

ORIGEN, EVOLUCIÓN Y ENDEMISMO EN LA SECCIÓN *WILLKOMMIA* G. BLANCA (GÉN. *CENTAUREA* L.)

por

GABRIEL BLANCA LÓPEZ*

Resumen

BLANCA LÓPEZ, G. (1981). Origen, evolución y endemismo en la Sección *Willkommia* G. Blanca (Gén. *Centaurea* L.) *Actas III Congr. OPTIMA. Anales Jard. Bot. Madrid* 37(2): 607-618.

La Sección *Willkommia* G. Blanca *nom. nudum* ocupa el este-sur de la Península Ibérica y extremo norte del continente africano (Marruecos, Argelia y Túnez). Con las evidencias obtenidas del estudio de la taxonomía, fitogeografía y la influencia de los factores geológicos y ecológicos, se discute el posible origen de la Sección. Igualmente se examina la importancia de la radiación adaptativa, deriva génica, factores geológicos, hibridación y poliploidía en la evolución de algunos táxones escogidos.

Abstract

BLANCA LÓPEZ, G. (1981). Origin, evolution and endemism in the Section *Willkommia* G. Blanca (Gen. *Centaurea* L.) *Actas III Congr. OPTIMA. Anales Jard. Bot. Madrid* 37 (2): 607-618 (In Spanish).

The Section *Willkommia* G. Blanca *nom. nudum*, has a relatively restricted distribution in south-eastern Spain and north Africa (Morocco, Algeria and Tunisia). With the evidence gained from experimental taxonomy; phytogeographical, geological and ecological studies, the possible origin of the Section is discussed. The importance of the adaptative radiation, genetic drift, geological factors, hybridization and polyploidy in the evolution of some selected taxa are examined.

INTRODUCCIÓN

Este trabajo forma parte del estudio taxonómico y experimental llevado a cabo en el grupo *Centaurea* Subsect. *Acrocentroides* Willk., el cual denominamos provisionalmente Sect. *Willkommia* G. Blanca. La taxonomía del grupo, incluido en el Subgénero *Acrolophus* (Cass.) Dobrocz del género *Centaurea* L. (*Compositae*), será publicada en breve.

En el marco de dicho estudio se reconocen 15 táxones a nivel específico; viven casi siempre en comunidades saxícolas o rupícolas y su distribución a grandes rasgos es la siguiente: *Centaurea pinae* Pau, *C. rouyi* Pau,

(*) Departamento de Botánica. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. Granada (España).

C. avilae Pau, *C. bombycina* Boiss. ex DC., *C. jaennesis* Degen & Debeaux, *C. carratracensis* Lange, *C. pau* Loscos ex Willk., *C. monticola* Boiss. ex DC., *C. citricolor* Font Quer, *C. Pinnata* Pau, *C. sagredo* G. Blanca y *C. cordubensis* Font Quer viven en el Este-Sur de la Península Ibérica; *C. boissieri* DC. y *C. dufourii* (Dostál) G. Blanca se encuentran en la Península Ibérica y Norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez), y *C. pomeliana* Batt. es exclusiva del Norte de África (Argelia).

DATOS GEOLÓGICOS Y CLIMÁTICOS DEL ÁREA OCUPADA POR LA SECCIÓN *WILLKOMMIA*

Observando el área de distribución de la Sección en su conjunto (Fig. 1, zona rayada) se deduce que en la evolución de sus táxones han tomado parte factores geológicos y climáticos.

Hace tan sólo 20 millones de años, durante el Mioceno, Europa occidental y África estaban separadas por un brazo del antiguo mar de Tethys que cubría toda Andalucía hasta el inicio del escudo Hespérico en la falla de S.^a Morena. El área ocupada por la Sección en la actualidad ha sido afectada en el pasado por numerosos eventos geológicos; así, a partir del Mioceno, se inicia una desecación progresiva del Tethys, el cual queda reducido a una serie de lagunas interiores de manera que hace 5 millones de años, durante el Plioceno, Europa y África estaban conectadas por numerosos puentes continentales, originados por el levantamiento de grandes cadenas montañosas sobre el geosinclinal del Tethys; uno de estos puentes unía el Este-Sur de la Península Ibérica con Marruecos y Argelia.

