

## Resolviendo una incógnita biogeográfica, el caso de la Rand Flora afro-mediterránea.

Mario Mairal<sup>1,2</sup>, Andrea Sánchez-Meseguer<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biodiversidad y Conservación, Real Jardín Botánico-CSIC, Madrid.

<sup>2</sup>Correspondencia: Mario Mairal (mmairal@rjb.csic.es)

Plaza de Murillo 2, 28014-Madrid, SPAIN. Phone: +34 91 4203017; Fax: +34 914200157.

### RESUMEN

*Existe un enigmático patrón florístico que ha intrigado a científicos y naturalistas desde hace décadas. Consiste en una distribución de linajes de plantas emparentados que se encuentran distribuidos en regiones florísticas alrededor del continente africano, y separados por áreas de clima hostil. En biogeografía este tipo de distribuciones fragmentadas se conocen como disyunciones.*

*Este patrón de distribución florística en forma de anillo, se conoce como Rand Flora.*

*Dos hipótesis se han postulado para explicar este patrón: 1) Una serie de acontecimientos climáticos y geológicos habrían extirpado una flora ancestral de parte de su área de distribución, quedando así relegada a refugios alrededor de África. 2) Las disyunciones observadas son el resultado de recientes eventos de dispersión a larga distancia, con una posterior diversificación en las nuevas áreas.*

*El objetivo del proyecto es entender los factores históricos que han configurado este patrón florístico. Se aborda el análisis a partir del estudio comparado de varios grupos de plantas que muestran dicha distribución, usando técnicas filogenéticas moleculares, datación y nuevos métodos biogeográficos.*

*En el presente trabajo se hace una introducción al patrón conocido como Rand Flora. Se enumeran sugerentes ejemplos para interpretar las distribuciones geográficas. Se presentan los estudios de dos casos de especial relevancia, relacionados con dicho patrón; el caso *Canarina* y el caso *Hypericum*. Además se exponen y discuten los primeros resultados del proyecto.*

**Palabras clave:** biogeografía, *Canarina*, dispersión, *Hypericum*, Rand flora, vicarianza.

### INTRODUCCIÓN

Existe una distribución enigmática de especies en los márgenes del continente africano, conocida como patrón Rand Flora. Dicho patrón (Figura 1) relaciona las floras de regiones tan distantes como Macaronesia (Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde), sur de Arabia, este de África y Sudáfrica (Le Brun 1971; Bramwell 1985; Andrus *et al.* 2004; Sanmartín *et al.* 2010). Se ha propuesto que varios linajes de plantas muestran este patrón de distribución en base a estudios morfológicos y análisis filogenéticos moleculares. En la Tabla 1 se muestra una relación de grupos que ejemplifican esta distribución, aunque podríamos enumerar numerosos linajes más con distribuciones continentales este-oeste (*Parolinia*, *Tolpis*, *Chrysoprenanthes*, *Euphorbia*) u otras plantas macaronésicas con parientes en Sudáfrica (*Justicia*, *Phyllis*,...).

Proyectos de investigación-conservación

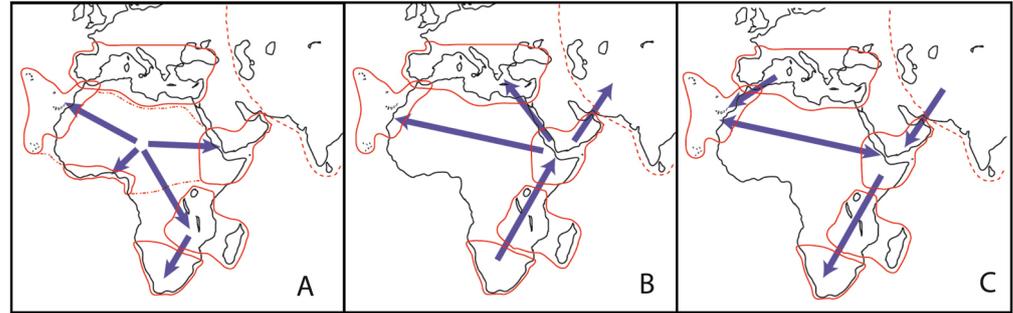


Figura 1. Hipótesis más importantes para explicar el patrón de distribución Rand Flora. A) Vicarianza – los cambios climáticos han producido la fragmentación de una flora continua en el norte de África. B) Dispersión hacia el norte – el patrón se formó por la inmigración de linajes desde el sur de África hacia el norte, y desde ahí hacia el oeste. C) Dispersión hacia el sur – los linajes se dispersaron desde el Mediterráneo y desde Asia hacia el sur a través del este de África. Figura modificada de Sanmartin *et al.* (2010).

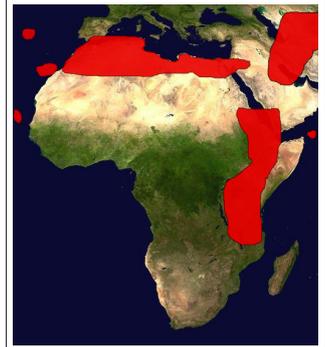
Tabla 1. En esta tabla se enumeran y describen algunos linajes que presentan el patrón de distribución Afro-mediterránea conocido como la Rand Flora. Todas las fotos y figuras de la tabla realizadas por M. Mairal Pisa.

