

# Una flora entre dos continentes, el punto caliente de diversidad vegetal Bético-Rifeño en el Mediterráneo occidental.

Rafael Molina-Venegas

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, E-41080 Sevilla, Spain

rmolina@us.es

## RESUMEN

*En este trabajo cuantificamos las afinidades florísticas que existen entre las floras de Andalucía y el norte de Marruecos, la región del oeste del Mediterráneo donde se localiza la mayor parte del punto caliente de diversidad Bético-Rifeño. Además, determinamos los correlatos ambientales de la diversidad beta observada entre los distintos ensamblajes de plantas de las sierras Béticas y Rifeñas (comarcas naturales), considerando las especies endémicas de estas sierras y las no endémicas por separado. La flora de las sierras del Rif occidental se asemeja más a la flora de Andalucía que a la de cualquier otra región del norte de Marruecos, destacando el papel desempeñado por el Estrecho de Gibraltar como ruta migratoria para la flora entre ambos continentes. La distancia geográfica fue el factor más importante a la hora de explicar la varianza en diversidad beta en el punto caliente de diversidad Bético-Rifeño en su conjunto. El mismo análisis focalizado en las sierras Béticas muestra que el clima es el principal factor explicando la diversidad beta de las especies no endémicas, mientras que la litología y la distancia geográfica (junto con el clima) explicaron la diversidad beta de las especies endémicas.*

**Palabras clave:** clima, diversidad beta, endemismos, Flora Mediterránea, litología, sierras Béticas y Rifeñas.

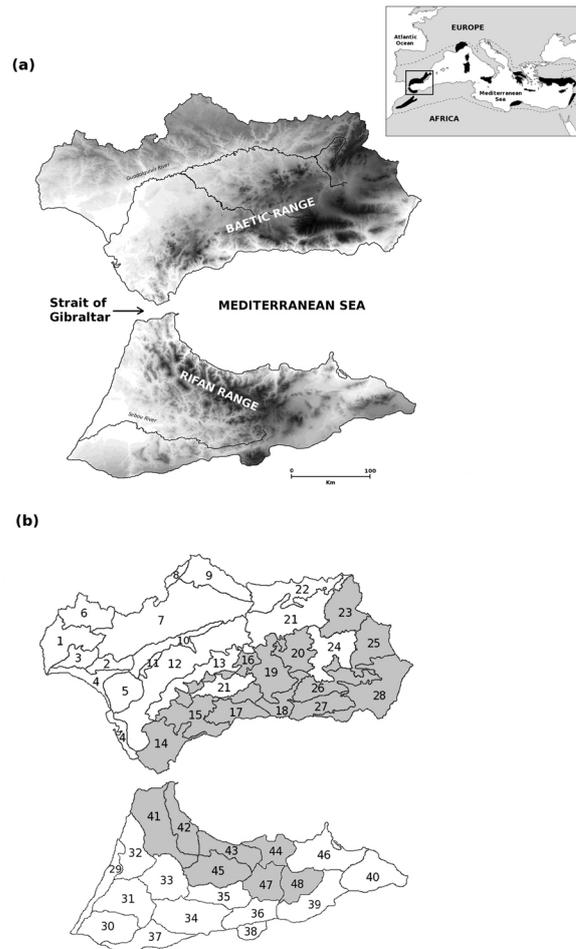
## INTRODUCCIÓN

La cuenca del Mediterráneo está considerada como el tercer punto caliente de diversidad vegetal del planeta (Myers *et al.*, 2000), dando cobijo al 8.3% de todas las especies de plantas vasculares que se conocen (Médail y Quézel, 1997). Además, se ha estimado que más de la mitad de las especies presentes en la cuenca del Mediterráneo son endémicas de esta región, lo que significa que se localizan únicamente dentro de los límites de la misma. Nos encontramos por tanto ante una región del planeta excepcionalmente diversa, cuyos ecosistemas se encuentran fuertemente amenazados por la presión que el hombre ha ejercido sobre los mismos desde tiempos históricos, reduciendo drásticamente la extensión original de sus hábitats.

