Lamiaceae)	63
<i>Saxifraga</i> L. (Saxifragaceae)	62
Total	863

los monógrafos consultados, por lo que la bibliografía ofrece una relación dispar de géneros exclusivos. La Tabla II muestra la información más actual y, en gran medida, aceptada por *Flora Iberica*.

La estimación más unánime hasta la fecha sobre el número de especies y subespecies del territorio cubierto por *Flora Iberica* es algo imprecisa y se halla en torno a las 7 500 (CASTROVIEJO, 2010 y referencias incluidas en dicho artículo), aunque aún quedan por revisar en dicha obra familias tan copiosas como son las Asteraceae y Poaceae, que harán seguramente variar esa cifra arriba o abajo. Si nos ceñimos a la España peninsular la cifra sería algo menor, de unos 6.720 taxones según MÉDAIL & QUÉZEL (1997), si bien está sujeta a similar cuota de provisionalidad. Aunque oscile ligeramente dicha estadística en el futuro próximo, un dato es elocuente: cerca del 80 % de las plantas con flores de la Unión Europea crece en la Península Ibérica, lo que insiste en la relevancia que ostenta –y en la responsabilidad que recae en– nuestro país dentro del contexto europeo y mediterráneo.

2.2. Pautas geográficas de la diversidad peninsular

Qué distribución tiene la flora vascular ibérico-balear y cuáles son los factores causales de la misma fueron las preguntas que intentó contestar el trabajo de LOBO *et al.* (2000). Para ello crearon una base de datos cartográfica con las distribuciones de 2.687 especies, registrando su presencia o ausencia en las 254 cuadrículas UTM de 50 km de lado, y reunieron información relativa a 24 variables (espaciales, topográficas, geológicas, climáticas, de usos de territorio y de heterogeneidad ambiental). Si bien la escala de trabajo era ciertamente grosera, encontraron que las montañas peninsulares, particularmente Pirineos y otras elevaciones del cuadrante nororiental, destacaban como las cuadrículas con mayor número de especies. Al Pirineo le seguían, en orden de riqueza, las

Tabla II. Géneros endémicos de la península Ibérica e islas Baleares (n=22). *Alguna especie alcanza Francia por la vertiente norte pirenaica. **Se da por extinto en Córcega, de donde se dudaba de su presencia espontánea.

- Endemic genera from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands (n = 22). * Some species reaches France by the Pyrenees north slope. ** Considered extinct in Corsica, where its native presence was matter of discussion.

Género	Número de especies
<i>Dethawia</i> Endl. (Apiaceae)*	1
<i>Distichoselinum</i> García-Martín & Silvestre (Apiaceae)	1
<i>Endressia</i> J. Gay (Apiaceae)*	2
<i>Guillonea</i> Coss. (Apiaceae)	1
<i>Naufraga</i> Constance & Cannon (Apiaceae)**	1
<i>Xatardia</i> Meisn. & Zeyh. (Apiaceae)*	1
<i>Femeniasia</i> Susanna (Asteraceae)	1
<i>Hispidella</i> Barnad. ex Lam. (Asteraceae)	1
<i>Lepidophorum</i> Neck. (Asteraceae)	1
<i>Phalacrocarpum</i> Willk. (Asteraceae)	2
<i>Rothmaleria</i> Font Quer (Asteraceae)	1
<i>Gyrocaryum</i> Valdés (Boraginaceae)	1
<i>Euzomodendron</i> Coss. (Brassicaceae)	1
<i>Guiraoa</i> Coss. (Brassicaceae)	1
<i>Lycocarpus</i> O.E. Schulz (Brassicaceae)	1
<i>Nevadensia</i> Rivas Mart. (Brassicaceae)	1
<i>Teesdaliopsis</i> (Willk.) Gand. (Brassicaceae)	1
<i>Ortegia</i> Loeffl. ex L. (Caryophyllaceae)	1
<i>Petrocoptis</i> A. Braun ex Endl. (Caryophyllaceae)*	9
<i>Borderea</i> Miégev. (Dioscoreaceae)*	2
<i>Pterocephalidium</i> G. López (Dipsacaceae)	1
<i>Pseudomisopates</i> Güemes (Scrophulariaceae)	1

sierras béticas, la Cordillera Cantábrica, el Sistema Central y el Ibérico; del lado opuesto, ambas mesetas, el Valle del Ebro y la cornisa cantábrica contenían las cuadrículas con menos taxones.

Acto seguido se indagó, por medio de regresiones, qué variables respuesta permitían explicar mejor esta riqueza y, en orden decreciente, se destacó el papel que jugaban la altitud, la distancia al istmo pirenaico, el sustrato, la heterogeneidad ambiental y el clima. Por encima de la altitud máxima de cada cuadrícula, la variable que más varianza absorbía fue el intervalo de altitudes dentro de cada una. Ello habla de que para la diversidad florística es más importante el hecho de que haya o no altitudes dispares, y con ello diferentes pisos de vegetación, y no tanto que la altitud media de la cuadrícula pueda ser elevada.

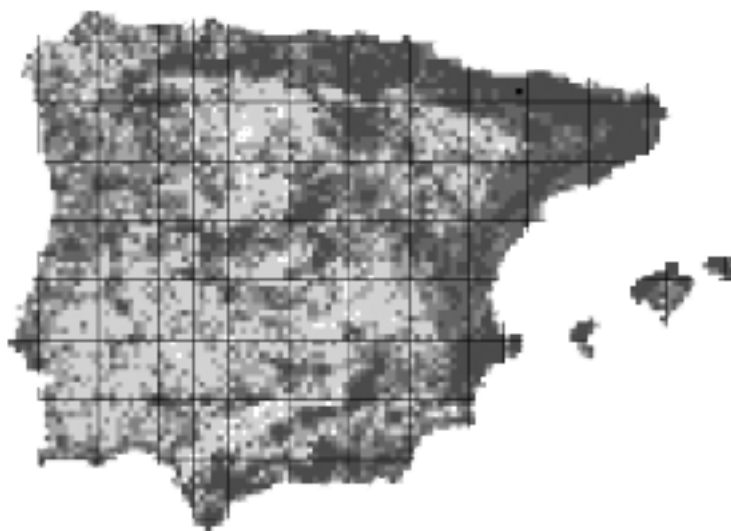


Figura 1. Riqueza de taxones en la Península y Baleares conforme a la malla UTM de 10 km de lado. Se basa en la superposición de los mapas de distribución de 1.670 especies y subespecies, aproximadamente el 22% de la flora ibérico-balear. La cuadrícula negra en Pirineos señala el área de mayor diversidad, y la escala descendente de grises refleja una pauta de progresivo empobrecimiento de plantas (Reelaborado y muy ampliado a partir de CASTRO PARGA *et al.*, 1996).

- Map of the taxon richness scores among 10 x 10 km grid cells of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. It is based on the distribution maps of 1,670 species and subspecies, approximately 22% of the Iberian-Balearic flora. The black square at the Pyrenees indicates the area of greatest richness, and declining gray scale reflects a pattern of progressive impoverishment of plants (Reworked and very expanded from CASTRO PARGA *et al.*, 1996).

Estos resultados pueden considerarse válidos para el conjunto de la flora vascular ibérica, pero no deben presumirse idénticos para cada fracción taxonómica considerada. Valga como ejemplo el caso de los Pteridófitos, cuya mayor diversidad aparece en el eje Pirenaico-Cantábrico y a lo largo de la costa peninsular, sobre todo en la propia cantábrica. Sus variables más explicativas son el rango altitudinal, la precipitación media mensual o el número anual de días de sol –a menos días, más helechos– (FERRER CASTÁN & VETAAS, 2005; MORENO SAIZ & LOBO, 2008). Dicho lo anterior, hay que matizar que los factores ambientales no resultaban igual de explicativos por toda la geografía ibérica, máxime en el cuadrante suroccidental. Allí probablemente, más que la biogeografía ecológica, pesan los fenómenos históricos a la hora de interpretar la riqueza y distribución de especies.

Volviendo a la flora vascular en su conjunto, ahora examinada bajo la escala de las cuadrículas UTM de 10 km de lado, el trabajo de CASTRO PARGA *et al.* (1996) había adelantado el destacado papel de las elevaciones montañosas ibéricas al hablar de biodiversidad. Manejando 801 mapas de distribución habían llegado a la conclusión de que las sierras béticas, Pirineos, porciones de la Cordillera Cantábrica y del Sistema Central quedaban destacadas tanto si se buscaba qué

puntos acogían más especies, cuáles reunían mayor diversidad taxonómica, o dónde se acumulaban más plantas de distribución limitada. Esta metodología experimental no hacía más que convalidar la idea que habían desgranado las obras de los clásicos (Boissier, Clemente, Cavanilles o Quer; cf. WILLKOMM, 1896) y en las que se ponía en relación la riqueza botánica con la abundancia de montañas ibéricas. La Figura 1 muestra el reparto ibérico de la riqueza usando ahora más del doble de mapas corológicos.

Los *ranking* con las cuadrículas más diversas van sufriendo variaciones conforme aumenta la información disponible. El predominio pirenaico que se ve en la Tabla III se explica por las publicaciones y recursos virtuales que se han elaborado en los últimos años. El papel de las montañas béticas probablemente esté subestimado, y aguardando la elaboración del atlas pendiente sobre la flora andaluza y murciana, que aún no se vislumbra en el horizonte.

Tabla III. Las diez cuadrículas ibero-baleáricas con mayor riqueza de taxones. El orden se basa en el número de especies registradas en cada cuadrícula UTM en una base de datos de elaboración propia con las distribuciones de 1.670 plantas vasculares.

- The ten richest grid cells of Iberia and the Balearic Islands. The order is based on the number of species for each UTM square on an author's database with the distributions of 1,670 vascular plants.

Cuadrícula	Localidad	Número de taxones
31TBH81	Pirineos: Cotiella oriental	206
30SVG60	Sierra Nevada: Veleta	199
31TDG39	Pirineos: Nuria	182
31TBH71	Pirineos: Cotiella occidental	179
31TDG38	Pirineos: Ribes de Freser	172
31TCH21	Pirineos: Besiberri	167
30TXN84	Pirineos: alto Valle de Hecho	165
31TDG28	Pirineos: Planoles	164
31TCH02	Pirineos: Aneto	163
30TYN42	Pirineos: Ordesa	162

Diversos ensayos han explorado qué patrones geográficos siguen las plantas endémicas. SAINZ OLLERO & MORENO SAIZ (2002) revisaron qué zonas resaltaba el endemismo vascular ibérico (en torno a un 20% de la flora) y destacaron el eje Pirenaico-Cantábrico, el Arco Hercínico, el Sistema Bético (con Sierra Nevada a la cabeza), el sector semiárido Murciano-Almeriense, el Sistema Ibérico y una franja costera a lo largo del cuadrante suroccidental peninsular. Las razones que sugirieron para explicar por qué allí había más especies endémicas que en otras áreas ibéricas iban desde el carácter de refugio que habían podido jugar algunas para los paleoendemismos, hasta que los sistemas montañosos habían funcionado como islas continentales, favoreciendo la especiación y con ello la neoendemicidad. DOMÍNGUEZ LOZANO & SCHWARTZ (2005) han visto que, a diferencia de California, en Iberia los endemismos suelen ocupar un área extraordinariamente restringida: el 65,9% de ellos ocupa 4 o menos cuadrículas

UTM de 10 km de lado. Al preguntarse en qué tipo de hábitats vivían estas rarezas vieron que solían hacerlo, por orden, en roquedos, pastizales, matorrales de baja talla y lugares temporalmente encharcados. Varias de estas ecologías suelen ir asociadas a la fragmentación del hábitat (de origen natural o antrópico), de manera que el aislamiento habría motivado la aparición de entidades genéticas diferenciables (OGU, *Operational Genetic Units*) y más tarde de taxones reconocibles.