En contraste con el relieve montañoso vetusto del interior del escudo Hespérico, aparecen durante el Terciario una serie de cadenas montañosas debidas al plegamiento alpino entre las cuales se encuentran las cordilleras Béticas y el Atlas norteafricano. La relativa juventud de estas cordilleras es manifiesta; así FONTBOTÉ (1971) señala que Sierra Nevada empezó a constituirse como cadena montañosa hace 20 millones de años durante el Mioceno, llegando a ser un conjunto montañoso netamente individualizado en el Plioceno, aunque sigue elevándose bien entrado el Cuaternario. A la vez que se producía dicho levantamiento, el estrecho de Gibraltar se hundía paulatinamente hasta que, durante el Plioceno, se produjera de nuevo la separación de la Península Ibérica del Noroeste africano.

La diversidad del relieve originado junto con la complicada repartición de los terrenos geológicos elevados debieron originar un gran número de nuevos hábitats que serían colonizados selectivamente por las estirpes vegetales.

Durante el Cuaternario los más importantes acontecimientos geológicos y climáticos son las glaciaciones, cuyo efecto fue la desaparición de gran número de especies, mientras que otras se vieron obligadas a emigrar hacia condiciones más mesófilas; las montañas meridionales de Eu-

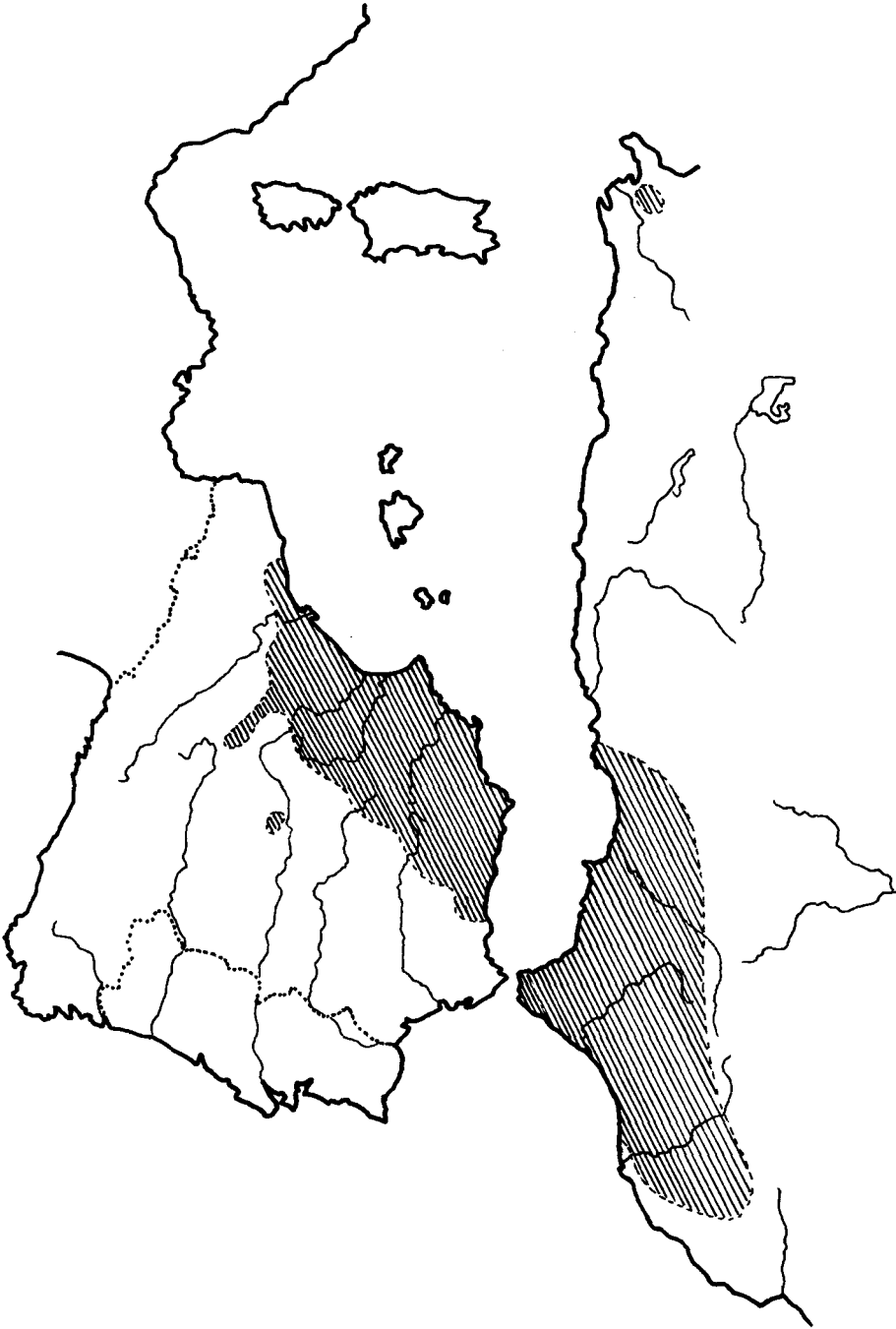


Fig. 1.—Mapa de distribución de las especies de *Centaurea* L. Sect. *Willkommia*.