	<p><b>Dracaena</b> (Asparagaceae). Los legendarios dragos fueron uno de los primeros ejemplos conocidos del patrón. Mientras que la especie <i>Dracaena draco</i> aparece en Macaronesia y oeste de África, habría que viajar hasta el este de África o a la isla de Socotra para encontrar cuatro especies más del género (Mwachala, 2005).</p>	
<p><i>Dracaena tamaranae</i> (Canarias)</p>	<p><b>Aeonium</b> (Crassulaceae). Los Bejeques o veroles del género <i>Aeonium</i> aparecen en su mayoría distribuidos por la región macaronésica, pero también hay algunas especies en el Este de África. Son un buen ejemplo de radiación adaptativa en Canarias, con alrededor de 38 especies, 2 especies más en Madeira, 1 en Cabo Verde y 1 en Marruecos. Sólo dos especies del género aparecen en el Este de África (Mort <i>et al.</i>, 2002).</p>	
	<p><i>Aeonium gorgoneum</i>. Cabo Verde.</p>	
	<p><b>Campylanthus</b> (Plantaginaceae). El romero marino (<i>Campylanthus salsoloides</i>) endémico de Canarias, y <i>Campylanthus glaber</i> endémico de Cabo Verde poseen al menos una docena de representantes del mismo género en el Cuerno de África y Oeste de Pakistán (Thiv <i>et al.</i>, 2010).</p>	
<p><i>Campylanthus glaber</i> (Cabo Verde)</p>		



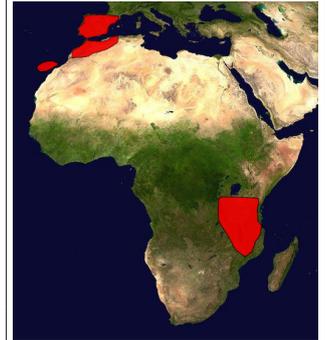
*Campanula jacobaea* (Cabo Verde)

**Campanula** (Campanulaceae). En una de las tribus de las campanillas del género *Campanula* se observa una disyunción entre islas. *Campanula jacobaea* aparece en el archipiélago de Cabo Verde, mientras que 7000 km al este, en la isla de Socotra, aparece *Campanula balfourii* (Roquet *et al.*, 2009).



*Adenocarpus foliolosus* (Canarias)

**Adenocarpus** (Fabaceae). Un grupo monofilético compuesto por las 3 especies canarias (*A. foliolosus*, *A. ombriosus* y *A. viscosus*) y una mediterránea (*A. complicatus*), estaría relacionado con la única especie del género que aparece en el Este de África (*Adenocarpus manii*) (Percy y Cronck, 2002).



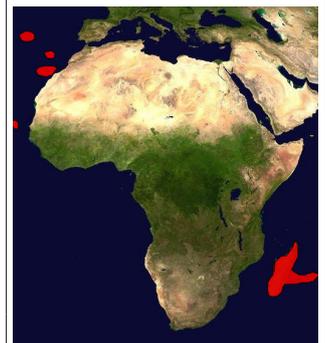
*Geranium reuteri* (Canarias)

**Geranium subgenus Robertium** (Geraniaceae). Un grupo de especies de *Geranium* endémicas de Macaronesia, Marruecos y Península Ibérica componen el grupo hermano de un clado formado por especies del este de África (Fiz *et al.*, 2008).



*Sideroxylon canariense* (Canarias)

**Sideroxylon** (Sapotaceae). Las tres especies macaronésicas, *Sideroxylon mirmulans* (Azores), *Sideroxylon canariense* (Canarias) y *Sideroxylon marginata* (Cabo Verde) forman un clado monofilético con especies de Madagascar e Islas Mascareñas (Smedmarck *et al.*, 2006).



*Camptoloma canariensis* (Canarias)

**Camptoloma** (Scrophulariaceae). Éste género está formado solamente por tres especies, una de ellas endémica de la isla de Gran Canaria (*Camptoloma canariensis*), otra especie presente en Somalia e Isla de Socotra (*Camptoloma villosa*), y por último otra en Angola y Namibia (*Camptoloma rotundifolia*).



## Proyectos de investigación-conservación

Pero no todas las disyunciones son tan acentuadas, todavía podemos observar distribuciones de especies cuya fragmentación nos da pistas para inferir una biota predesértica. Este sería el caso de algunas especies todavía presentes en puntos intermedios entre el este y el oeste de África, y que aparecen en islas continentales en medio del desierto del Sáhara, como las montañas del Tibesti (Chad) o el macizo del Hoggar (Argelia). He aquí el caso del brezo (*Erica arborea*), la tabaiba dulce (*Euphorbia balsamifera*), o algunas especies de campanillas del género *Campanula*. La presencia de fósiles de algunos de estos taxones en localidades neógenas en el Sáhara podría sugerir que formaban parte de una biota predesértica. Además, hasta hace aproximadamente 4000 años las formaciones de estepa y sabana africanas alcanzaron latitudes mucho más al norte que en la actualidad (Kröpelin 2008; Renssen 2006), permitiendo la existencia de hábitats apropiados en otros lugares del Sáhara y facilitando el flujo de semillas entre estos refugios.