3. FLORA BALEAR

El archipiélago balear es la suma de cinco islas principales y varios islotes, que comparten un origen continental. En efecto, a partir del Oligoceno superior (28 Ma) la placa Ibérica y otros bloques cristalinos que incluían hasta la actual Italia, y que estaban unidos o muy próximos en el suroeste europeo, comenzaron a rotar por empuje de la placa Africana. La península Italiana y el bloque Corso-Sardo derivaron en sentido contrario a las agujas del reloj y abrieron con su separación la cuenca tirrénica. Mientras, varios fragmentos de la microplaca Ibérica se separaron para formar las islas Baleares (BLONDEL & AROSON, 1999). El “emparedamiento” de Iberia entre las placas Africana y Europea originó las principales cadenas montañosas en la Península (Pirineos, Sistema Bético) y con ello también los relieves balearicos. El avance africano cerró durante el Mioceno, hace unos 6 Ma, la porción occidental del Mediterráneo y originó la denominada crisis de salinidad del Messiniense. La entrada de agua desde el Atlántico supone un 90% de la que llega al Mediterráneo, y al cesar este flujo la cuenca marina se vio rápidamente reducida a un rosario de lagos y depresiones someras (BLONDEL & AROSON, 1999; THOMPSON, 2005). Las islas Baleares, al menos las Pitiusas (Ibiza y Formentera) estuvieron otra vez físicamente conectadas —o llegaron casi a estarlo— con la Península (SÁEZ & ROSELLÓ, 2001). Hace unos 5,3 Ma empezó a reabrirse el Estrecho de Gibraltar, y hace unos 5 Ma que el Mediterráneo y su cuenca alcanzaron una geografía física muy parecida a la actual. Esto no obsta para que los movimientos eustáticos del Mediterráneo, conforme las glaciaciones hacían descender o subir el nivel del mar, no acercaran física y cíclicamente las floras del oriente ibérico y de las islas, añadiendo así complejidad biogeográfica al archipiélago, cuya flora se habría originado entonces no solo por vicarianza, sino también por sucesivas oleadas de migrantes.

En Baleares el clima y la geología son menos variados que en la Península, con una sucesión de pisos bioclimáticos mediterráneos en la catena desde la costa a las montañas de la Sierra de Tramontana, y con un neto predominio de los sustratos básicos. Más que la heterogeneidad ambiental es el tamaño de cada isla lo que determina la riqueza de su flora vascular, ajustándose así al modelo clásico de biogeografía insular. RITA LARRUCEA & PAYERAS COLL (2006) han encontrado una relación lineal significativa entre los logaritmos de la riqueza en plantas vasculares de cada isla y su correspondiente superficie.

El elemento florístico predominante es el Mediterráneo, que supera más de la mitad de la flora. RITA LARRUCEA & PAYERAS COLL (2006) han calculado el espectro corológico balear, aunque han empleado para ello hasta la categoría taxonómica varietal, con lo que se incrementa notoriamente el porcentaje de endemidad respecto de otras publicaciones. Según estos autores hay un 52% de plantas mediterráneas, un 29% de plurirregionales, un 11% de endémicas (173 taxones) y un 5,5% de eurosiberianas.

El abanico taxonómico de la flora balear es amplio e incluye 122 familias y 568 géneros de plantas vasculares. Asteraceae, Fabaceae y Poaceae destacan sobremanera y juntas superan el 30% del catálogo balear. Como promedio hay 4,7 géneros por familia, y el número medio de géneros en cada familia sigue también una función lineal significativa respecto del logaritmo de la superficie de cada isla (RITA LARRUCEA & PAYERAS COLL, 2006).

El número de taxones balearicos autóctonos y endémicos varía entre las fuentes consultadas, según el empleo de distintos criterios taxonómicos y de la mayor o menor laxitud en la adscripción de los endemismos. Para RITA LARRUCEA & PAYERAS COLL (2006) hay en Baleares 1.729 taxones incluyendo variedades, mientras que otros botánicos mencionan la cifra de 1.450 especies y subespecies y una endemidad del 6,5-8% (MÉDAIL & QUÉZEL, 1997; ROSSELLÓ & CASTRO, 2008) (ver Figura 2).

Los análisis sobre distribución de la riqueza florística vuelven a reivindicar el papel de las montañas, y así la Sierra de Tramontana se destaca como el territorio más diverso, seguido por cuadrículas nororientales menorquinas (CASTRO PARGA *et al.*, 1996 y Figura 1). Las zonas de mayor acumulación de plantas raras (endémicas y estenócoras) son estos mismos enclaves, pero precedidos esta vez por los de la costa nororiental ibicenca.

El contexto histórico de la flora balear ha sido objeto de estudio en años recientes. A los clásicos trabajos de CARDONA & CONTANDRIOPOULOS (1979, y

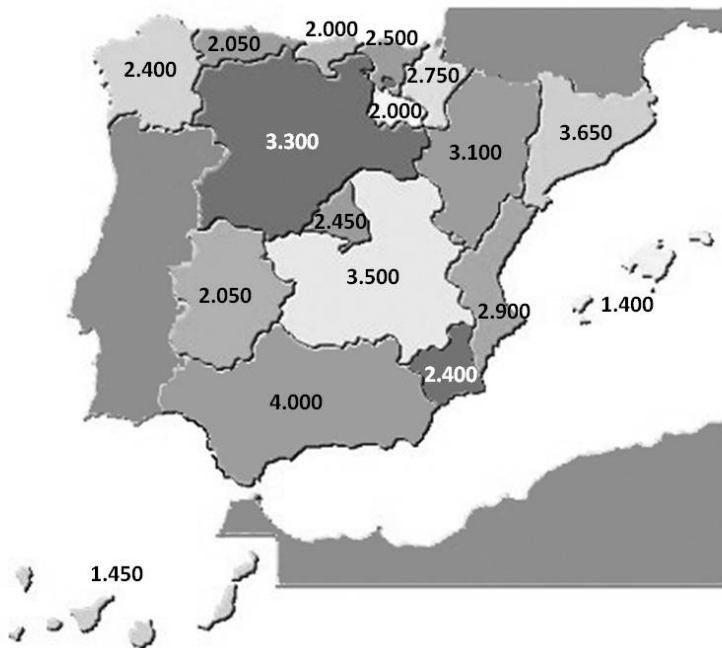


Figura 2. Número estimado de plantas silvestres autóctonas en cada Comunidad Autónoma basado en fuentes publicadas y comunicaciones personales, y con criterios que no son necesariamente concordantes.

- Estimated number of indigenous wild plants in each Autonomous Region based on published sources and personal communications, and with criteria that are not necessarily consistent.

referencias contenidas en él) han seguido otros que han incorporado modernas herramientas cariológicas y moleculares para confirmar o rebatir relaciones taxonómicas y filogeográficas de sus plantas con las de otras islas o porciones continentales próximas. La fitogeografía se ha revelado compleja y alejada de un escenario simple de evolución por vicarianza tras el relleno del Mediterráneo, o de migraciones a larga distancia de unos pocos fundadores seguidas de diferenciación a partir de una reducida variabilidad genética.

A una parte de la flora endémica balear se la ha calificado de paleoendémica en sentido amplio, bien por constituir géneros o secciones monoespecíficas, bien por tener menor número cromosómico que sus parientes continentales (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979; SAINZ OLLERO & MORENO SAIZ, 2002). Estas generalizaciones se han basado sobre todo en rasgos morfológicos distintivos y en diferencias en los recuentos cariológicos, y en varias ocasiones el carácter relictual no se ha visto apoyado por las evidencias. Uno de los ejemplos más paradigmáticos es el del género endémico *Naufraga*, que pasaría de ser un relicto taxonómico a una entidad estrechamente emparentada con *Apium* (SÁEZ & ROSELLÓ, 2001). Otras veces, no obstante, parece más sólida la componente antigua pre-messiniense, que debe incluir a las estirpes más aisladas del tipo *Hypericum balearicum*, *Lotus tetraphyllus*, *Soleirolia soleirolii*, etc.

MÉDAIL & DIADEMA (2009) han considerado de hecho a las islas Baleares como uno de sus refugios glaciares en el Mediterráneo, basándose en el análisis de géneros como *Olea*, *Pinus* o *Quercus*. Dentro de este último género, las poblaciones menorquinas del alcornoque (*Q. suber*), en otra época consideradas como plantadas por el hombre, han probado tener mayores dosis de diversidad genética que las correspondientes de la Península o del sur de Francia. Si bien algunos enclaves probablemente sean de origen antrópico reciente, la fragmentación natural de los hábitats propicios para el alcornoque en Menorca, y las relaciones de similitud con distintas poblaciones continentales, dibujan un escenario de múltiples colonizaciones de la isla y de escaso flujo genético entre los alcornocales menorquines (LORENZO *et al.*, 2009).

La evolución de la flora balearica se ha debido no pocas veces al proceso de poliploidización. Se estima que en torno al 40% de los taxones endémicos tiene este origen, y una alta proporción de ellos serían de hecho altos poliploides (6x a 14x). ROSELLÓ & CASTRO (2008) han encontrado pruebas de que al menos un 26% de esa flora endémica poliploide ha incrementado su nivel cromosómico *in situ* (p.e. *Anthyllis hyxtrix*, *Brassica balearica*, *Bupleurum barceloi*), en contraste con las bajas tasas de evolución poliploide autóctona publicadas para archipiélagos oceánicos de parecidas características.

Cyclamen balearicum es una bella bulbosa exclusiva de Baleares y del sur de Francia, pariente próximo de *C. repandum*, de área mediterránea más extensa. Como la dispersión de las semillas en el género la llevan a cabo hormigas, mecanismo éste muy ineficiente a larga distancia, y como la distribución del mismo en torno al Mediterráneo se compone de especies básicamente alopátricas, la divergencia de *C. balearicum* en los límites del área de *C. repandum* se ha supuesto antigua y apoyada en dos mecanismos: incremento de la autogamia y especiación ecológica (divergencia de nichos) hacia los sustratos calizos y los matorrales y bosques abiertos (THOMPSON, 2005). Análisis recientes basados en las distancias genéticas y en su calibración histórica arrojan otra luz y llevan la separación *balearicum-repandum* a una época sensiblemente posterior al Messiniense, y concretan que la dispersión desde el continente a Baleares debió producirse como máximo hace 1,7 Ma, al inicio del Pleistoceno (YESSON *et al.*,

2009). Cabe suponer, yendo más allá, que al acercarse las costas francesas a las baleáricas, por las regresiones marinas del cuaternario, la distribución de *C. balearicum* llegara a convertirse en un área (casi) continua durante algún periodo glaciario.

Las islas Baleares no han actuado solo de fondo de saco, receptoras de taxones continentales o de otras islas, sino que han podido servir también de recolonizadores del continente. *Medicago citrina* es endémico de Ibiza, Cabrera, Columbretes y un islote de la costa alicantina. JUAN *et al.* (2004) han encontrado escaso flujo genético y alta estructuración entre las distintas islas, pero también que en Ibiza aparece la mayor variabilidad genética y la menor distancia genética hacia el resto de poblaciones. La mejor hipótesis fue suponer Ibiza como el origen de todas las poblaciones actuales y, a la vista de las características del fruto y de la semilla, que el mecanismo dispersivo habría sido la endozoocoria vía aves marinas. Cabría pensar alternativamente que las poblaciones de Alicante, Cabrera e Ibiza podrían haber surgido por vicarianza de poblaciones ancestrales antaño continuas, pero no valdría nunca tal explicación para Columbretes: estas islas son de origen volcánico, se formaron hace entre un millón y 300.000 años y no han estado nunca unidas al continente o a otras islas, lo que implica necesariamente un evento de migración.