ropa fueron mucho menos afectadas y pudieron actuar de «refugios» para numerosas plantas. Así por ejemplo, Sierra Nevada no sufrió los grandes efectos de los períodos glaciares (FONTBOTÉ, l.c.) y sólo existen pocas huellas de glaciación relegadas a las zonas cacuminales.

El relieve así formado se caracteriza en la actualidad por su gran tortuosidad que lleva implícita la gran variedad climática, la existencia de bruscos gradientes ecológicos que comportan un apelmazamiento de unidades florales distintas e incluso la mezcla de las mismas. En dichas zonas las presiones selectivas deben ser muy fuertes, facilitándose la divergencia entre las poblaciones aún en muy cortas distancias.

La diversidad climática es evidente; así, AGUILAR & col. (1977) distinguen hasta 10 tipos climáticos distintos en una zona relativamente reducida que abarca las provincias de Málaga, Granada, Jaén y Almería: 1) subdesértico árido; 2) subdesértico subárido; 3) mediterráneo árido, caluroso con veranos secos; 4) mediterráneo semiárido, caluroso y seco; 5) mediterráneo semiárido, con calor más moderado y seco, con inviernos templados; 6) mediterráneo semiárido, con calor moderado y seco, con inviernos fríos; 7) mediterráneo semiárido, caluroso y seco, con inviernos templados; 8) mediterráneo semiárido, con calor moderado y seco; 9) mediterráneo subhúmedo con tendencia continental, y 10) clima de alta montaña.

Si tenemos en cuenta, como ejemplo, que en algunas zonas de la provincia de Almería se produce el cambio repentino en altitud entre un clima de tipo subdesértico subárido y el clima de alta montaña casi sin solución de continuidad (lo cual se ve reflejado en la vegetación), se deduce claramente la brusquedad de los gradientes ecológicos.

Esta diversidad climática en el área ocupada por la Sección puede igualmente ponerse de manifiesto mediante los diagramas de GAUSSEN & BAGNOLS; en la Fig. 2 se representan algunos de los más significativos. A las evidencias que se observan en los diagramas hay que añadir el irregular régimen de lluvias a lo largo de las estaciones y años.

EL ENDEMISMO EN LA SECCIÓN *WILLKOMMIA*

Según hemos podido comprobar, la brusquedad de los gradientes ecológicos en el área considerada hace que un mismo taxon se encuentre en unidades fitosociológicas distintas, a veces muy inespecíficas debido a la mezcla entre ellas. Para BIDAULT (1968) el hecho de que un taxon participe en una asociación vegetal dada es un carácter taxonómico importante y en ocasiones táxones genéticamente distintos pero morfológicamente muy similares son más fáciles de distinguir teniendo en cuenta su posición fitosociológica que sus caracteres morfológicos. Igualmente GUINOCHE (1973: 126) nos dice: «.. les populations par lesquelles une espèce est représentée dans diverses associations végétales n'ont pas des compositions génotypiques tout à fait semblables. Bien que, dans la majorité