Se han barajado dos posibles hipótesis para explicar el origen de la Rand flora (Figura 1):

1. La hipótesis de vicarianza. Sugiere que las especies actuales son el testigo presencial de una macroflora continental bastante distribuida en el pasado. Ésta flora habría ocupado una gran parte de la superficie del continente africano, habiendo quedado refugiada en los márgenes del continente como resultado de diversas crisis de aridez desde el Mioceno (23 millones de años; abreviado, Ma) en adelante. Los márgenes del continente habrían actuado como refugios debido a su mayor bonanza climática, en comparación con las fuertes fluctuaciones climáticas acaecidas en el interior del continente. Estos refugios corresponden a los márgenes continentales del este y el oeste de África (Figura 1A; Axelrod & Raven, 1978; Bramwell, 1985; Quezel, 1979, Andrus *et al.* 2004; Thiv *et al.* 2010).
2. La hipótesis de dispersión. Sugiere que la distribución actual es el resultado de eventos recientes de dispersión a larga distancia entre áreas geográficamente aisladas, seguidos de una diversificación de los taxones *in situ*. Para ésta teoría se han propuesto varias rutas de migración; hacia el sur, desde la región mediterránea o desde el oeste de Asia (Figura 1-B1), y hacia el norte, desde el sur de África, vía este de África (Figura 1-B2; Galley *et al.*, 2007). Esta hipótesis predice que los linajes estudiados no van a presentar una historia común a lo largo de su historia biogeográfica.

Hasta ahora los estudios biogeográficos sobre la Rand Flora se han limitado a la comparación de los patrones biogeográficos de distintos linajes sin que haya habido un intento de contrastar estas hipótesis estadísticamente. El desarrollo de nuevas herramientas analíticas en inferencia biogeográfica y datación filogenética, junto con la acumulación de datos paleoclimáticos y paleontológicos sobre la vegetación del norte de África, nos permiten por primera vez examinar los factores responsables de esta disyunción continental dentro de un riguroso marco evolutivo.

El presente proyecto de investigación titulado “Reconstrucción del origen de la Rand Flora Afro-Mediterránea con datación filogenético e inferencia biogeográfica” tiene como objetivo final inferir los factores históricos que han configurado este enigmático patrón florístico: vicarianza y extinción gradual de una antigua flora terciaria o dispersión y diversificación reciente entre áreas aisladas geográficamente.

Para ilustrar la forma de proceder en el proyecto, en el siguiente apartado se analizan de forma detallada dos de los grupos que se ha propuesto que presentan la distribución “Rand Flora”, los géneros *Canarina L.* (Familia Campanulaceae) e *Hypericum L.* (Familia Hypericaceae). Cada uno de estos subproyectos se encuentra en diferentes fases de desarrollo. Finalmente, se presentan los primeros resultados obtenidos en el proyecto, que aún está en curso. Estos resultados son el producto del primer meta-análisis realizado con el patrón biogeográfico de la Rand Flora.

*Proyectos de  
investigación-  
conservación*

EL SUBPROYECTO CANARINA

El género *Canarina* se sitúa dentro de la familia de las campanuláceas, pertenece a la tribu *Platycodoneae* (mediante tribu se hace referencia a la categoría taxonómica por debajo de familia) y sólo comprende 3 especies, que son un modelo manifiesto de disyunción afro-macaronésica; *Canarina canariensis*, aparece en las Islas Canarias occidentales, mientras que para encontrar el resto de especies tenemos que atravesar el desierto del Sáhara hasta el este de África, donde podemos encontrar las otras dos especies: *Canarina abyssinica* y *Canarina eminii* (Figura 2). Esta distribución nos puede servir como organismo modelo para estudiar la disyunción afro-macaronésica. El resto de géneros de la tribu *Platycodoneae*; *Platycodon* (1 especie sp), *Codonopsis* (43–55 sp) y *Cyananthus* (44 sp), se distribuyen todas en el este de Asia, convirtiendo a *Canarina* en el único taxón de las *Platycodoneae* representado en África. Esto, junto a su llamativa disyunción nos plantea una sugerente incógnita biogeográfica.