Es bien conocido entre los fitogeógrafos el hecho de que, como *Medicago citrina*, hay varias plantas de distribución disyunta entre las Pitiusas y las elevaciones levantinas. Este pequeño conjunto de plantas (*Silene hifacensis*, *S. cambessedesii*, *Carduncellus dianius*, *Asperula pau*, *Biscutella montana* o *Diploaxis ibicensis*) se viene mencionando al hablar de la estrecha relación que hay entre las islas occidentales y la costa peninsular, bien porque sean plantas con poblaciones vicariantes entre lo que no dejan de ser fragmentos de las cordilleras béticas aislados por las aguas mediterráneas, bien porque se trate de colonizadoras recíprocas durante las sucesivas fases glaciares. Aunque otros estudios han encontrado una insospechada diversidad genética entre los endemismos baleáricos, no ha sido el caso de *Silene hifacensis*. Las localidades ibicencas (además de otra alicantina fruto probablemente de una traslocación intencionada y no documentada) muestran cierta variabilidad y flujo genético interpoblacional, mientras que una segunda localidad alicantina se sitúa más aislada genéticamente y carece de diversidad alélica para los sistemas enzimáticos analizados (PRENTICE *et al.*, 2003). Esto hablaría de una vicarianza antigua entre la Península e Ibiza, aunque estos autores no conjeturan sobre la época de la fragmentación. En el caso de *Biscutella* las similitudes entre las poblaciones peninsulares y pitiuscas resultaron ser débiles y motivaron la descripción de una especie exclusiva de Ibiza y Formentera, *B. ebusitana* (ROSSELLÓ *et al.*, 1999), cuyas relaciones de afinidad con *B. montana* o *B. sempervirens* merecen aún cierto trabajo.

Por último, hay que mencionar la disyunción de algunas plantas entre distintas islas baleáricas, a veces con reconocimiento de subespecies vicariantes esquizoendémicas seguramente recientes (*Hippocrepis balearica*, *Thymus richardii* ssp., *Allium antoni-bolosii* ssp., *Rubia balearica* ssp.), o entre las Baleares orientales (islas Gimnesias) y Córcega y Cerdeña (*Arenaria balearica*, *Dracunculus muscivorus*, *Teucrium marum*, *Sesleria insularis*, *Helleborus lividus* ssp., etc.), presuponiéndose en estos casos un aislamiento y una diferenciación más antiguos. Una de las vicarianzas que venían incluyéndose en este apartado es la que afectaba a *Erodium reichardii* (Baleares) y a *E. corsicum* (Córcega y Cerdeña); pues bien, FIZ PALACIOS *et al.* (2010) acaban de publicar que, aunque próximas y pertenecientes al subgénero *Barbata*, no son especies hermanas –no

son pues vicariantes geográficas— sino dos de las muchas especies endémicas mediterráneas del subgénero, que habría sufrido una reciente radiación durante el Pleistoceno medio (0,7 Ma).

4. FLORA CANARIA

A diferencia de Baleares, las islas Canarias son un archipiélago puramente oceánico, que nunca ha estado unido a África y en el que ningún fragmento procede siquiera de la plataforma continental. Ahora tenemos por cierto que se trata de islas de origen enteramente volcánico, aunque los expertos no se pronuncian unánimemente sobre el modelo geológico que les dio origen (cf. FERNÁNDEZ PALACIOS & MARTÍN ESQUIVEL, 2001). Lo que sí sabemos es que los materiales más antiguos aparecen en Fuerteventura (20,5 Ma) y Lanzarote (15,5 Ma), y que las islas son casi sin excepción más recientes cuanto más al oeste nos desplazamos: Gran Canaria (14,5 Ma), Tenerife (11,5 Ma), Gomera (12 Ma), La Palma (1,7 Ma) y El Hierro (1,1 Ma). La aparición de cada isla no se produjo de una sola vez, ni el vulcanismo está agotado completamente en las islas antiguas. Por ejemplo, el Tenerife que conocemos ahora procede de la unión de tres paleoislas fusionadas por la aparición del Teide, y lejos de estar apagado tuvo su último resto de actividad eruptiva hace apenas un siglo.

Canarias ha llamado siempre la atención de los naturalistas, pero no se puede decir que se haya conocido razonablemente su flora y su evolución hasta hace muy pocos años. Pese a ser uno de los archipiélagos oceánicos más cercanos a tierra firme (algo menos de 100 km separan Fuerteventura de la costa Africana actual), la biogeografía canaria contaba con muchos menos estudios que Hawaii, Galápagos o Wallacea, los más famosos laboratorios naturales de la evolución insular. En algo más de una década se han acelerado las investigaciones sobre Canarias en particular, y sobre Macaronesia en general, y ahora vamos entreviendo una panorámica más sólida de la composición de su biota y de los procesos que han dado lugar a la misma, a menudo en abierta contradicción con lo que daban por hecho los artículos y manuales de hace 20 o 25 años (BRAMWELL, 1985; FERNÁNDEZ PALACIOS & WHITTAKER, 2008).

Las “Islas Afortunadas” (etimológicamente es lo que significa Macaronesia, el conjunto de archipiélagos atlánticos que reúne a Azores, Madeira, Salvajes y Canarias, y además a Cabo Verde para algunos autores) se venían considerando un auténtico reservorio de flora paleotropical, que se había mantenido *in situ* a salvo de las crisis del final del Terciario y de las glaciaciones que asolaron la flora mediterránea. Según esta visión, Macaronesia habría servido no solo de “museo” sino que, con la mejoría climática, habría suministrado un *stock* de plantas para recolonizar la cuenca mediterránea y las zonas próximas africanas. Como prueba de ello se mencionaba la persistencia de familias tropicales extintas en Europa, el parecido con plantas sudafricanas, asiáticas, sudamericanas o de lejanas regiones, la lignificación de buena parte de su endemoflora —atributo al que se le daba un carácter plesiomórfico— en contraposición a los parientes herbáceos mediterráneos, la predominancia de diploides o bajos poliploides, etc. Basta echar un vistazo a los dragos, a la palmera, al pino canario y a los célebres taginastes para imaginarse remotos parientes de otras épocas y geografías.

Tras las dos últimas décadas, después de reexaminar la filogenia de más de una cincuenta de grupos vasculares canarios y de la mitad del endemismo insular, la idea de un “paleojardín” botánico no se sostiene o se circunscribe a unas pocas estirpes. Aunque el interés y atractivo por su flora no ha decaído

un ápice, Canarias se contempla como un laboratorio donde la vida vegetal ha ensayado estrategias evolutivas durante los últimos veinte millones de años, a veces retornando a los “atrasados” fenotipos perennes y leñosos –por otra parte, como también ha sucedido en Hawaii–. El retrato que hoy pintamos de la flora canaria recoge muchas tonalidades, combina plantas relictas (*Pleiomeresis*) y cladobasales en las filogenias de varios géneros (*Ilex*, *Lavatera*, *Plocama*), junto a grupos con una riquísima especiación en diferentes fases de los últimos millones o miles de años (*Echium*, *Aeonium* y géneros relacionados); mezcla dispersiones a saltos (*Festuca*) con radiaciones evolutivas y con múltiples colonizaciones entre las islas sin cambiar de piso bioclimático (*Argyranthemum*); añade hibridación (*Sideritis*, *Sonchus*) y cambios cromosómicos (*Lotus*, *Asparagus*) y, en fin, una multiplicidad de mecanismos y casos ana y cladogenéticos (MARRERO & FRANCISCO ORTEGA, 2001). Hoy “Canarias” es una palabra clave recurrente en la literatura científica evolucionista y conservacionista, y la arena donde se ponen a prueba predicciones de la biogeografía insular o de nuevos modelos ecológico-evolutivos.

4.1. Riqueza florística canaria

Las pautas geográficas que sigue la riqueza vegetal en las islas Canarias huyen de la simpleza y deben explicarse empleando varios argumentos. El examen preliminar de la Tabla IV o de la Figura 3 ya anuncia que el archipiélago no cumple fielmente las predicciones de la teoría de la biogeografía insular, y así no es el tamaño de la isla y su cercanía al continente lo que rige en primera instancia su número de especies, pues son las islas centrales y occidentales las más ricas taxonómicamente. En efecto, Fuerteventura es mayor y está sensiblemente más cerca de África que Gran Canaria, pero su número de plantas es aproximadamente la mitad que el grancanario. Otro tanto podría decirse de Lanzarote respecto a La Palma, islas de similar superficie pero en la que la segunda, que cuadruplica la distancia a África, alberga mayor flora que la primera.

La célebre teoría de Robert MCARTHUR y Edward WILSON (1967) se denominó del equilibrio insular en biogeografía, queriendo decir con ello que existía una tendencia a alcanzar con el tiempo algo así como un compromiso entre colonizaciones y extinciones, estabilizándose el número de especies aunque no cesando de reemplazarse unas por otras. Podría sospecharse entonces que en Canarias no se ha alcanzado aún dicho equilibrio, pero dos razones hacen difícil aferrarse a esta hipótesis: a) las islas occidentales han padecido el vulcanismo más activo durante los últimos millones de años y han visto el colapso de edificios volcánicos como el de las Cañadas del Teide (durante la fase CE III: 1,4-0,17 Ma; ANCOCHEA, 2004), que provocó grandes deslizamientos de materiales, la formación de los valles de La Orotava, Icod de Los Vinos y Güimar, y el arrasamiento –seguramente incompleto– de las biotas preexistentes; y b) la radiación evolutiva es más intensa en las islas occidentales, como muestra el número de endemismos exclusivos o compartidos, y para ello han bastado unos pocos cientos de miles o pocos millones de años, según las filogenias moleculares que han calibrado los eventos de divergencia (ver CAUJAPÉ CASTELL, 2011). Bien es cierto, por completar la panorámica, que la juventud de El Hierro (al que algunos vulcanólogos atribuyen solo 800.000 años) explica probablemente su escasa endemidad y, en la misma línea, que la flora total palmeña no haya alcanzado mayores cifras.

Los biogeógrafos que han trabajado en complejos insulares no han dejado de percibir que a distancia y tamaño había que añadir otros factores físicos para

Tabla IV. Datos geográficos y riqueza de plantas vasculares y de endemismos en las islas Canarias; en la columna de endemismos se indican los exclusivos de cada isla y, entre paréntesis, los compartidos con otras islas canarias (Elaborado a partir de distintos capítulos de FERNÁNDEZ PALACIOS & MARTÍN ESQUIVEL, 2001).

- Geographic and floristic data of the Canary Islands; in the column concerning the endemism the number of exclusive endemics to each island is indicated and, between brackets, those shared with other Canary Islands (Compiled from different chapters of FERNÁNDEZ PALACIOS & MARTÍN ESQUIVEL, 2001).

Isla	Distancia a África (km)	Superficie (km ²)	Altitud máxima (m)	Taxones	Endemismos
Canarias	95	7.447	3.718	1.450	592
Fuerteventura	95	1.655	807	621	13 (72)
Lanzarote	125	807	670	603	16 (66)
Gran Canaria	196	1.560	1.948	1.219	88 (205)
Tenerife	284	2.034	3.718	1.329	144 (292)
La Gomera	333	370	1.487	797	45 (168)
El Hierro	383	269	1.501	558	17 (109)
La Palma	416	708	2.426	774	49 (160)

explicar la diversidad: dirección de vientos y corrientes, propiedades del continente suministrador, síndromes dispersivos de la biota continental, antigüedad de las islas, heterogeneidad ambiental insular, etc. Apoyando el papel preeminente que le atribuyen HORTAL *et al.* (2009) en diferentes grupos biológicos y archipiélagos, en Canarias la variabilidad de ambientes no solo modula la riqueza, sino que es probablemente el principal factor para comprenderla. Las islas antiguas, grandes y cercanas al continente, tuvieron altitudes rallas con los 3.000 m pero hoy apenas superan los 800, elevación insuficiente para interceptar los alisios y beneficiarse de la humedad que transportan. Sus topografías son relativamente suaves y los paisajes seminaturales se limitan al tabaibal-cardonal y al bosque termófilo. Por contraste, el resto de las islas está por encima de los 1.500 m y, además de las precipitaciones de los alisios, tienen un relieve joven, con laderas a diferente orientación. A los dos pisos de vegetación mencionados, las islas centrales y occidentales añaden cinco bandas suplementarias: laurisilva, fayal-brezal, pinar, matorral almohadillado de montaña y vegetación cumbreña (solo en el Teide). Esta oferta de ambientes ha propiciado la radiación adaptativa o la dispersión de unas islas a través de similares pisos bioclimáticos, originando aislamiento y con ello especiación.