Sin embargo, la enorme riqueza florística de la cuenca del Mediterráneo no se distribuye de forma uniforme por toda su extensión, de tal modo que existen zonas calientes y zonas frías de diversidad (Fig. 1). La mayor concentración de especies se registra en la Península

## Artículos

Figura 1. Localización del área de estudio en la cuenca del Mediterráneo. (a) Mapa de Andalucía (sur de la Península Ibérica) y norte de Marruecos (noroeste de África), mostrando la posición de las sierras Béticas y Rifeñas, el Estrecho de Gibraltar y los ríos Guadalquivir y Sebou. El recuadro representa la cuenca del Mediterráneo mostrando la localización del punto caliente de diversidad Bético-Rifeño en el oeste del Mediterráneo (modificado a partir de Médail y Quézel, 1999). Las áreas sombreadas representan regiones de alta concentración de especies. La línea punteada representa los límites de la cuenca del Mediterráneo. (b) Mapa mostrando las comarcas naturales de Andalucía y norte de Marruecos (Valdés *et al.*, 1987, 2002; Blanca *et al.*, 2009). Las comarcas destacadas coinciden con las cordilleras montañosas que forman el complejo Bético-Rifeño. Los números corresponden con los nombres de las comarcas naturales (ver Molina-Venegas *et al.*, 2013).



Ibérica y en el noroeste de África, en el extremo occidental de la cuenca, así como en la Península de los Balcanes y Anatolia en el extremo oriental (Médail y Quézel, 1997). Dentro del extremo occidental, la mayor riqueza de especies se encuentra a su vez confinada en las sierras Béticas del sur de la Península Ibérica y en las montañas del Rif en el norte de Marruecos (Médail y Quézel, 1999), que albergan aproximadamente el 18% de toda la riqueza de especies de la cuenca del Mediterráneo (ver Molina-Venegas *et al.*, 2013).

Han sido muchos los botánicos que a lo largo de la historia se han visto atraídos hacia las montañas Béticas y Rifeñas por lo que suponían una riqueza desconocida, y cuyas contribuciones al conocimiento florístico de la región han permitido que a día de hoy la flora de este punto caliente de diversidad del

planeta se conozca razonablemente bien. Lo que no está tan claro es en qué medida los botánicos históricos Bético-Rifeños reconocieron las similitudes florísticas que existen entre la parte europea y africana de esta región, algo que ya comenzaron a vislumbrar los herederos más contemporáneos de su legado florístico (Valdés, 1991; Médail y Quézel, 1997). Nos encontramos por tanto ante un punto caliente de diversidad Mediterráneo que presenta una configuración muy particular, a caballo entre dos continentes y cuyas masas de tierra se encuentran separadas por el Mar Mediterráneo (Fig. 1). Uno de los problemas que se plantea a las políticas de protección de los ecosistemas Mediterráneos es que no existe una correspondencia directa entre los límites biogeográficos de la cuenca y los límites políticos de los países implicados. Por tanto, resulta de especial interés cuantificar el grado de integridad florística que existe entre las floras de las dos partes en que se divide el punto caliente de diversidad Bético-Rifeño, con idea de plantear políticas de gestión integradas entre los gobiernos de España y Marruecos.

La fórmula más inmediata para cuantificar la diversidad de una región es hacer una estima del número total de especies que ocurren en dicha región, lo que se conoce como diversidad alfa. Sin embargo, los ecosistemas de tipo Mediterráneo cuentan con una particularidad en términos de diversidad que los diferencian de otros ecosistemas con elevada riqueza específica. Si comparamos la diversidad alfa a escala local (e.g. 1 hectárea) en cualquier punto de la cuenca del Mediterráneo con la de otros ecosistemas con elevada riqueza específica (e.g. bosques tropicales), veremos que estos últimos superan con creces la riqueza de especies del Mediterráneo. Sin embargo, si nos adentráramos en el bosque tropical y fuéramos anotando en nuestro cuaderno las especies nuevas que fueran apareciendo, comprobaríamos que la lista crece a un ritmo más lento en comparación con el