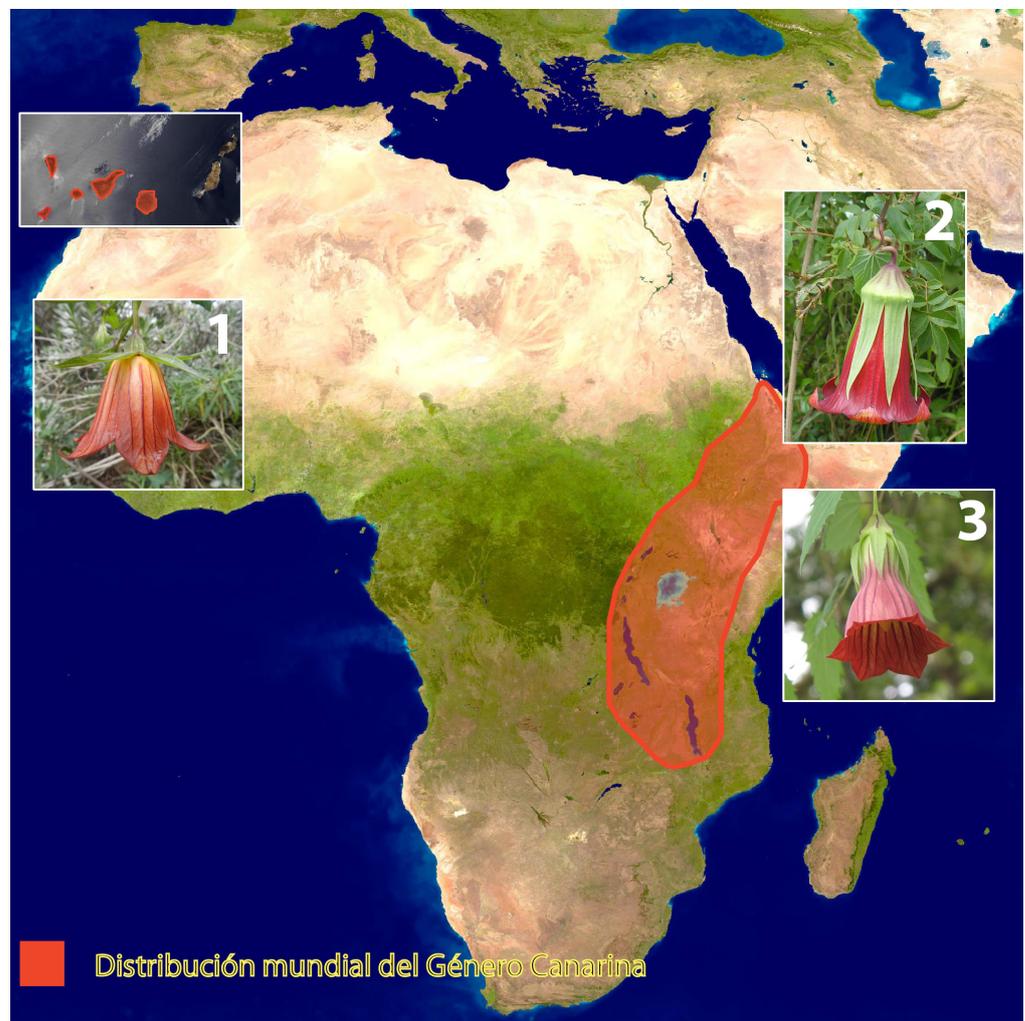


Figura 2. Mapa con la distribución actual de las especies del género *Canarina*.

1. *Canarina canariensis*, presente en las islas Canarias occidentales.

2 y 3. *Canarina eminii* y *Canarina abyssinica*, con distribución solapada en el este de África.

Figura realizada por M. Mairal Pisa.

## Proyectos de investigación-conservación

Para comprender esta distribución es importante conocer el marco paleoclimático de África. Sabemos que hace doce millones de años, en el Mioceno medio, el actual desierto del Sáhara estaba cubierto por sábana tropical (Quezel, 1978), pudiéndose encontrar sábanas arboladas hasta hace solamente 5000 años (Kröpelin 2008; Renssen 2006). De esta manera, las actuales biotas (conjunto de especies que ocupan un determinado área) macaronésicas y del este de África podrían haber estado conectadas. Es probable que esta conexión haya permitido que los frutos carnosos de *Canarina*, los cuales son consumidos por aves, hayan sido dispersados a Canarias por ornitocoria (dispersión de semillas realizada por pájaros). Posteriormente *Canarina* se habría extinguido del norte de África cuando estos bosques húmedos desaparecieron por la creciente aridificación del territorio. A falta de registro fósil, a priori no podemos saber si *Canarina* vivió a lo largo de las extensas sábanas africanas o se produjo un evento de dispersión a larga distancia.

Dentro de este contexto se pretende dilucidar la historia evolutiva de este género, para lo que se está haciendo un importante esfuerzo de muestreo y trabajo molecular. En concreto, estamos trabajando con tres métodos filogenéticos moleculares diferentes: análisis de regiones del genoma nuclear y plastidial, análisis de microsatélites y AFLPs (Polimorfismos en la Longitud de Fragmentos Amplificados). Estas técnicas permiten conocer las relaciones de parentesco entre las especies de *Canarina* en base a las distancias genéticas que existen entre ellas, así como el flujo génico que se ha producido entre los individuos de sus poblaciones. En último término, toda esta información nos permitirá inferir el área de origen del grupo, la dirección de la dispersión y la antigüedad de la separación entre las poblaciones a ambos lados del continente africano.