En los últimos años se ha sumado otra visión complementaria que procede de la genética de poblaciones. Fuerteventura y Lanzarote, y en cierta medida Gran Canaria, están más expuestas a la llegada de nuevos individuos colonizadores –y de polen continental–, que harían aumentar la diversidad genética de estas islas pero prevendría la diferenciación respecto de las estirpes continentales (CAUJAPÉ CASTELLS, 2010, 2011). La uniformidad ecológica, combinada con poblaciones no sometidas a graves cuellos de botella demográficos, daría como resultado un número de plantas relativamente bajo en la situación de *equilibrio* insular. Lo contrario sucedería en las islas occidentales, con interrupción u obstaculización del flujo genético interinsular e interpoblacional, con poblaciones diferenciables morfológicamente y por lo tanto con más taxones descritos, y todo ello a pesar de

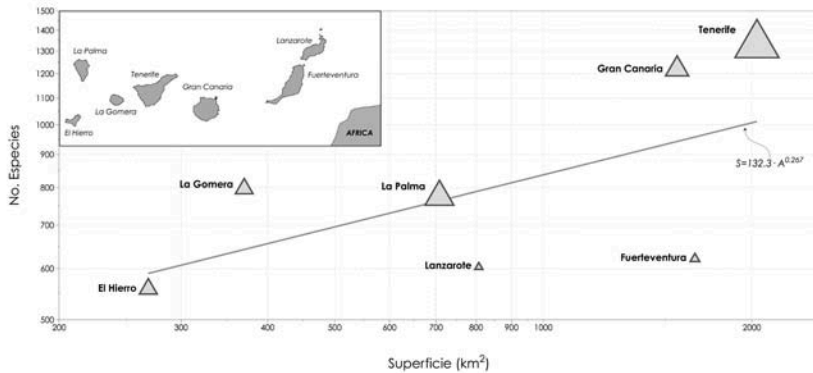


Figura 3. Relación a escala logarítmica entre el número de taxones de cada isla y su área correspondiente. El tamaño relativo de los triángulos está en función de la altitud de cada isla. Obsérvese como las islas con menores elevaciones se ubican por debajo de la recta.

- Species/area relationship on logarithmic scale for the Canary Islands. The relative size of the triangles is a function of altitude for each island. Note as those islands with smaller altitudes appear below the line.

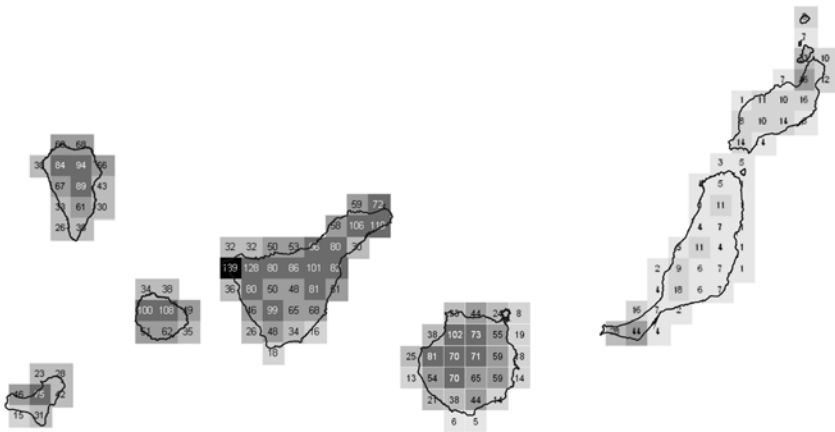


Figura 4. Distribución de la riqueza de especies endémicas en Canarias (Reproducido con permiso de J.A. Reyes-Betancort, A. Santos Guerra, I.R. Guma, C.J. Humphries & M.A. Carine, "Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Island endemic flora", *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **65**: 30, 2008. ISSN: 0211-1322).

- Map of endemic taxon richness in the Canaries (Reprinted with permission from J.A. Reyes-Betancourt, A. Santos Guerra, I.R. Guma, C.J. Humphries & M.A. Carine, "Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Island endemic flora", *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **65**: 30, 2008. ISSN: 0211-1322).

que las distancias genéticas que encuentran las filogenias moleculares sean muy cortas (p.e. BÖHLE *et al.*, 1996) o de que la variabilidad genética sea menor en ellas (CAUJAPÉ CASTELLS, 2011).

No se dispone aún de un mapa a gran escala de la riqueza de la flora canaria, al estilo de la Figura 1, pero sí se ha hecho este esfuerzo con las plantas vasculares endémicas canarias. REYES BETANCORT *et al.* (2008) mostraron una acumulación de endemismos en las islas bien heterogénea, con cuadrículas con un solo endemismo en Lanzarote y Fuerteventura frente a 139 en el NO de Tenerife. Esta isla tiene sus *hotspots* en Teno, Anaga, Adeje (las tres paleoislas “preteideas”) y en Güimar. En La Gomera destaca Garajonay y en Gran Canaria el macizo de Tamadaba. En Lanzarote y Fuerteventura se podrían citar los macizos y penínsulas de Famara y Jandía, donde se ha producido cierto aislamiento y originalidad florística (Figura 4). Muy similares fueron los resultados cuando los autores exploraron dónde aparecía la mayor diversidad filogenética o dónde se acumulaban los taxones de área más reducida dentro del elemento endémico canario (*range size rarity*; cf. REYES BETANCORT *et al.*, 2008). Dada la fuerte correlación entre rareza, diversidad filogenética y riqueza que hallaron CASTRO PARGA *et al.* (1996) en su análisis para la Península y Baleares a idéntica escala, cabe predecir que los puntos calientes de riqueza florística total canaria repetirán *grosso modo* la misma geografía mostrada por sus endemismos.

4.2. Diversidad taxonómica canaria

La flora canaria totaliza 2.120 taxones si se incluyen las especies posible o ciertamente introducidas. Son 1.453 nativas seguras, probables o posibles, y 677 introducidas probables o seguras, sean invasoras o no (ACEBES GINOVÉS *et al.*, 2004). De las primeras, 861 serían compartidas con otros territorios, frente a 592 endémicas (algo así como los 2/3 de los endemismos de todas las islas macaronésicas). Estos nos llevaría a una cifra redonda de unos 8.000 taxones en España (una vez descontados los endemismos portugueses continentales e insulares).

El espectro taxonómico canario se dispersa entre 105 familias y 364 géneros, y es el producto de la diversificación de 599 linajes, o lo que es lo mismo, de 599 eventos de colonización del archipiélago canario (DOMÍNGUEZ *et al.*, 2010). Esta cifra es considerablemente más elevada que la que publicara BRAMWELL (1985) hace tiempo, refiriéndose solo a los endemismos pero asumiendo que la gran mayoría de los géneros habría llegado una sola vez. Ahora sabemos que varios géneros lo han hecho en varias ocasiones desde África o Europa, y la bibliografía recoge más de una colonización independiente de los géneros *Ilex*, *Hedera*, *Lavatera* (incl. *Navaea*, cf. FUERTES AGUILAR *et al.*, 2002), *Plantago*, *Solanum*, *Asteriscus*, *Convolvulus*, y de las *Euphorbia* paquicaules, y se ha sugerido también esta pauta para las violetas y los dragos (CARINE *et al.*, 2004). Se da hasta el caso de ciertas gramíneas del género *Festuca* que han usado tres vías para colonizar independientemente Macaronesia (DÍAZ PÉREZ *et al.*, 2008).

A pesar de la presencia de familias netamente tropicales, y aun de la importancia paisajística de alguna como Lauraceae, las más ricas son Asteraceae (171), Poaceae (87), Fabaceae (75), Crassulaceae (55) y Lamiaceae (55), es decir familias cosmopolitas o muy diversificadas en el Reino Holártico y en la Región Mediterránea. No hay, igual que en la España baleárica y peninsular, familias endémicas canarias. Lo más parecido sería quizás Cneoraceae, con el género monotípico *Cneorum* en el Mediterráneo occidental y con *Neochamaelea*

exclusivo de Canarias, una vez que se ha deshecho el error, repetido en innumerables publicaciones, de situar una especie nada menos que en Cuba (OVIEDO *et al.*, 2009).

Tabla V. Los diez géneros con más taxones de Canarias (entre paréntesis se indican cuántos de ellos son endemismos).

- The ten richest genera of the Canary Islands (the number of comprised endemic are indicated in brackets).

Género	Número de taxones
<i>Argyranthemum</i> Webb (Asteraceae)	32 (32)
<i>Echium</i> L. (Boraginaceae)	30 (29)
<i>Aeonium</i> Webb & Berthel. (Crassulaceae)	28 (28)
<i>Sideritis</i> L. (Lamiaceae)	26 (26)
<i>Sonchus</i> L. (Asteraceae)	25 (19)
<i>Micromeria</i> Benth. (Lamiaceae)	24 (24)
<i>Lotus</i> L. (Fabaceae)	24 (17)
<i>Limonium</i> Mill. (Plumbaginaceae)	22 (17)
<i>Cheirolophus</i> Cass. (Asteraceae)	17 (17)
<i>Aichryson</i> Webb & Berthel. (Crassulaceae)	15 (15)
Total	243 (224)

Los géneros más ricos pertenecen casi sin excepción a las familias mencionadas más arriba, y absorben entre los diez primeros nada menos que el 40% de los endemismos canarios. Su radiación ha sido muy intensa aprovechando los medios rupícolas y los bosques abiertos termófilos (DOMÍNGUEZ *et al.*, 2010). Constituyen, con apenas excepciones, grupos monofiléticos en Canarias; SILVERTOWN (2004) ha puesto de relieve que los géneros que han llegado a Canarias una sola vez son, como media, siete veces mayores que aquéllos que han arribado a las islas en dos o más ocasiones, pauta que atribuye a la capacidad competitiva de ciertos géneros para ocupar los nichos disponibles y prevenir el establecimiento exitoso de nuevos congéneres desde el continente.

La veintena larga de géneros endémicos canarios son monotípicos o pobres en especies (Tabla VI); alguno de los mostrados en la Tabla V son exclusivos macaronésicos, y de hecho *Argyranthemum* es el mayor género endémico insular que se conoce en el mundo.

4.3. Relaciones florísticas

La flora autóctona, dejando a un lado la endémica, se compone mayoritariamente de plantas compartidas con la cuenca mediterránea hasta llegar a más de 400 especies, algunas llegadas seguramente en tiempos recientes. Las relaciones con el Mediterráneo, de ida y vuelta, se entienden bien si se conoce la existencia de bancos e islas que están ahora bajo el nivel del mar, pero que durante las glaciaciones pleistocenas estuvieron emergidos y facilitarían la dispersión a saltos (GARCÍA TALAVERA, 1999), o que el clima no impone factores limitantes

Tabla VI. Géneros endémicos de Canarias (n=23). *La independencia de *Spartocytisus* dentro del grupo *Cytisus* s.l. debe tomarse con precaución después de trabajos como el de CUBAS *et al.* (2002).