**Artículos**

incremento de especies que resultaría de llevar a cabo la misma experiencia en la cuenca del Mediterráneo. Así, el secreto de la gran diversidad de las regiones de tipo Mediterráneo radica en el excepcional recambio de especies (aparición de nuevas especies) que se registra a medida que nos desplazamos por la región (Fig. 2). Se trata de un segundo componente de la diversidad que se conoce con el nombre de diversidad beta, y que es particularmente destacable en el Mediterráneo debido al elevado número de especies endémicas con áreas de distribución reducida que caracterizan estos ecosistemas (Thompson, 2005).

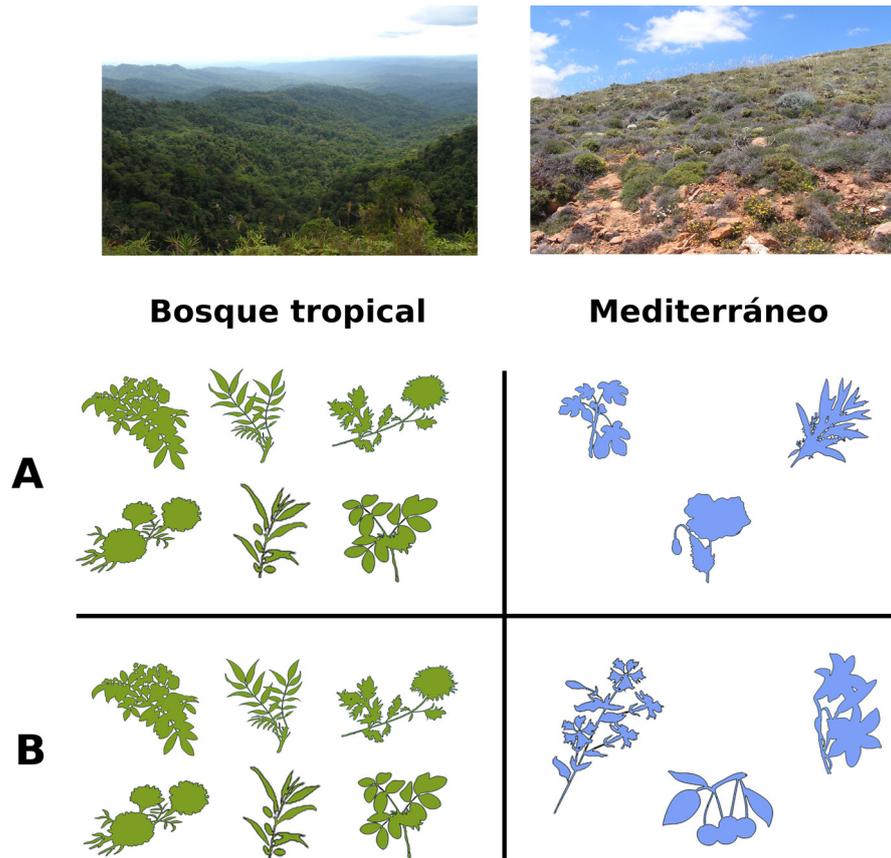


Figura 2. Ejemplo hipotético que ilustra los componentes alfa y beta de la diversidad en dos de los ecosistemas más diversos del planeta; el bosque tropical húmedo (foto: Bosque Protector del Oglán Alto, Provincia de Pastaza, Ecuador), y el matorral de porte bajo Mediterráneo (foto: Sierra Nevada, Almería, España). Las letras A y B representan dos localidades distintas dentro de cada uno de los ecosistemas mencionados. La riqueza de especies a escala local (diversidad alfa) es mayor en el bosque tropical (N = 6 en ambas localidades) que en el matorral Mediterráneo (N = 3 en ambas localidades). Sin embargo, en el bosque tropical no se observan especies nuevas cuando pasamos de una localidad a otra (todas las especies aparecen representadas en ambas localidades, y por tanto la diversidad beta es igual a cero), mientras que en el matorral Mediterráneo se produce un recambio de especies completo (ninguna de las especies aparece representada en ambas localidades, y por tanto la diversidad beta alcanza su máximo valor). Nótese que la riqueza de especies a escala regional en ambos ecosistemas (la suma de todas las especies distintas observadas entre las dos localidades consideradas) es la misma (N = 6).