Las dos especies de *Canarina* del este de África se pueden encontrar en las selvas afromontanas húmedas, hábitat en un alarmante estado de retroceso, que ha quedado reducido a retazos de selvas dispersa por el este de África. Mediante el estudio de secuencias de ADN en relación a la distribución geográfica de los individuos se pueden también mejorar los esfuerzos de conservación, identificando las regiones en las que las especies tienen una diversidad genética más alta o exclusiva, y que por tanto deberían ser priorizadas en las políticas de conservación.

Pero además, durante el curso de esta investigación, han descollado otras preguntas interesantes relacionadas con el objeto de estudio. Sabemos que las especies de *Canarina* son polinizadas por pájaros (Olessen, *et al.*, in press), de esta manera, poseen diversos caracteres relacionados con la polinización ornitófila; flores robustas, néctar más diluido, colores que no reflejan la luz ultravioleta. Su interacción con los polinizadores es compleja; mientras que en África, *Canarina* es polinizada por pájaros de la familia Nectariniidae especializados en consumir polen (por ejemplo *Cinnyris mariquensis*), en Canarias, sin embargo, es polinizada por pájaros de dieta generalista, como el mosquitero canario (*Phylloscopus canariensis*) o el herrerillo (*Cyanistes caeruleus*). La ausencia de especies de pájaros con dieta especialista en Macaronesia nos sugiere fascinantes preguntas evolutivas, por ejemplo ¿por qué poseen adaptaciones a polinizadores especialistas estas plantas insulares? Así, pretendemos comparar por primera vez la biología reproductiva y los efectos de la polinización ornitófila entre isla y continente. Con esto se pretende dilucidar las interacciones ecológicas entre estos organismos, y la importancia que podría tener la extinción de alguna de sus funciones en el ecosistema, ya de por sí muy fragmentado.

## Proyectos de investigación-conservación

### EL SUBPROYECTO *HYPERICUM*

*Hypericum* L. es otro de los géneros que se ha propuesto que muestran el patrón de distribución Rand Flora. El grupo contiene más de 470 especies distribuidas en todos los continentes y diferentes ecosistemas, y solamente falta en los polos, en los desiertos y en zonas bajas tropicales (Robson, 1977; Figura 3). En África, *Hypericum* está presente en la mayor parte de los hábitats

excepto desiertos y zonas bajas tropicales. *Hypericum* es un grupo muy interesante para nuestro estudio porque se trata de un género muy antiguo. Tanto el registro fósil como las dataciones moleculares, indican que el orden Malpighiales al que *Hypericum* pertenece, divergió rápidamente a partir del Cretácico Medio (110 Ma) (Davis *et al.*, 2005), y datan la separación de *Hypericum* de su grupo hermano *Vismia* en el Cretácico-Paleoceno, hace 65 Ma. En una revisión reciente del registro fósil de *Hypericum*, Sánchez-Meseguer y Sanmartín (2012) sostienen que el origen del género se remonta al Eoceno superior. Entre otros restos fósiles, se ha encontrado polen fósil de *Hypericum* del Oligoceno inferior en España, aprox. 30 Ma. Esta información nos indica que tanto el género, como su presencia en África son probablemente anteriores al supuesto origen Mioceno de la “Rand Flora” y es por ello un grupo idóneo para nuestro estudio.

Robson (1981) describió varias disyunciones afro-mediterráneas para *Hypericum* basándose en el estudio de caracteres morfológicos. Entre otras, propuso que *Hypericum roeperianum* (distribuido en el este de África) está emparentado con *H. canariense* (Macaronesia), o que *H. quartinianum* (este de África) está relacionado con *H. glandulosum* (Macaronesia).

Al igual que ocurre con otros grupos incluidos en la Rand Flora, la existencia de disyunciones ha sido propuesta en base a caracteres morfológicos, pero no existe una filogenia molecular que nos permita testar estas hipótesis de parentesco en base a caracteres moleculares. Además, los estudios previos filogenéticos del género *Hypericum* eran muy reducidos en número de especies y estaban centrados en áreas geográficas concretas como el este de Asia y norte de América (Crockett *et al.*, 2004; Park y Kim, 2004; Pilepic *et al.*, 2011). Por ello, para este proyecto hemos generado la primera filogenia molecular representativa para todo el género que contiene representantes de todos los lugares donde *Hypericum* está distribuido (Sánchez-Meseguer *et al.*, en revisión) y de toda la variación morfológica que contiene el grupo. Además, hemos estimado los tiempos desde que divergieron los linajes de *Hypericum* (Sánchez-Meseguer *et al.*, en preparación). Los resultados obtenidos aún no han sido publicados, pero de forma preliminar se puede concluir que algunas de las especies que se ha propuesto que muestran el patrón de distribución afro-mediterráneo no están emparentadas entre sí (Sánchez-Meseguer *et al.*, en revisión). Éste es el caso para la supuesta relación entre *H. canariense* e *H. roeperianum*. La hipótesis de disyunción que postulaba Robson no se confirma, ya que ambas especies aparecen agrupadas en clados distintos (no son especies relacionadas). *H. canariense* está emparentada con taxones mediterráneos, mientras que *H. roeperianum* descende de linajes distribuidos en Asia, y por lo tanto su presencia en el este de África probablemente se debe a una dispersión desde Asia. Lo mismo ocurre entre *H. quartinianum* y *H. glandulosum*. Por lo tanto, la distribución de estos linajes en los márgenes del continente africano no podría ser explicada por la hipótesis de fragmentación de una antigua flora continental Africana.