- Canarian endemic genera (n=23). * The independent status of *Spartocytisus* within the *Cytisus* group should be taken with caution after works such as de CUBAS *et al.* (2002).

Género	Número de especies
<i>Rutheopsis</i> A. Hansen & G. Kunkel (Apiaceae)	1
<i>Tinguarra</i> Parl. (Apiaceae)	1
<i>Todaroa</i> Parl. (Apiaceae)	2
<i>Allagopappus</i> Cass. (Asteraceae)	2
<i>Atalanthus</i> D. Don (Asteraceae)	6
<i>Babcockia</i> Boulos (Asteraceae)	1
<i>Chrysoprenanthes</i> (Sch. Bip.) Bramwell (Asteraceae)	1
<i>Gonospermum</i> Less. (Asteraceae)	3
<i>Lactucosonchus</i> (Sch. Bip.) Svent. (Asteraceae)	2
<i>Lugoa</i> DC. (Asteraceae)	1
<i>Sventenia</i> Font Quer (Asteraceae)	1
<i>Vieraea</i> Sch. Bip. (Asteraceae)	1
<i>Parolinia</i> Webb (Brassicaceae)	6
<i>Dicheranthus</i> Webb (Caryophyllaceae)	1
<i>Neochamaelea</i> (Engl.) Erdtm. (Cneoraceae)	1
<i>Greenovia</i> Webb (Crassulaceae)	4
<i>Spartocytisus</i> Webb & Berthel. (Fabaceae)*	2
<i>Ixanthus</i> Griseb. (Gentianaceae)	1
<i>Pleiomeris</i> A. DC. (Myrsinaceae)	1
<i>Dendriopoterium</i> Svent. (Rosaceae)	2
<i>Plocama</i> Ait. (Rubiaceae)	1
<i>Ceballosia</i> G. Kunkel (Rubiaceae)	1
<i>Kunkeliella</i> Stearn (Santalaceae)	4
Total	46

muy diferentes, a tenor de las cartografías bioclimáticas que publican autores como RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* (2004).

En orden de importancia vendría a continuación el cajón de sastre que llamamos elemento de amplia distribución, que mezcla plantas subcosmopolitas, extendidas por el viejo mundo, etc. Aquí se incluirían las plantas de la denominada *Rand Flora*, cuya importancia numérica en Canarias se sobredimensionó en otro tiempo. Se trata de especies que se extienden por el sur y este de África, alcanzan el Mediterráneo y llegan hasta Macaronesia; el caso más emblemático es *Erica arborea*, que ha tenido no obstante una compleja filogeografía (DÉSAMORÉ

et al., 2010). Otro conjunto de un centenar de plantas es el elemento Saharo-síndico, de mayor relevancia en los pisos basales secos de las islas y con taxones compartidos con el cercano desierto africano; géneros como *Kleinia* o *Ceropegia* esperan aún un estudio monográfico que desentrañe las relaciones de las plantas crasas canarias y sus trayectorias biogeográficas. Algo menor sería el número de especies compartidas entre los archipiélagos atlánticos, con Madeira a la cabeza y sus 40 plantas en común con Canarias (SANTOS, 2001).

El elemento endémico, como ocurre en todas partes del mundo, tiene en común el hecho de ser exclusivo de Canarias, pero su flora de origen, época y ruta de migración –al ser un archipiélago oceánico por definición su biota comenzó desde cero–, o las pautas que ha seguido una vez en las islas han sido muy variadas. Hay un componente antiguo que llegó poco después de la emergencia de las primeras islas, con flora de origen paleotropical e integrantes de las familias de las Arecaceae, Theaceae, Lauraceae, Myrsinaceae, etc., hoy desaparecidas o muy disminuidas en Europa. La geoflora Paleotropical migraría hacia el sur con la bajada de las precipitaciones en el Mioceno y se toparía con la barrera del mar Mediterráneo, lo que motivó múltiples extinciones. Algunos grupos sí conseguirían traspasar esta barrera y llegarían al norte de África y más tarde a Canarias, conforme se formaran las islas. Después, con el clima cada vez más seco del Plioceno, habrían podido permanecer en ellas, pero pocas lo habrían hecho en el norte de África: *Dracaena*, *Argania*, etc. (SANTOS, 2001; BARRÓN, 2004).

Hay un reducido pero muy notable grupo de plantas canarias que está emparentado con otras de zonas alejadas, si es que no se hubieran extinguido localmente sus parientes más próximos y fuéramos por ello incapaces de ver el proceso biogeográfico en su totalidad. De la Región Eurosiberiana habría llegado *Silene*, del sur y este de África *Kunkeliella*, *Phyllis*, *Camptoloma* y *Solanum*, de Asia una parte de *Ilex*, y del Nuevo Mundo *Ceballosia* y *Pericallis*, por mencionar algunos ejemplos. Se trata de disyunciones antiguas, basales en las filogenias bien resueltas y calibradas temporalmente, que dan la razón a quienes relacionaban la flora endémica Macaronésica con grupos de distribución Gondwánica principalmente, en tiempos en los que aún se pensaba en un origen parcialmente continental y mucho más antiguo de las Canarias. Poniendo las cosas en su contexto, esta componente ancestral y relictas existe, pero es reducida: en la interesante revisión de CARINE *et al.* (2004), recopilando 48 filogenias adecuadamente resueltas (ahora hay algunas más que van en la misma línea), solo en el 15% de los casos el grupo hermano de los endemismos canarios y macaronésicos mostró esa pauta corológica foránea tan distante.

Los Pteridófitos de Canarias, Madeira y Azores dan soporte a la existencia de clados particulares macaronésicos en sus respectivos grupos, o al menos no los rechazan, lo que podría interpretarse desde una visión relictual, aislada de otras regiones (VANDERPOORTEN *et al.*, 2007). Será necesario aumentar el muestreo y los estudios sobre las criptógamas –vasculares o no– para ver si los patrones que apuntan en ellas Vanderpoorten y colaboradores son robustos y se confirman tanto distribuciones relictas (helechos y hepáticas), como recientes procesos de difusión y especiación (musgos).

Muy mayoritariamente, el origen de los elementos endémicos fanerogámicos ha resultado estar en el Mediterráneo: en 18 ocasiones el taxón más estrechamente emparentado tenía una distribución occidental mediterránea, en tres oriental mediterránea y en 19 circunmediterránea (CARINE *et al.*, 2004). En el viaje desde Mediterráneo europeo o desde el norte de África debió predominar la dispersión

zoócora. Las aves habrían jugado un papel más importante que el viento ya desde los primeros estadios de poblamiento de las islas. Cabe atribuir a la endozoocoria la llegada de plantas con diásporas o frutos carnosos como *Juniperus*, *Arbutus*, *Hedera*, *Olea* o *Sambucus* (VARGAS, 2007), así como la de plantas de orígenes más remotos vía aves divagantes. Los vientos, no obstante, habrían transportado ciertos elementos desde la costa africana, soplando de distinto componente NNE-NNO durante los periodos áridos glaciares, o bien desde el Sáhara merced a las tormentas de arena (ver CAUJAPÉ CASTELLS, 2011).

A varios de los géneros clave en el endemismo macaronésico se les atribuía un origen distinto del mediterráneo, que luego no fue corroborado por las filogenias moleculares recientes. El abaratamiento de los productos y del aparataje de laboratorio necesario para hacer análisis de variabilidad genética y secuenciar fragmentos de ADN nuclear y cloroplástico dio pie a la revisión de géneros como *Echium* (BÖHLE *et al.*; 1996; MANSION *et al.*, 2009), *Argyranthemum* (FRANCISCO ORTEGA *et al.*, 1997), el agregado *Bencomia-Dendriopoterium-Marctella* (HELFGOTT *et al.*, 2000), etc., etc. En ellos se descubrió no solo que el grupo hermano estaba en el Mediterráneo, sino que el conocido gigantismo que han adoptado evolutivamente muchos grupos animales o vegetales al llegar a islas se traducía en Macaronesia en la adquisición de biotipos perennes y leñosos. Frente a una visión *muséística* de los taginastes, magarzas y rosales de risco se descubrió una colonización desde el norte de África y una diversificación rápida por el archipiélago; la lignificación apareció como un carácter derivado, sinapomórfico, y no como una reliquia propia de fósiles vivientes emparentados con vegetales del sur de África (*Echium* y *Argyranthemum*) o de América o Anatolia (alianza de *Bencomia*).

La cercanía con el occidente africano y europeo explica que se haya descubierto en varios géneros, tal como se indicó en páginas precedentes, la llegada independiente de más de un integrante del mismo. CARINE (2005) describe cómo las trepadoras endémicas canarias del género *Convolvulus* pertenecen a dos clados, que además llegaron al archipiélago en momentos diferentes. Esto estaría motivado porque la colonización no tiene siempre iguales oportunidades de prosperar, bien por carencia de nichos adecuados o bien porque éstos estén ocupados. Solo cuando se dieran las condiciones de viabilidad adecuadas (nichos nuevos o extinción de residentes) se abrirían “ventanas de oportunidad” temporales para la colonización y establecimiento exitoso, en medio de en otras épocas “barrera” (CARINE, 2005).

Así mismo, la distancia tan corta al continente explica un rasgo de gran originalidad en la flora insular: algunos géneros cuentan con endemismos canarios en posición basal dentro de clados que incluyen especies de tierra firme. Dicho más sencillamente, los isleños serían más antiguos que los continentales y con ello algunos géneros habrían “regresado” a África. Así lo mostraron por primera vez los bejeques del género *Aeonium* (MORT *et al.*, 2002), en los que se vio que *A. leucoblepharum*, del este africano, era de origen reciente y fruto de dispersión a larga distancia desde Canarias (salvo que hubiese extinciones en áreas intermedias). Algo más tarde se publicaría algo similar respecto a las correhuelas del género *Convolvulus*: *C. fernandesii* vive al sur de Lisboa, en el Cabo Espichel, a 1.200 km de Canarias. Ocupa una posición terminal dentro de un árbol filogenético de ramificaciones muy cortas, que comparte exclusivamente con endemismos macaronésicos. Esto descarta una vicarianza relictual con Europa, no así una dispersión reciente, quizás a saltos a través de islotes sumergidos en tiempos posglaciares (CARINE *et al.*, 2004). Es curioso que también se haya

propuesto emparentar *Euphorbia pedroi*, endemismo costero portugués, con los cardones canarios, aunque las relaciones dentro de la subsección *Pachycladae* no están aún sólidamente resueltas (MOLERO *et al.*, 2002).

Volviendo para acabar a McArthur y a Wilson, las islas son tanto puerto de acogida de colonos como sepultura de los que no logran establecerse o de los que sucumben ante nuevas oleadas de especies más competitivas, en el denominado ciclo del taxon. Canarias y el resto de Macaronesia no escapan a esa regla y han sufrido las consiguientes extinciones. No es fácil encontrar un registro fósil bien conservado en islas volcánicas, pero los hallazgos que se están publicando nos están dando sorpresas y continuarán en esa línea. ANDERSON *et al.* (2009) han encontrado en el Plioceno de Roque Nublo pruebas de que los deslizamientos y eventos catastróficos acaecidos en Gran Canaria no arrasaron en su momento, en contra de lo que se había sugerido, la diversidad vegetal de la isla y, entre los carbones reconocibles de esa época han hallado *Tetraclinis*, ausente de las islas y que sobrevive actualmente en el norte de África, en Malta y en los alrededores de Cartagena. Por su parte, DE NASCIMENTO *et al.* (2009) han hallado en La Laguna (Tenerife), en los depósitos turbosos del humedal que dio nombre al enclave universitario y todavía conocieron los conquistadores españoles, pólenes de los géneros *Quercus* y *Carpinus*, ajenos asimismo a la flora canaria actual. Su disminución coincidió con el poblamiento humano por parte de los guanches –hace 2.000-3.000 años–, que habrían consumido estas maderas y abierto las formaciones para favorecer la ganadería. El cuándo se extinguieron carpes y *Quercus* perennifolios o caducifolios (no se ha podido establecer a qué tipo pertenece el polen descubierto) debió producirse hacia la llegada de los europeos a las islas. Desde entonces en La Laguna la formación dominante pasó a ser una laurisilva, rodeada de pinares y comunidades de heliófilas. Si esta interpretación se confirma o no, y si aparecen nuevos yacimientos que den sustento a una visión de la laurisilva en clave antropozoógena –al menos en parte de Canarias– será tarea para los próximos años.