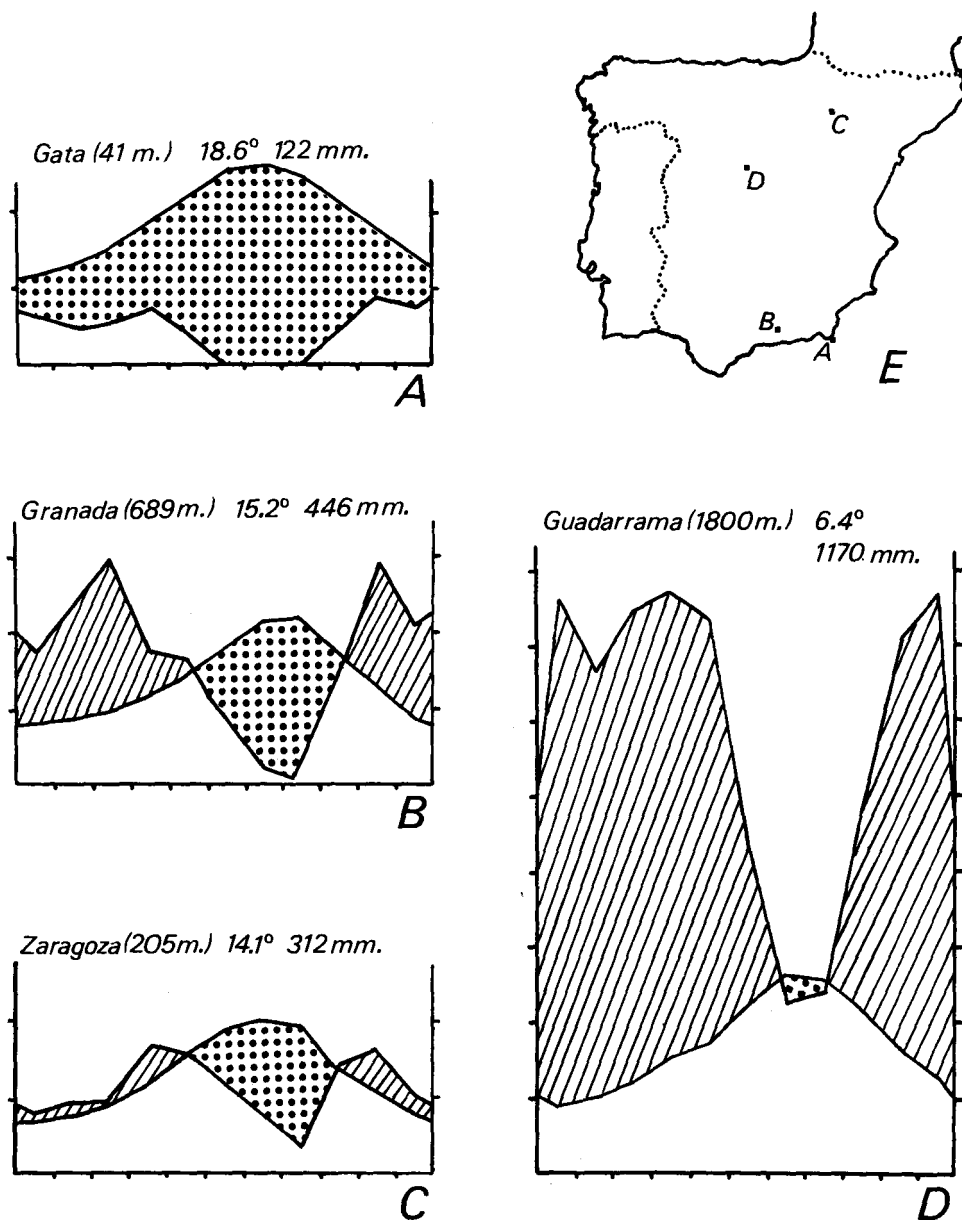


Fig. 2.—Diagramas climáticos de Gausson y Bagnols: A, B y C tomados de WALTER & LIETH (1960); D confeccionado con los datos tomados de RIVAS-MARTÍNEZ (1963); E situación de las estaciones.

des cas, les differences doivent être suffisamment faibles pour n'avoir pas de répercussions phénotypiques aisément décelables...».

En muchos casos la mezcla de distintos tipos de vegetación se debe a fenómenos de inversión de temperatura, tan frecuentes en áreas de topografía desigual.

Casi todos los táxones de la Sección viven en el piso montano; si tenemos en cuenta que los macizos montañosos en que habitan se encuentran separados por profundos valles e incluso por grandes penillanuras, el aislamiento entre las poblaciones de diferentes macizos es prácticamente total; a esto hay que añadir que el vilano es tan corto que no resulta funcional, siendo las hormigas, las encargadas de la dispersión de los achenios en un área que forzosamente ha de ser reducida. A este respecto hemos de señalar que entre otros autores, DAVIS (1971) estudiando los esquemas de distribución de los endemismos en Anatolia, observó que se concentraban en áreas de transición entre distintas zonas fitogeográficas y en zonas montañosas donde se mezclan floras de distintas regiones.

Así pues, la situación actual es la existencia de gran cantidad de poblaciones morfológicamente diferenciadas, que se dan cada una en un macizo montañoso particular. En ellas, debido al aislamiento, la deriva génica y fijación al azar deben jugar un papel muy importante en la evolución; si a esto añadimos la relativa plasticidad de todos los táxones y las diferentes presiones de selección a que se hallan sometidas sus poblaciones consecuencia de la variabilidad topográfica, edáfica y climática, es lógico pensar en la divergencia entre las poblaciones.