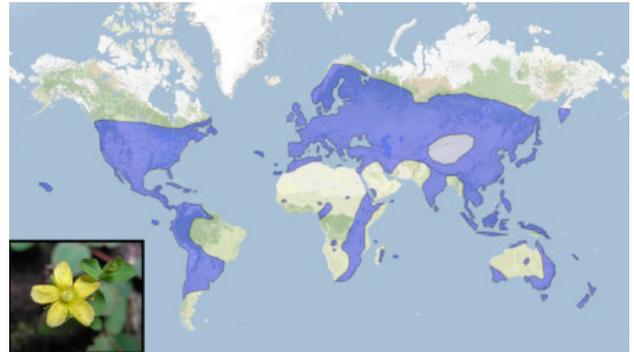


Figura 3. Mapa con la distribución actual de las especies del género *Hypericum* modificado de Robson (1977). Figura realizada por A. Sánchez-Meseguer.

## Proyectos de investigación-conservación

Sin embargo, las evidencias moleculares sugieren que sí que existe relación entre *Hypericum tomentosum* (distribuido en el norte de África y en la Península Ibérica) e *Hypericum somaliense* (Somalia). Ambas especies aparecen emparentadas dentro de un clado mayormente mediterráneo. La divergencia entre ellas data del Plioceno (Sánchez-Meseguer *et al.*, en preparación), lo que nos indica que pudieron formar parte de la Rand Flora, aunque la edad de separación entre ellas fue más reciente que en otros casos estudiados (Sánchez-Meseguer *et al.*, en preparación).

## PRIMEROS RESULTADOS DEL PROYECTO

En 2010 Sanmartín y colaboradores presentaron el primer meta-análisis del patrón Rand Flora. En él se incluían 13 linajes de plantas con distribución disyunta en los márgenes del continente africano. Los linajes incluidos fueron: *Aeonium* (Crassulaceae), *Adenocarpus* (Fabaceae), *Androcymbium* (Colchicum) (Colchicaceae), *Convolvulus* (Convolvulaceae), *Monsonia* (Geraniaceae), *Moraea* (Iridaceae), *Sideroxylon* (Sapotaceae), *Ceropegieae* (Apocynaceae), *Geranium* (subgenero Robertium) (Geraniaceae), *Solanum* (subgenero *Leptostemonum* p.p.) (Solanaceae), dos grupos del gran género *Euphorbia* (subg. *Rhizanthium* y subg. *Esula* p.p) (Euphorbiaceae), así como la familia Campanulaceae.

En el artículo se explora el uso del método de Biogeografía Bayesiana de Islas (BIB) propuesto por Sanmartín *et al.* (2008) para estimar la tasa de intercambio biótico o flujo génico entre áreas geográficamente aisladas. Este método usa datos sobre la distribución geográfica de las especies y datos moleculares de múltiples grupos taxonómicos, que difieren en su edad de origen, tasa de evolución molecular y capacidad dispersiva.

En el trabajo de Sanmartín *et al.* (2010) se pudo establecer que las tasas de intercambio biótico resultaron ser más altas entre el este y el oeste de África que por ejemplo entre norte-este o norte-sur de África. Ésto sugiere que las áreas del este y el oeste permanecieron más tiempo conectadas, o dicho de otra manera, que el intercambio biótico entre estas dos áreas duró hasta tiempos más recientes que entre las otras áreas estudiadas. El intercambio biótico entre Sudáfrica con el este o el norte de África fue probablemente más antiguo. Cuanto más antiguo es un intercambio biótico entre dos áreas es más probable que la extinción haya eliminado su rastro, siendo más difícil observar su señal en una filogenia. Sin embargo, si el intercambio es más reciente, la extinción todavía no ha tenido tiempo de eliminar esa señal.

Además, estos datos concuerdan con la información geológica. Sabemos que la desertificación del norte de África fue posterior a la del sur y el este de África, lo que esclarece una pieza más de este complejo puzzle evolutivo.

La alta tasa de dispersión detectada entre el oeste (Macaronesia-noroeste de África) y este de África (Cuerno de África-Península Arábiga) apoyaría la hipótesis de vicarianza, dónde una flora macrocontinental quedaría fragmentada por las variaciones climáticas ocurridas desde el Mioceno (Axelrod & Raven, 1978), dándose a posteriori una diversificación in situ. Algunos ejemplos cuya distribución se explica por un fenómeno de vicarianza son los géneros: *Aeonium*, *Campylanthus* o *Adenocarpus* (Tabla 1).