5. LA CONSERVACIÓN DE LA FLORA ESPAÑOLA

5.1. Plantas amenazadas

Una lista roja es un documento de carácter técnico en el que aparece una relación de las especies sometidas a riesgo en un territorio, junto a la categoría de amenaza que se le atribuye a cada una. Normalmente se suelen usar las categorías propuestas por UICN (Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza), que acude a parámetros semicuantitativos para evaluar tendencias demográficas y areográficas, evolución del número de poblaciones, cantidad y calidad de hábitat disponible, etc. (<http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/redlistcatspanish.pdf>). En España se han publicado dos lista rojas de la flora vascular en poco menos de una década (VV.VV., 2000; MORENO SAIZ, 2008) al hilo del proyecto “Atlas de Flora Amenazada” del Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. En este proyecto han colaborado más de 200 botánicos españoles que han editado durante su trascurso un libro rojo y tres adendas hasta la fecha (BAÑARES *et al.*, 2004-2010), además de un seguimiento demográfico de cuarenta casos indicativos de las tendencias en la flora amenazada del país (IRIONDO ALEGRÍA *et al.*, 2009). Tan seguidas listas rojas –hecho que seguramente no guarda paralelismo con ningún otro país– permiten obtener un retrato dinámico

Categorías UICN

■ EX + EW + RE ■ CR ■ EN ■ VU ■ NT ■ DD ■ LC

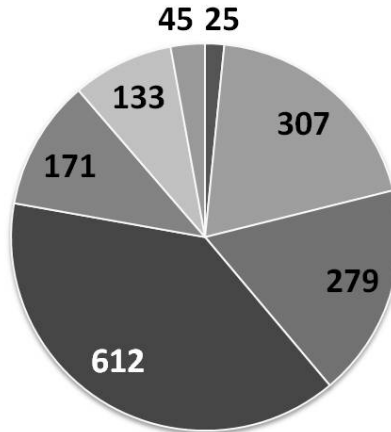


Figura 5. Distribución de los 1.571 taxones incluidos en la Lista Roja 2008 entre las diferentes categorías de riesgo de la UICN: EX (Extinto), EW (Extinto en Estado Silvestre), RE (Extinto Regional), CR (En Peligro Crítico), EN (En Peligro), VU (Vulnerable), NT (Casi Amenazado), DD (Datos Insuficientes) y LC (Preocupación Menor). Las tres últimas no se incluyen dentro de las amenazas (Fuente: MORENO SAIZ, 2008).

- Distribution of the 1,571 taxa included in the Red List 2008 among different IUCN risk categories: EX (Extinct), EW (Extinct in the Wild), RE (Regional Extinct), CR (Critically Endangered), EN (Endangered), VU (Vulnerable), NT (Near Threatened), DD (Data Deficient) and LC (Least Concern). The last three categories are not considered threat categories (Source: MORENO SAIZ, 2008).

de la situación de riesgo de las plantas españolas, y de paso hacerse idea sobre la efectividad de las políticas de conservación emprendidas.

Desde 2000 hasta 2008 las plantas vasculares amenazadas y extintas en España pasaron de 1.149 a 1.221, es decir que se incrementaron en un 6,2%. 197 taxones se han añadido a la lista roja de 2008, bien por ser nuevas para la ciencia, bien por haberse descubierto entre tanto en España, o bien por haber traspasado los umbrales de lo que UICN considera una especie amenazada. En sentido contrario, se han descatalogado cerca de 40 taxones en la versión de 2008, principalmente por haberse descubierto nuevas poblaciones y con ello rebajado el riesgo de extinción o enrarecimiento que pendía sobre la planta. Por añadidura, entre los taxones amenazados en 2000 ha aumentado la categoría de amenaza para 228 especies (19,8%). Las dos cifras, aumento del número de amenazadas y del uso de las categorías de mayor riesgo, hablan de que ahora se conoce mejor la situación de la flora, pero también de un empeoramiento en la conservación de las plantas vasculares españolas, incluso bajo la vigencia de nuevas directivas y leyes europeas, nacionales y autonómicas, y con el objetivo declarado de frenar la pérdida de biodiversidad en Europa en este año que acaba de terminar (Cuenta Atrás 2010). Sobre la base de los cuestionarios que debían rellenar los autores

de la lista roja 2008 en sus evaluaciones, las principales amenazas para la flora son el sobrepastoreo, el pisoteo y la artificialización, las sequías, los incendios y las obras de acondicionamiento, riesgos que el cambio global no suavizará, sino todo lo contrario (DOMÍNGUEZ & MORENO, en preparación). El seguimiento de las plantas amenazadas, y de la fitodiversidad en conjunto, está siendo objeto de proyectos que se encuentran en sus inicios, tanto en el Estado a través del Sistema de Seguimiento de la Biodiversidad Española (dentro del Inventario Nacional de Biodiversidad implementado por el ministerio), como en ciertas Comunidades Autónomas, como el proyecto FAME en Andalucía.

Numéricamente, las plantas de la lista roja no pertenecen mayoritariamente a géneros y familias raras o poco diversificadas, sino que son buen reflejo de la composición general de la flora española; para ilustrarlo basta decir que los cinco géneros con más especies y subespecies en la lista roja 2008 son *Limonium* (84), *Sideritis* (36), *Centaurea* (31), *Argyranthemum* (27) y *Armeria* (27), y que las cinco familias son Asteraceae (279), Plumbaginaceae (111), Lamiaceae (109), Fabaceae (108) y Brassicaceae (96). Para una discusión más extensa puede acudirse a MORENO SAIZ (2008: 21-27).

5.2. La protección de la flora

La correcta gestión del territorio, merced a unos usos compatibles con el mantenimiento de la diversidad, es la más sensata y congruente medida que puede adoptarse de cara al mantenimiento no solo de las especies y sus comunidades, sino también de los servicios que los ecosistemas prestan a nuestra sociedad. En no pocas ocasiones éste dista de ser el enfoque de la ordenación del territorio o de los aprovechamientos que hacemos del mismo. A veces, para contrarrestar los impactos más dañinos y la visión más a corto plazo, o para mantener los paisajes más emblemáticos y valiosos, se impone la declaración de espacios naturales protegidos (ENPs) para intentar poner coto a la degradación de los hábitats y a la sexta extinción.

La conservación *in situ* cuenta en España con una extensa red de ENPs. El 28% de nuestro territorio está incluido bajo alguna figura legal, que puede tener amparo legal europeo, nacional o autonómico, o varios de ellos al tiempo (en Canarias el área protegida supera el 45%). Si se descuenta la Red Natura 2000 europea, el porcentaje se situaría en el 12% de la superficie terrestre (MÚGICA DE LA GUERRA *et al.*, 2010). Estas cifras son las más amplias entre los países europeos en cuanto a medios terrestres, pero quedan más rezagadas cuando se trata de medios marinos.

Un dato más abunda en la importancia numérica de la superficie protegida: el 73% del territorio español por encima de 1.500 m de altitud está incluido en algún parque o reserva, y no hay más que recordar que la altitud y la variabilidad topográfica determinaban la riqueza de la flora como para presuponer la gran efectividad de esta política.

En total, con datos de 2009, contamos con 14 Parques Nacionales, 157 Parques Naturales y 1.513 espacios naturales repartidos entre una pléyade de figuras heterogéneas de protección, estatales o autonómicas, de complicada equiparación al sistema internacional de áreas protegidas (MÚGICA DE LA GUERRA *et al.*, 2010). Un caso aparte lo constituyen las Microrreservas de flora, ideadas por la Generalitat Valenciana y pensadas para conservar y estudiar pequeños enclaves con flora endémica o amenazada valenciana. Hasta la fecha se han declarado 296 (<http://www.cma.gva.es/web/indice.aspx?nodo=1027>, revisado 20-XI-2010);

esta figura legal, que ha cumplido 10 años y debe empezar a mostrar resultados de su efectividad, ha sido traspasada a la legislación de otras Comunidades Autónomas (Castilla-La Mancha, Murcia y Castilla y León), aunque en ellas ha echado a andar tímidamente o se encuentra todavía en fase de estudios técnicos previos a la aprobación legal.

La eficacia conservacionista de la protección de estos ENPs admite varias lecturas. DEL VALLE *et al.* (2004) seleccionaron las áreas clave donde se acumulaba la flora amenazada española según lo publicado en el libro rojo, y vieron que las 13 prioritarias, salvo Sierra Nevada, se hallaban en Canarias y todas dentro de ENPs. Ampliando hasta las 30 “áreas excepcionales” que destacaron, solo en 7 ocasiones el porcentaje de área cubierta por un ENP estaba entre el 0 y el 10% de su extensión.

Con una escala de menor detalle (cuadrículas de 50 km de lado), pero testando el grado de protección de la red de ENPs españoles y portugueses sobre 2.820 plantas vasculares, ARAÚJO *et al.* (2007) obtuvieron que el porcentaje de cobertura superaba en todos los casos el 75% de la flora, teniendo en cuenta la Red Natura 2000. Menos optimistas se declaraban respecto a las posibilidades futuras de mejorar esa cobertura, por cuanto la mayoría de los animales y plantas no recogidos eran propios de medios agrícolas y ganaderos, territorios poco atendidos por la legislación conservacionista y donde los habitantes se muestran muy reacios a la modificación de los usos.

De cualquier manera, no conviene obviar que muchas de las áreas protegidas carecen de planes de uso y gestión, suelen estar infradotadas de medios y personal para hacer frente a múltiples misiones y que, para colmo, la inclusión de una población vegetal dentro de un ENP no suele ponerla a salvo, en un contexto de metapoblaciones en los que ninguna localidad contiene la suficiente variabilidad y número de integrantes como para encarar con garantías su futuro. Tampoco debe descuidarse la advertencia que hace la comunidad científica sobre el hecho de que los espacios protegidos pueden perder efectividad, o incluso dejar de solapar las áreas de las especies amenazadas, una vez que éstas se vean forzadas a migrar a resultas del cambio climático (ARAÚJO *et al.*, 2004; MARRERO GÓMEZ *et al.*, 2007).

La segunda pata de la conservación es aquella que se lleva a cabo *ex situ*. En 1985 se constituyó la Asociación Ibero-Macaronésica de Jardines Botánicos (<http://www.jbotanicos.org>), una red de coordinación de material y experiencias que reúne hoy a treinta jardines y bancos de germoplasma españoles y portugueses. Los jardines botánicos han ido volcándose progresivamente en la conservación del patrimonio vegetal como una de sus vías de futuro. Actualmente los más activos, vinculados por lo común a universidades, cuentan con unidades de cultivo *in vitro* y con bancos de germoplasma (semillas y esporas principalmente) para preservar material vegetal a muy bajas temperaturas y garantizar su viabilidad a largo plazo. Desde que el desaparecido profesor Gómez Campo creara en 1973 el primer banco de semillas mundial consagrado a la flora endémica y amenazada en la Politécnica de Madrid, son miles las accesiones que se han ido depositando en ellos con material de plantas ibéricas, mediterráneas y macaronésicas. Durante estas décadas se ha pasado de procurar tener una muestra al menos por especie a hacerlo por población, maximizando en lo posible la diversidad genética recogida en estas instalaciones. Aún estamos lejos de conseguir, no obstante, este objetivo: con datos de 2003, solo el 19% de las poblaciones de aquellas plantas en las mayores categorías de amenaza (CR y EN) estaban salvaguardadas dentro de bancos de germoplasma (MORENO SAIZ *et al.*, 2004).