Alguno de estos particulares fue ya comentado por HEYWOOD (1960) que puso la Sección como ejemplo de «vicariantes microendémicas», las cuales son muy comunes en grupos que viven en comunidades saxícolas o rupícolas y que están aisladas espacialmente más que genéticamente; en los casos más complejos cada núcleo montañoso tiene sus propios representantes endémicos del grupo. Por lo tanto, los términos «endémica local» y «endémica ecológica» de WULFF (1943) adquieren aquí su pleno significado.

STEBBINS (1972) estudiando la flora de California, recoge las ideas de WRIGHT (1931) para el que la estructura más favorable de una población para la evolución rápida es la división en subpoblaciones más pequeñas; STEBBINS localiza este fenómeno en las zonas ecotónicas semiáridas donde se lleva a cabo una especiación activa (especialmente abundantes en el área ocupada por la Sección que estudiamos).

Los táxones que incluimos en la Sección *Willkommia* están muy emparentados con algunos de la Sección *Paniculatae* (Hayek) Dostál y filogenéticamente se originaron a partir de ellos, como ya indicó ARÈNES (1951). Según este autor, *C. paniculata* s.l. tiene su origen en la zona denominada por BRAUN-BLANQUET (1929) como «aralo-caspiana» que abarca las mesetas de Asia Menor y estepas de la cuenca del Danubio (Hungría y Rumania) y Rusia meridional hasta Afganistán y desiertos de Mongolia; desde dicha zona tuvieron lugar migraciones perfectamente datadas que

aseguraron su amplia repartición por el viejo continente. El eslabón de unión entre las dos Secciones según ARÈNES sería probablemente *C. paniculata* subsp. *coerulescens*.

Una vez alcanzada la Península Ibérica, las zonas montañosas originadas durante el plegamiento alpino debieron constituir zonas de refugio, en particular durante los períodos glaciares cuaternarios y se comportaron como centros secundarios de dispersión. Esta idea fue ya comentada por BRAUN-BLANQUET (l.c.), para el cual los tipos paleógenos alcanzaron esas regiones montañosas, se instalaron y adaptaron a condiciones ambientales múltiples imputables a la posición de los macizos, su altitud, sus pendientes y exposición; con el tiempo debieron sufrir oscilaciones climáticas que con los factores precedentes han llevado a estos elementos a ser origen de numerosas líneas divergentes que han conducido a endémicas netamente definidas.

De lo anteriormente expuesto se deduce que el lugar de origen de la Sección en su conjunto fue la zona formada por el Este-Sur de la Península Ibérica y la porción marroquí-argelina del Norte de África que durante el Mioceno se encontraban unidas. En dicho área debió asentarse la especie ancestral emparentada con *C. paniculata* subsp. *coerulescens* produciéndose la expansión de la misma en todo ese área, la cual tuvo lugar antes de la separación definitiva de Europa y África por hundimiento del estrecho de Gibraltar (Plioceno).

Debido al gran parecido de las dotaciones cromosómicas de todos los táxones de la Sección (véase BLANCA, 1980b), no es posible señalar uno de ellos como especie ancestral; por consiguiente hay que pensar que la especie ancestral tras ocupar ese área de condiciones ambientales tan variadas, se diversificó en unidades más discretas, que si bien no se puede asegurar que estuviesen aisladas genéticamente, al menos el aislamiento espacial debió ser eficaz. Así pues, se produjo lo que FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) denominaron «esquizoendemismo». Según señalan dichos autores este proceso se produce por:

a) Aislamiento que da lugar a la diferenciación: este sería el proceso que ha tenido lugar considerando las razas que quedaron separadas por el estrecho de Gibraltar.

b) Diferenciación que da lugar a la vicarianza: sería el proceso que ocurrió en cada una de las masas continentales; hay que pensar en la existencia de un taxon polimorfo, rico en biótipos y eurioico; la selección ha producido poco a poco distintos biótipos sobre medios diferentes, dando lugar a los táxones actuales estenoicos y más especializados. Muchas veces se observan formas intermedias no híbridógenas entre los distintos táxones que representan los restos de la población primitiva variable (en nuestro caso, pueden observarse multitud de estas formas entre las especies *C. boissieri*, *C. dufourii* y *C. pinae* que son causa de la dificultad existente en la separación taxonómica de las mismas). No obstante en este proceso debió actuar también el aislamiento, pues si las diferentes razas se hubieran podido cruzar libremente, no se habría conseguido la diferenciación.