Sin embargo, sería improbable pensar que todo ha sucedido por un único evento de vicarianza, estas tasas reflejarían eventos repetidos de dispersión y vicarianza coincidiendo con la alternancia de ciclos húmedos y áridos en el norte de África desde el Mioceno (Thiv *et al.*, 2010), los cuáles habrían permitido el intercambio génico de forma intermitente.

Asimismo, se encontró que la región Macaronesia-noroeste de África presenta una capacidad de carga menor que otras regiones; esto, unido a su mayor tasa de dispersión, sugiere

## Proyectos de investigación-conservación

que la flora Macaronésica está compuesta por linajes que llegaron por migración a larga distancia. La migración de linajes se produjo principalmente desde el Mediterráneo, y en menor grado desde la Península Arábiga. La alta capacidad de carga observada en Sudáfrica junto con la menor tasa de dispersión, indica que la rica diversidad sudafricana surgió en dicho lugar, lo que es respaldado por la estabilidad climática de este área desde el Mioceno (Linder, 2005), algunos géneros representativos serían *Androcymbium*, *Monsonia* o *Moraea*. Ésto señala la región Sudafricana como fuente de linajes, que migrarían hacia el norte vía este de África, subiendo por las Montañas del Drakensberg y el Gran Rift, cuya formación también se daría en el Plioceno (20 millones de años). De esta manera, parte de la rica diversidad afromontana del este de África posiblemente provenga de la región de El Cabo sudafricana (Linder, 2005; Galley *et al.*, 2007). Los resultados indican también que ha habido poco intercambio biótico entre las regiones del sur de África y del norte de África, ocurriendo éste por el este de África.

El trabajo presentado por Sanmartín *et al.* (2010) se está continuando en la actualidad, incorporando en el análisis otros muchos grupos de estudio con distribución Rand Flora, entre ellos lo género descritos *Canarina* e *Hypericum*. Se prevé que al término del proyecto de investigación, se tendrá una idea más realista de los factores históricos que han contribuido a la formación del patrón florístico de la Rand Flora.

Los resultados de este proyecto pueden ayudarnos a entender el papel de la extinción asociada a cambios climáticos en la formación de patrones de diversidad vegetal. Asimismo, pueden ser de utilidad en el diseño de políticas de conservación en estas áreas, a través del desarrollo de modelos predictivos para conocer las consecuencias de la *aridificación* actual en el Norte de África y Sur de Europa en la evolución futura de su diversidad vegetal.

## AGRADECIMIENTOS

---

Este trabajo ha sido realizado gracias a la financiación del Ministerio de Ciencia y Educación (proyecto CGL2009-13322-C03-01/BOS) y a las becas de doctorado de A.S.M (AP-2007-01698) y a M.M (BES-2009-028958). Los autores quieren agradecer la ayuda prestada para la preparación del manuscrito a los responsables del proyecto, I. Sanmartín y J.J. Aldasoro, y también a M. Alarcón y C.L. Anderson. Además, agradecemos la ayuda técnica a I. Marques, E. Cano, F. Durán, G. Andreu y G. Sanjuanbenito.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- ANDRUS, N., TRUSTY, J., SANTOS-GUERRA, A., JANSEN, R. K., FRANCISCO-ORTEGA, J. 2004. Using molecular phylogenies to test phytogeographical links between East/South Africa, Southern Arabia and the Macaronesian islands— a review, and the case of *Vieraea* and *Pulicaria* sect. *Vieraeopsis*. *Taxon*, 53: 333–346.
- AXELROD, D. I., RAVEN, P. H., 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. *Biogeography and ecology of Southern Africa* (ed. M. J. A. Werger), pp. 77–130. The Hague, The Netherlands: Junk.
- BRAMWELL, D., 1985. Contribución a la biogeografía de las Islas Canarias. Bot. *Macaronésica*, 14: 3–34.