Por último, en apoyo de la conservación *in situ* y *ex situ* y dándole un marco de amparo normativo, está la propia legislación proteccionista de poblaciones y especies amenazadas. A partir de la descentralización de las competencias en materia de medio ambiente, cabe hablar tanto de la legislación española como de la propia de las 17 Comunidades Autónomas (la normativa europea, de obligado cumplimiento en ocasiones, debe transponerse a la legislación española, por lo que no abre una tercera vía reguladora).

El Estado creó en 1990 el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, que se ha ido ampliando y corrigiendo hasta que entró en vigor en 2007 la Ley de Patrimonio Natural y Biodiversidad, que preveía un nuevo Catálogo Español. En el antiguo Catálogo Nacional se hallan incluidos actualmente 137 taxones con arreglo a cuatro categorías de protección: “En peligro de extinción”, “Sensible a la alteración de su hábitat”, “Vulnerable” y la derogada “de interés especial” (http://www.mma.es/portal/secciones/biodiversidad/especies_amenazadas, revisado 20-XI-2010). Pese a los tres años discurridos, aún no se ha promulgado el nuevo Catálogo Español, que rebaja el número de categorías a solo dos (En peligro de extinción y Vulnerable”) y deja para el también nuevo Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial todas las que no se acomoden a estas dos categorías o, no siendo prioritarias, estén recogidas en convenios internacionales. Un borrador del nuevo Catálogo Español ha estado expuesto al preceptivo periodo de exposición pública y se encuentra próximo aparentemente a ser publicado¹. Esta propuesta ha decepcionado considerablemente a la comunidad científica conservacionista por repetir punto por punto el catálogo anterior, sin enmendar sus conocidos fallos ni incorporar los casos más urgentemente necesitados de medidas de este tipo. Solo ha añadido un pequeñísimo elenco de plantas marinas como consecuencia del Convenio de Barcelona para la conservación del Mediterráneo, pero se han dejado fuera decenas de taxones con categoría de En Peligro Crítico en la lista roja de 2008.

Todas las Autonomías, desde que Cantabria rellenara el último hueco a finales de 2008, tienen su correspondiente catálogo regional de especies amenazadas. Las 17 disposiciones legales son extraordinariamente heterogéneas, y basta decir que el catálogo de La Rioja se limita a solo tres plantas, mientras que el de Castilla-La Mancha se va a más allá de cuatrocientas. Dado que un taxón puede estar protegido en varios territorios, el número de especies en decretos autonómicos, nacionales y supranacionales es muy cuantioso, tanto que supera las 2.300 especies (DEVESA ALCARAZ & ORTEGA OLIVENCIA, 2004).

Las Comunidades Autónomas tienen también bajo su responsabilidad la aprobación de Planes de Recuperación (en sus distintas modalidades) sobre las especies incluidas en los catálogos de protección, sean nacionales o regionales. De todas ellas solo 52 tienen el privilegio de haber sido incluidas en alguno de los 45 Planes de Recuperación aprobados legalmente. Aragón (la pionera), Castilla-La Mancha, Canarias, La Rioja, la Comunidad Valenciana y Andalucía han ido publicando unos cuantos planes, no así Asturias, Baleares, Cantabria, Castilla y León, Cataluña, Extremadura, Galicia, Madrid, Murcia, Navarra y País Vasco, todavía a la espera del momento adecuado.

La protección legal es a veces más letra impresa que compromiso de actuación. Prueba de que tanto el Gobierno Central como varias Comunidades Autónomas tienen deberes por hacer lo pone en claro que, 21 años después de la aprobación de la Ley 4/89, solo se hayan aprobado 16 Estrategias Nacionales

¹ En fase de corrección de pruebas se ha publicado ya dicho Catálogo Español de Especies Amenazadas.

hasta ahora para coordinar la respuesta sobre amenazas generales y sobre especies no exclusivas de una sola Autonomía. Tristeza sobreañadida al saberse que ni una sola de estas Estrategias se ocupa de una planta.

AGRADECIMIENTOS

Iñaki Aizpuru, Gabriel Blanca, Pablo Ferrandis, Begoña García, Jaime Güemes, Emilio Laguna, Juan Manuel Martínez, Llorenç Sáez, Alberto Saldaña, Felipe Martínez y otros colegas suministraron información para completar la Figura 2. Paul Williams (Museo de Historia Natural de Londres) siguió permitiéndome usar su programa WORLDMAP. Alfredo Reyes y Mark Carine enviaron una versión mejorada de la Figura 4. Felipe Domínguez atendió mis consultas y Leopoldo Medina (Real Jardín Botánico de Madrid-UAM) resolvió amablemente diversas dudas durante la elaboración de este manuscrito y tras la lectura del mismo. Ángel Baltanás aclaró alguna duda ecológica y elaboró la Figura 3. Mis también compañeros Isabel Castro, Helios Sainz y Mercedes García leyeron críticamente el texto, corrigieron errores y sugirieron nuevas lecturas para mejorar versiones anteriores del artículo. A todos mis gracias más sinceras.

BIBLIOGRAFÍA

- ACEBES GINOVÉS, J.R. *ET AL.* 2004. Pteridophyta y Spermatophyta. *In:* I. IZQUIERDO, J.L. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHA VALETA, Eds. *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. págs. 96-143. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. Arafo, Tenerife.
- ANCOCHEA, E. 2004. Canarias y el vulcanismo neógeno peninsular. *In:* J.A. VERA, Ed., *Geología de España*. págs. 635-680. Sociedad Geológica de España-Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- ANDERSON, C.L., CHANNING, A. & ZAMUNER, A.B. 2009. Life, death and fossilization on Gran Canaria – implications for Macaronesian biogeography and molecular dating. *Journal of Biogeography*, **36**: 2189-2201.
- ARAÚJO, M.B., CABEZA, M., THUILLER, W., HANNAH, L. & WILLIAMS, P.H. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology*, **10**: 1618-1626.
- ARAÚJO, M.B., LOBO, J.M. & MORENO, J.C. 2007. The performance of Iberian protected areas to conserve terrestrial biodiversity. *Conservation Biology*, **21**: 1423-1432.
- ARROYO, J., CARRIÓN, J.S., HAMPE, A. & JORDANO, P. 2004. La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. *In:* F. VALLADARES, Ed. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. págs. 27-67. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- BAÑARES, Á., BLANCA, G., GÜEMES, J., MORENO, J.C. & ORTIZ, S. Eds. 2004-2010. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Taxones prioritarios + Adendas 2006, 2008 y 2010* (en prensa). O.A.P.N., Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.
- BARRÓN, E. 2004. Evolución de las floras terciarias en la Península Ibérica. *Monografías del Jardín Botánico de Córdoba*, **11**: 63-74.
- BLANCA, G. & VALLE, F. 1986. Las plantas endémicas de Andalucía Oriental. I. *Monografías de Flora y Vegetación Béticas*, **1**: 1-53.
- BLONDEL, J. & AROSON, J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Oxford.
- BLONDEL, J. & MÉDAIL, F. 2009. Biodiversity and conservation. *In:* J.C. WOODWARD, Ed. *The Physical Geography of the Mediterranean*. págs. 615-650. Oxford University Press, Oxford.
- BÖHLE, U.R., HILGER, H.H. & MARTIN, W.F. 1996. Island colonization and evolution of

- the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **93**: 11740-11745.
- BOLÓS, O. 1985. Le territoire subméditerranéen et le territoire carpetano-atlantique dans la Peninsule Ibérique. *Botanica Helvetica*, **95**: 13-17.
- BRAMWELL, D. 1985. Contribución a la biogeografía de las Islas Canarias. *Botanica Macaronésica*, **14**: 3-34.
- CARDONA, M.A. & CONTANDRIOPOULOS, J. 1979. Endemism and evolution in the islands of the Western Mediterranean. In: D. BRAMWELL, Ed. *Plants and Islands*. págs. 133-169. Academic Press, London.
- CARINE, M.A. 2005. Spatio-temporal relationships of the Macaronesian endemic flora: a relictual series or window of opportunity? *Taxon*, **54**: 895-903.
- CARINE, M.A., RUSSELL, S.J., SANTOS GUERRA, A. & FRANCISCO ORTEGA, J. 2004. Relationships of the Macaronesian and Mediterranean floras: molecular evidence for multiple colonizations into Macaronesia and back-colonization of the continent in *Convolvulus* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, **91**: 1070-1085.
- CARRIÓN, J.S. & FERNÁNDEZ, S. 2009. Taxonomic depletions and ecological disruption of the Iberian flora over 65 million years. *Journal of Biogeography*, **36**: 2023-2024.
- CARRIÓN, J.S. & LEROY, S.A.G. 2010. Iberian floras through time: Land of diversity and survival. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**: 227-230.
- CASTRO PARGA, I., MORENO SAIZ, J.C., HUMPHRIES, C.J. & 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, S., Coord. 1986-2010. *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. 16 Vols. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid.
- CASTROVIEJO, S. 2010. La flora española: una riqueza en biodiversidad de primer orden aún en exploración. El proyecto Flora Ibérica. *Documentación Administrativa*, **278-279**: 23-38.
- COSTA, M., MORLA, C. & SAINZ, H., Eds. 1997. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 2010. General G_{st} and θ inflation due to biased intra-population sampling, and its consequences for the genetic conservation of the Canarian Flora. *Conservation Genetics*, **11**: 709-720.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 2011. Jesters, red queens, boomerangs and surfers: a molecular outlook on the Canarian endemic flora. In: D. BRAMWELL & J. CAUJAPÉ-CASTELLS, Eds. *The Biology of Island Floras*. Cambridge University Press, London (en prensa).
- CUBAS, P., PARDO, C. & TAHIRI, H. 2002. Molecular approach to the phylogeny and systematics of *Cytisus* (Leguminosae) and related genera based on nucleotide sequences of nrDNA (ITS region) and cpDNA (*trnL-trnF* intergenic spacer). *Plant Systematics and Evolution*, **233**: 223-242.
- DÉSAMORÉ, A., LAENEN, B., DEVOS, N., POPP, M., GONZÁLEZ MANCEBO, J.M., CARINE, M.A. & VANDERPOORTEN, A. 2010. Out of Africa: north-westwards Pleistocene expansions of the heather *Erica arborea*. *Journal of Biogeography*, **38**: 164-176.
- DEVESA ALCARAZ, J.A. & ORTEGA OLIVENCIA, A. 2004. *Especies vegetales protegidas en España: plantas vasculares*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- DÍAZ PÉREZ, A., SEQUEIRA, M., SANTOS GUERRA, A. & CATALÁN, P. 2008. Multiple Colonizations, In Situ Speciation, and Volcanism-Associated Stepping-Stone Dispersals Shaped the Phylogeography of the Macaronesian Red Fescues (*Festuca* L., Gramineae). *Systematic Biology*, **57**: 732-749.
- DOMÍNGUEZ LOZANO, F., PRICE, J., OTTO, R. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. 2010. Using taxonomic and phylogenetic evenness to compare diversification in two Island Floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**: 93-106.
- DOMÍNGUEZ LOZANO, F. & SCHWARTZ, M.W. 2005. Comparative taxonomic structure of the floras of two Mediterranean-climate regions: Iberia and California. *Diversity and Distributions*, **11**: 399-408.
- FERNÁNDEZ PALACIOS, J.M. & MARTÍN ESQUIVEL, J.L., Eds. 2001. *Naturaleza de las Islas Canarias*. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.