Dos teorías intentan explicar la génesis de la diferenciación en las pequeñas poblaciones: la deriva génica y la radiación adaptativa. En nuestro caso es difícil señalar la predominancia de uno u otro proceso en la evolución de las razas, ya que como indicamos anteriormente la deriva génica debe ser un factor importante debido a la existencia de poblaciones pequeñas y totalmente aisladas; sin embargo no es posible tampoco comprender la evolución del grupo en su conjunto sin el concurso de la radiación adaptativa ya que muchos de los táxones viven en medios donde la concurrencia es muy baja y pueden observarse modificaciones morfológicas debidas a la adaptación a un medio particular; así *C. bombycina* (dolomitófito) tiene convergencia adaptativa con los táxones que viven en comunidades de *Andryalion agardhii* Rivas-Martínez 1961; igualmente hay que pensar con otros táxones adaptados a vivir en medios severos como *C. carratracensis* (serpentinófito), *C. pinnata* (gipsófito), etc. Muchos autores han llamado a estos medios «territorios privilegiados de endemismo» y se ha insistido mucho en la conservación de los mismos, a lo cual nos sumamos en base a nuestras observaciones en dichos territorios que nos han llevado incluso al descubrimiento de nuevos táxones (véase BLANCA, 1980a). Como nos dice FAVARGER (1974) si existe un caso donde la diferenciación ecotípica parece ser la única causa del endemismo, es el de los vegetales que crecen sobre suelos químicamente mal equilibrados; no obstante estas zonas actúan muchas veces de «refugios» por la menor concurrencia de estirpes vegetales; por lo tanto la especialización ecológica de estas plantas ha dado lugar a su aislamiento en pequeñas poblaciones donde la deriva génica va a cobrar gran importancia evolutiva dando lugar a microtáxones que difieren por caracteres «no adaptativos», cual es el caso de *C. carratracensis* que es un serpentinófito estricto pero que no presenta ninguna de las modificaciones morfológicas debidas a la serpentinomorfosis.

Otro caso particular interesante es el de *C. pinnata*; es un gipsófito que vive en un área muy reducida del SO de la provincia de Zaragoza, caracterizada por una sequía estival acusada y una pluviometría baja (Fig. 2, C), en comunidades de cobertura baja; en estas condiciones la influencia del yeso sobre la vegetación va a ser máxima (RIVAS MARTÍNEZ & COSTA, 1970). Hay además otro factor a señalar y es el hecho de que el área ocupada por esta especie es una zona donde convergen 3 provincias corológicas diferentes: Carpetano-Ibérico-Leonesa, Aragonesa y Castellano-Maestrazgo-Manchega (según la terminología de RIVAS MARTÍNEZ, 1973); por consiguiente *C. pinnata* coloniza un medio donde las presiones selectivas son muy fuertes, las cuales pueden haber provocado la diferenciación de dicha especie.

A veces es posible adivinar que la diferenciación puede continuar actualmente; en este caso hay que hablar de lo que Favarger denominó «esquizoendemismo incoactivo». Así por ejemplo en *C. boissieri* subsp. *willkommii* se está produciendo este fenómeno; es un taxon extremadamente polimorfo que incluye varios microtáxones que han llegado incluso a considerarse como especies distintas; no obstante los caracteres diferenciales

son mínimos y es imposible distinguirlos sin caer en graves errores. Por otro lado hay que señalar que el aislamiento entre las poblaciones de este taxon montano es muy eficaz y está agudizado actualmente por el cultivo intensivo y la destrucción del medio natural por el hombre.

El caso de *C. avilae* resulta también interesante. Vive en los pisos alpino y subalpino de la Sierra de Gredos (Avila), en un área disyunta totalmente de la del resto de los táxones de la Sección. Su presencia en este macizo la atribuimos a la influencia de las glaciaciones; posiblemente durante los períodos interglaciares la especie ancestral pudo ocupar un área más extensa en la Península Ibérica a la que reconocemos en la actualidad; si tenemos en cuenta que esta especie vive exclusivamente sobre substrato granítico, tal vez una raza de la especie ancestral se adaptó a éste medio; al sobrevenir un nuevo período glaciario esta adaptación pudo constituir una «trampa» que impidió la migración del taxon a condiciones más mesófilas; dicho período glaciario implicaría la desaparición de esta nueva estirpe en gran parte de su área, aunque en Sierra de Gredos logró sobrevivir debido a la irregularidad topográfica de la misma y a su ecología, pues al ser propia de comunidades de *Asplenietea rupestris* pudo sobrevivir en estaciones particularmente protegidas sin tener que soportar la influencia directa de los hielos cuaternarios.