**Proyectos de  
investigación-  
conservación**

- CROCKETT, S.L., DOUGLAS, A.W., SCHEFFLER, B.E., KHAN, I.A., 2004. Genetic profiling of *Hypericum* (St. John's wort) species by nuclear ribosomal ITS sequence analysis. *Pl. Med.*, 70: 1–7.
- DAVIS, C.C., WEBB, C.O., WURDACK, K.J., JARAMILLO, C.A., DONOGHUE, M.J., 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *Amer. Naturalist*, 165: E36–E65.
- FIZ, O., VARGAS, P., ALARCÓN, M., AEDO, C., GARCÍA, J. L. Y ALDASORO, J. J., 2008. Phylogeny and historical biogeography of Geraniaceae in relation to climate changes and pollination ecology. *Systematic Botany*, 32.
- GALLEY, C., BYTEBIER, B., BELLSTEDT, D. U., LINDER, H. P., 2007. The Cape element in the Afrotropical flora: from Cape to Cairo?. *Proc. R. Soc.*, B 274: 535–543.
- KRÖPELIN, S., VERSCHUREN, D., LÉZINE, A.M., EGGERMONT, H., COCQUYT, C., FRANCUS, P., CAZET, J.P., FAGOT, M., RUMES, B., RUSSELL, J.M., DARIUS, F., CONLEY, D.J., SCHUSTER, M., VON SUCHODOLETZ, H., ENGSTRÖM, D.R., 2008. Climate-driven ecosystem succession in the Sahara: The past 6000 years. *Science* 320 : 765–768.
- LE BRUN, J. P., 1971. Quelques phanerogames africaines a` aire disjointe. *Mitteil. Bot. Staatssamm. Mün.*, 10: 438–448.
- LINDER, H. P., 2005. Evolution of diversity: the Cape Flora. *Trends Plant. Sci.*, 10: 536–541.
- Molero, J., Garnatje, T., Rovira, A., Garcia-Jacas, N., Susanna, A., 2002. Karyological evolution and molecular phylogeny in Macaronesian dendroid spurges (*Euphorbia* subsect *Pachycladae*). *Plant. Syst. Evol.*, 231: 109-132.
- MORT, M. E, SOLTIS D. E., SOLTIS P. S., FRANCISCO-ORTEGA, J. Y SANTOS GUERRA, A., 2002. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplastic sequences. *Systematic Botany*, 27: 271-288.
- MWACHALA, G. 2005. Systematics and ecology of *Dracaena* L. (Ruscaceae) in central, east and southern Africa. PhD Dissertation, University of Koblenz-Landau, Institute of Biology.
- OLESEN, J.M., ALARCÓN, M., EHLERS, B.K., ALDASORO, J.J., AND ROQUET, C. 2012. Pollination, biogeography and phylogeny of oceanic Island bellflowers (Campanulaceae). Perspectives in *Plant Ecology, Evolution and Systematics*, in press.
- PERCY, D. M., CRONK, Q. C. B., 2002. Different fate of island brooms; contrasting evolution in *Adenocarpus*, *Genista* and *Teline* in the Canary Islands and Madeira. *Am. J. Bot.* 89: 854-864.
- PARK, S.J., KIM, K.J., 2004. Molecular phylogeny of the genus *Hypericum* (Hypericaceae) from Korea and Japan: Evidence from nuclear rDNA ITS sequence data. *J. Pl. Biol.*, 47: 366–374.
- PILEPIĆ, K.H., BALIĆ, M., BLAŽINA, N., 2011. Molecular phylogenetic relationships of some *Hypericum* (Hypericaceae) based on ITS sequences. *Plant Biosystems*, 145: 81–87.
- Quezel, P., 1979. Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 65: 479-534.

- RENNSSEN, H., BROVKIN, V., FICHEFET, T., GOOSSE, H., 2006. Simulation of the Holocene climate evolution in Northern Africa: The termination of the African Humid Period. *Quat. Int.*, 150: 95–102.
- ROBSON, N.K.B., 1977. Studies in the genus *Hypericum* L. (Guttiferae). 1. Infrageneric classification. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.*, 5: 295–355.
- ROBSON, N.K.B., 1981. Studies in the genus *Hypericum* L. (Guttiferae). 2. Characters of the genus. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.*, 8: 55–226.
- ROQUET, C., SANMARTÍN, I., GARCIA-JACAS, N., SÁEZ, LL., SUSANNA A., WIKSTRÖM N., ALDASORO, J.J., 2009. Reconstructing the history of Campanulaceae with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal–vicariance analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 575–587.
- SÁNCHEZ-MESEGUER, A., ALDASORO, J.J., SANMARTÍN, I. (en revisión). New plastid and nuclear DNA evidence help solve relationships within the large and cosmopolitan genus *Hypericum* (Hypericaceae).
- SÁNCHEZ-MESEGUER, A., SANMARTÍN, I. Paleobiology of the genus *Hypericum* (Hypericaceae): a survey of the fossil record and some palaeogeographic implications. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* (aceptado, fecha prevista de publicación 2012).
- SANMARTÍN, I., VAN DER MARK, P., RONQUIST, F. 2008. Inferring dispersal: a Bayesian, phylogeny-based approach to island biogeography, with special reference to the Canary Islands. *J. Biogeo.*, 35: 428–449.
- SANMARTÍN, I., ANDERSON, C.L., ALARCON, M., RONQUIST, F., ALDASORO, J.J., 2010. Bayesian island biogeography in a continental setting: the Rand Flora case. *Biol. Lett.* 6, 703–707.
- SMEDMARK, J. E. E., SWENSON, U., ANDERBERG, A., 2006. Accounting for variation and substitution rates through time in Bayesian phylogeny reconstruction of Sapotoideae. *Mol. Phyl. Evol.*, 39: 706–721.
- THIV, M., THULIN, M., HJERTSON, M., KROPF, M., LINDER, H. P. 2010. Evidence for a vicariant origin of Macaronesian- Eritreo/Arabian disjunctions in *Campylanthus* Roth (Plantaginaceae). *Mol. Phyl. Evol.*, 54: 607–616.