- FERRER CASTÁN, D. & VETAAS, O.R. 2005. Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **14**: 155-165.
- FERNÁNDEZ PALACIOS, J.M. & WHITTAKER, R.J. 2008 The Canaries: an important biogeographical meeting place. *Journal of Biogeography*, **35**: 379-387.
- FIZ PALACIOS, O., VARGAS, P., VILA, R., PAPADOPULOS, A.S.T. & ALDASORO, J.J. 2010. The uneven phylogeny and biogeography of *Erodium* (Geraniaceae): radiations in the Mediterranean and recent recurrent intercontinental colonization. *Annals of Botany*, **106**: 871-884.
- FRANCISCO ORTEGA, J., SANTOS GUERRA, A., HINES, A. & JANSEN, R.K. 1997. Molecular evidence for a Mediterranean origin of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **84**: 1595-1613.
- FRANCISCO ORTEGA, J., SANTOS GUERRA, A., KIM, S.C. & CRAWFORD, D.J. 2000. Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany*, **87**: 909-919.
- FUERTES AGUILAR, J., RAY, M.F., FRANCISCO ORTEGA, J., SANTOS GUERRA, A. & JANSEN, R.K. 2002. Molecular evidence from chloroplast and nuclear markers for multiple colonizations of *Lavatera* (Malvaceae) in the Canary Islands. *Systematic Botany*, **27**: 74-83.
- GARCÍA TALAVERA, F. 1999. La Macaronesia. Consideraciones geológicas, biogeográficas y palaeoecológicas. In: J.M. FERNÁNDEZ PALACIOS, J.J. BACALLADO & J.A. BELMONTE, Eds. *Ecología y cultura en Canarias*. págs. 39-63. Cabildo Insular de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife.
- GONZÁLEZ SAMPÉRIZ, P., LEROY, S.A.G., CARRIÓN, J.S., FERNÁNDEZ, S., GARCÍA ANTÓN, M., GIL GARCÍA, M.J., UZQUIANO, P., VALERO GARCÉS, B. & FIGUEIRAL, I. 2010. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**: 427-457.
- GREUTER, W. 2008. *Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries, 2. Dicotyledones (Compositae)*. Palermo, Genève & Berlin.
- GREUTER, W., BURDET, H.M. & LONG, G. 1981-1989. *Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries. Vol. 1: Pteridophyta; Vol. 3: Dicotyledones (Convolvulaceae-Labiatae); Vol. 4: Dicotyledones (Lauraceae-Rhamnaceae)*. Genève & Berlin.
- HANSEN, A. & SUNDING, P. 1993. Flora of Macaronesia: check-list of vascular plants. 4^a ed. *Sommerfeltia*, **17**: 1-295.
- HELFGOTT, D.M., FRANCISCO-ORTEGA, J., SANTOS-GUERRA, A., JANSEN, R.K. & SIMPSON, B.B. 2000. Biogeography and breeding system evolution of the woody *Becomia* alliance (Rosaceae) in Macaronesia based on ITS sequence data. *Systematic Botany*, **25**: 82-97.
- HEWITT, G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68** : 87-112.
- HORTAL, J., TRIANTIS, K.A., MEIRI, S., THÉBAULT, E. & SFENTHOURAKIS, S. 2009. Island Species Richness Increases with Habitat Diversity. *The American Naturalist*, **174**: E205-E217.
- IRIONDO ALEGRÍA, J.M., ALBERT GAMBOA, M.J., GIMÉNEZ BENAVIDES, L., DOMÍNGUEZ LOZANO, F. & ESCUDERO ALCÁNTARA, A. 2009. *Poblaciones en peligro: viabilidad demográfica de la flora vascular amenazada de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Rural y Marino, Madrid.
- JUAN, A., CRESPO, M.B., COWAN, R.S., LEXER, C. & FAY, M.F. 2004. Patterns of variability and gene flow in *Medicago citrina*, an endangered endemic of islands in the western Mediterranean, as revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP). *Molecular Ecology*, **13**: 2679-2690.
- LOBO, J.M., CASTRO, I. & MORENO SAIZ, 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.

- LORENZO, Z., BURGARELLA, C., LÓPEZ DE HEREDIA, U., LUMARET, R., PETIT, R.J., SOTO, A. & GIL, L. 2009. Relevance of genetics for conservation policies: the case of Minorcan cork oaks. *Annals of Botany*, **104**: 1069-1076.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- MANSION, G., SELVI, F., GUGGISBERG, A. & CONTI, E. 2009. Origin of Mediterranean insular endemics in the Boraginales: integrative evidence from molecular dating and ancestral area reconstruction. *Journal of Biogeography*, **36**: 1282-1296.
- MARRERO, A. & FRANCISCO ORTEGA, J. 2001. Evolución en islas: la forma en el tiempo. J.M. FERNÁNDEZ PALACIOS & J.L. MARTÍN ESQUIVEL, Eds. *Naturaleza de las Islas Canarias*. págs. 141-150. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.
- MARRERO GÓMEZ, M.V., OOSTERMEIJER, J.G.B., CARQUÉ ALAMO, E. & BAÑARES BAUDET, A. 2007. Population viability of the narrow endemic *Helianthemum juliae* (Cistaceae) in relation to climate variability. *Biological Conservation*, **136**: 552-562.
- MÉDAIL, F. & DIADEMA, K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity pattern in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, **36**: 1333-1345.
- MÉDAIL, F. & QUÉZEL, P. 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **84**: 12-127.
- MITTERMEIER, R.A., ROBLES GIL, P., HOFFMAN, M., PILGRIM, J., BROOKS, T., MITTERMEIER, C.G., LAMOREUX, J. & DA FONSECA, G.A.B. 2005. *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. Chicago University Press.
- MOLERO, J., GARNATJE, T., ROVIRA, A., GARCÍA JACAS, N. & SUSANNA, A. 2002. Karyological evolution and molecular phylogeny in Macaronesian dendroid spurges (*Euphorbia* subsect. *Pachycladae*). *Plant Systematics and Evolution*, **231**: 109-132.
- MORENO SAIZ, J.C., Coord. 2008. *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Dir. Gral. Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino – Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.
- MORENO SAIZ, J.C. & LOBO, J.M. 2008. Iberian pteridophyte regions and their explanatory variables. *Plant Ecology*, **198**: 149-167.
- MORENO SAIZ, J.C., MARTÍNEZ TORRES, R. & TAPIA, F. 2004. Análisis del estado de conservación de la flora española. In: Á. BAÑARES, G. BLANCA, J. GÜEMES, J.C. MORENO & S. ORTIZ, Eds. págs. 965-973. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España. Taxones prioritarios*. 2ª edición. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- MORT, M.E., SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., FRANCISCO ORTEGA, J. & SANTOS GUERRA, A. 2002. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Systematic Botany*, **27**: 271-288.
- MÚGICA DE LA GUERRA, M., MARTÍNEZ ALANDI, C., GÓMEZ-LIMÓN GARCÍA, J., PUERTAS BLÁZQUEZ, J., ATAURI MEZQUIDA, J.A. & DE LUCIO FERNÁNDEZ, J.V. 2010. *Anuario EUROPARC-España del estado de los espacios naturales protegidos 2009*. FUNGOBE, Madrid.
- NASCIMENTO, L. DE, WILLIS, K.J.3, FERNÁNDEZ PALACIOS, J.M., CRIADO, C. & WHITTAKER, R.J. 2009. The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography*, **36**: 499-514.
- OVIDEO, R., TRAVESET, A., VALIDO, A. & BRULL, G. 2009. Sobre la presencia de *Cneorum* (Cneoraceae) en Cuba: ¿ejemplo de disyunción biogeográfica Mediterráneo-Caribe? *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **66**: 25-33.
- POSTIGO MIJARRA, J.M., BARRÓN, E., GÓMEZ MANZANEQUE, F. & MORLA, C. 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, **36**: 2025-2043.
- PRENTICE, H.C., MALM, J.U., MATEU ANDRÉS, I. & SEGARRA MORAGUES, J.G. 2003. Allozyme and chloroplast DNA variation in island and mainland populations of the rare Spanish endemic, *Silene hifacensis* (Caryophyllaceae). *Conservation Genetics*, **4**: 543-555.
- REYES-BETANCORT, J.A., SANTOS GUERRA, A., GUMA, I.R., HUMPHRIES, C.J. & CARINE, M.A. 2008. Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Islands

- endemic flora. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **65**: 25-45.
- RITA LARRUCEA, J. & PAYERAS COLL, T. 2006. Biodiversidad de las plantas vasculares de las Islas Baleares. *Orsis*, **21**: 41-58.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., PENAS, A. & DÍAZ, T.E. 2004. *Mapa Bioclimático de Europa*. Servicio Cartográfico de la Universidad de León. (<http://www.ucm.es/info/cif/form/maps.htm>)
- ROSSELLÓ, J.A. & CASTRO, M. 2008. Karyological evolution of the angiosperm endemic flora of the Balearic Islands. *Taxon*, **57**: 259-273.
- ROSSELLÓ, J.A., TORRES, N. & SÁEZ, L. 1999. A new *Biscutella* (Brassicaceae) species from the western Balearic Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **129**: 155- 164.
- SÁEZ, L. & ROSSELLÓ, J.A. 2001. *Llibre Vermell de la flora vascular de les Illes Balears*. Govern de les Illes Balears, Palma de Mallorca.
- SAINZ OLLERO, H. & MORENO SAIZ, J.C. 2002. Flora vascular endémica española. In: F.D. PINEDA, J. M. DE MIGUEL, M.A. CASADO & J. MONTALVO, Coords. *La Diversidad Biológica de España*. págs. 175-195. CYTED. Prentice Hall, Madrid.
- SAINZ OLLERO, H. & SÁNCHEZ DE DIOS, R. 2011. La diversidad de los paisajes vegetales españoles. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **9**: 109-155.
- SÁNCHEZ DE DIOS, R., BENITO GARZÓN, M. & SAINZ OLLERO, H. 2009. Present and future extensions of the Iberian Submediterranean territories as determined from the distribution of marcescent oaks. *Plant Ecology*, **204**: 189-205.
- SANTOS, A. 2001. Flora vascular nativa. In: J.M. FERNÁNDEZ PALACIOS & J.L. MARTÍN ESQUIVEL, Eds. *Naturaleza de las Islas Canarias*. págs. 185-192. Turquesa. Santa Cruz de Tenerife.
- SANZ ELORZA, M., DANA SÁNCHEZ, E.D. & SOBRINO VESPERINAS, E. 2004. *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- SILVERTOWN, J. 2004. The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants. *Journal of Ecology*, **92**: 168-173.
- SUC, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, **307**: 429-432.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G. & COSSON, J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**: 453-464.
- THOMPSON, J.D. 2005. *Plant Evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Chippenham.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A., Eds. 1964-1980. *Flora Europaea*. 5 Vols. Cambridge University Press. Cambridge.
- VALLE, E. DEL, MALDONADO, J., SAINZ, H. & SÁNCHEZ DE DIOS, R. 2004. Áreas importantes para la flora amenazada española. In: A. BAÑARES, G. BLANCA, J. GÜEMES, J.C. MORENO & S.ORTIZ, Eds. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España. Taxones prioritarios*. 2ª edición. págs. 979-1007. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- VANDERPOORTEN, A., RUMSEY, F.J. & CARINE, M.A. 2007. Does Macaronesia exist? Conflicting signal in the bryophyte and pteridophyte floras. *American Journal of Botany*, **94**: 625-639.
- VARGAS, P. 2007. Are Macaronesian islands refugia of relict plant lineages?: a molecular survey. In: S. WEISS & N. FERRAND, Eds. *Phylogeography of Southern European Refugia*. págs. 297-314. Springer. Dordrecht.
- WILLKOMM, M. 1896. *Grundzüge der Pflanzen-verbretung auf der Iberischen Halbinsel*. Gantner Verlag, Vaduz.