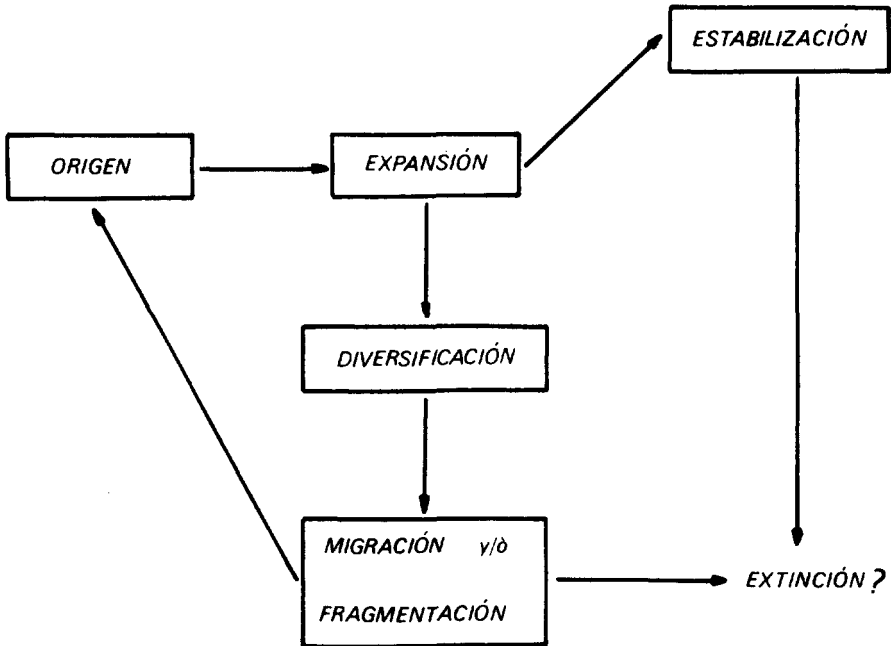
En algunas ocasiones la diferenciación morfológica y ecológica se ha producido por hibridación. En California LEWIS (1972) señala la existencia de numerosos ejemplos de híbridos localizados en zonas ecotónicas y que dan lugar a neoendemismos; si como resultado de esta hibridación se pueden producir razas estables, depende de la disponibilidad de un hábitat o nicho ecológico diferente al de los padres y al que el híbrido se adapta y puede llegar a estabilizarse y mantenerse debido a presiones de selección diferentes a las que operan en las poblaciones parentales. En el caso de *C. x beltrani* las especies parentales (*C. pau* y *C. dufourii*) son calcícolas, mientras que el híbrido es silicícola.

Un caso más espectacular desde este mismo punto de vista es el de *C. rouyi*, cuyo dimorfismo polínico explica un posible origen hibridógeno entre dos táxones muy próximos de manera que no se producirían importantes trastornos en las divisiones celulares, por lo que esta especie ha podido perdurar al estado diploide (para mayor información sobre esta especie véase BLANCA, 1981).

Hasta ahora hemos hablado del endemismo que no es consecuencia de un cambio en el número cromosómico. En el caso de *C. citricolor* se ha producido duplicación del número cromosómico ($2n = 36 + 1B$; BLANCA, 1980b); según los estudios del cariotipo parece ser que se trata de un autoploiploide derivado posiblemente de *C. monticola*, especie con la que se encuentra más emparentada. *C. citricolor* ocupa un área totalmente disyunta de la especie parental y coloniza un nicho ecológico diferente, ya que mientras que *C. monticola* vive sobre terrenos margosos calizos, el tetraploide vive en suelos derivados de la meteorización de los granitos.

Tomando como base el esquema propuesto por RICHARDSON (1978) con las modificaciones pertinentes para adaptarlo a nuestro caso particu-

lar, podemos resumir el camino evolutivo seguido por los táxones de la Sección *Willkommia* en el siguiente esquema:



Nos preocupa el interrogante que hemos colocado en el esquema, sobre todo por el hecho de que la extinción de algunos táxones del grupo puede deberse ante todo a la influencia humana. En efecto, existen muchos de los que sólo conocemos 2 ó 3 poblaciones, tales como *C. citricolor*, *C. dufourii* subsp. *lagascae*, *C. dufourii* subsp. *resupinata*, *C. avilae*, *C. pinnata*; bastaría una pequeña perturbación de su hábitat para que alguno de estos táxones, adaptados a vivir en unas condiciones precisas, pudiera verse abocado a la desaparición.

Muchos autores se han preocupado en este sentido. Así WALTERS (1971) propuso iniciar una serie de actividades encaminadas a la protección de las endémicas de la flora de Europa. FAVARGER (1976) comenta: «... si c'est una espèce endémique qui est détruite, cela représente une perte irréparable, équivalent à un authentique génocide...», e indica que la protección debe extenderse a las microformas endémicas ya que su desaparición impediría resolver el problema del origen de las especies mucho más comunes.

Por último finalizamos sumándonos a las ideas de STACE (1976) para el que los datos taxonómicos acumulados deben ser usados en dirigir programas de conservación de la diversidad genética de la misma forma

que los datos ecológicos se usan para determinar programas de conservación de la diversidad de los hábitats y es necesario el estudio de la variación infraespecífica que es la que revela esta diversidad genética e indica los caminos evolutivos a una escala comprensible.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al profesor doctor Claude Favarger sus precisas indicaciones y ayuda bibliográfica.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUILAR, J. & col. (1977). *Tour Guide Granada-Sevilla*. The fifth International Working Meeting on Soil Micromorphology. Granada.
- ARÈNES, J. (1951). Le groupe spécifique du *Centaurea paniculata* L. sensu latissimo. *Mém. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 2: 175-266.
- BLANCA LÓPEZ, G. (1980a). Dos táxones nuevos del género *Centaurea* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 36: 143-152.
- BLANCA LÓPEZ, G. (1980b). Notas cariosistemáticas en el género *Centaurea* L. Sect. *Acrocentroides* Willk. I. *Anales Jard. Bot. Madrid* 36: 349-369.
- BLANCA LÓPEZ, G. (1981). Consideraciones taxonómicas sobre la *Centaurea rouyi* Pau (Compositae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 38 (en prensa).
- BIDAULT, M. (1968). Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur le *Festuca ovina* L.s.l. du sud-est de la France. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 31: 217-356.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1929). L'origine et développement des flores dans le Massif Central de France. *Annals. Soc. Linn., Lyon* 76: 1-129.
- DAVIS, P. H. (1971). Distribution patterns in Anatolia with particular reference to endemism. In: P. H. Davis, P. C. Harper & I. C. Hedge (Eds.), *Plant Life of South-West Asia*: 15-26. Botanical Society of Edinburgh.
- FAVARGER, C. (1974). Progrès récents dans l'étude de l'endémisme végétal en Europe. *Lavori della Società Italiana di Biogeografia* 4: 1-29.
- FAVARGER, C. (1976). Données caryosystématiques concernant la flore des pays méditerranéens. Conclusions et suggestions pour l'avenir. *Trav. Inst. Bot. Univ. Neuchâtel* 23: 239-244.
- FAVARGER, C. & J. CONTANDRIOPOULOS (1961). Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 71: 384-407.
- FONTBOTÉ, J. M. (1971). De unas tierras sumergidas a la mayor altura de la Península. In: M. Ferrer (Ed.), *Sierra Nevada*: 257-263. Granada.
- GUINOCHE, M. (1973). Phytosociologie et Systématique. In: V. H. Heywood (Ed.), *Taxonomy and Ecology*: 121-140. Academic Press, London & New York.
- HEYWOOD, V. H. (1960). Problems of geographical distribution and taxonomy in the Iberian Peninsula. *Feddes Repert.* 63: 160-168.
- LEWIS, H. (1972). The origin of endemics in the California flora. In: D. H. Valentine (Ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*: 179-189. Academic Press, London & New York.
- RICHARDSON, I. B. K. (1978). Endemic taxa and the taxonomist. In: H. E. Street (Ed.), *Essays in Plant Taxonomy*: 245-262. Academic Press, London & New York.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1963). Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 21: 5-325.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1973). Avance sobre una síntesis corológica de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 30: 69-88.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. & M. COSTA (1970). Comunidades gipsícolas del centro de España. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 27: 193-224.
- STACE, (1976). The study of infraspecific variation. *Curr. Adv. Pl. Sci.* 8: 513-523.

- STEBBINS, G. L. (1972). Ecological distribution of centers of major adaptative radiation in Angiosperms. *In*: D. H. Valentine (Ed.). *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*: 7-34. Academic Press, London, New York.
- WALTER, H. & H. LIETH (1960). *Klimadiagramme Welatlas*. Fischer, Jena.
- WALTERS, S. M. (1971). Index to the rare endemic vascular plants of Europe. *Boissiera* 19: 87-96.
- WRIGHT, S. (1931). Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16: 97-159.
- WULFF, E. V. (1943). *An Introduction to Historical Plant Geography*. Chronica Bot. Co. Publ., Waltham Mass, U.S.A.