Un factor clave para entender la diversidad de la cuenca del Mediterráneo es la enorme geodiversidad de la región, o lo que es lo mismo, la suma de los factores abióticos (e.g. clima, geomorfología, geología) que caracterizan una región (Barthlott *et al.*, 1996). En concreto, la cuenca del Mediterráneo se caracteriza por la marcada discontinuidad de las masas de tierra que la constituyen (penínsulas e islas) y una elevada heterogeneidad paisajística, resultado de las distintas fases de orogenia alpina que han ido moldeando la geomorfología de la región, así como la presencia de sustratos de naturaleza física y química muy contrastada y a menudo estresante para las plantas. Al tratarse de organismos

## Artículos

que carecen de capacidad de desplazamiento, las plantas dependen directamente de las reservas de agua y nutrientes almacenados en los sustratos sobre los que se desarrollan, y por tanto es esperable que la naturaleza de estos últimos tenga un papel importante en la ecología y evolución de las plantas en ecosistemas de tipo Mediterráneo (Cowling y Holmes, 1992; Kruckeberg, 2004).

En este trabajo, trataremos de (1) cuantificar las afinidades florísticas que existen entre la floras de Andalucía y el norte de Marruecos, donde se localiza la mayor parte del punto caliente de diversidad Bético-Rifeño (2) cuantificar en qué medida las variables ambientales (clima, elevación, sustrato y distancia geográfica) explican la diversidad beta observada entre los distintos ensamblajes de plantas de esta región.

## MATERIALES Y MÉTODOS

---

### ZONA DE ESTUDIO

Andalucía y el norte de Marruecos constituyen dos regiones geomorfológicamente muy heterogéneas, caracterizadas por presentar cadenas montañosas con picos que superan los 2000 metros de altitud (i.e. las sierras Béticas y Rifeñas), alrededor de las cuales se extienden grandes valles aluviales moldeados por los ríos Guadalquivir (Andalucía) y Sebou (norte de Marruecos) respectivamente.

Las montañas Béticas y Rifeñas comparten un origen geológico común, formando parte de la microplaca tectónica de Alborán, que se encuentra encajada entre las placas Euroasiática y Africana respectivamente (Rosenbaum *et al.*, 2002). La compleja geomorfología de las sierras Béticas y Rifeñas, coronada por los 3472 metros de Sierra Nevada en Andalucía, cuenta con una litología muy heterogénea que incluye desde afloramientos silíceos metamórficos, areniscas Oligo-Miocénicas y peridotitas hasta las dominantes calizas, dolomías y mármoles. Dicha complejidad geomorfológica se traduce en un amplio rango de variación climática en términos de temperatura y precipitaciones a lo largo de la zona de estudio, dentro de los límites establecidos por el clima de tipo Mediterráneo característico de la región.

### DATOS FLORÍSTICOS

Se recopiló un catálogo florístico exhaustivo con todas las especies y subespecies de plantas vasculares presentes en Andalucía y el norte de Marruecos, a partir de las floras regionales de Andalucía occidental (Valdés *et al.*, 1987), Andalucía oriental (Blanca *et al.*, 2009) y norte de Marruecos (Valdés *et al.*, 2002) (ver Molina-Venegas *et al.*, 2013 para los detalles sobre la recopilación del catálogo florístico). La distribución de las 4450 especies que se registraron para Andalucía y el norte de Marruecos se infirió a partir de su presencia/ausencia en las 48 comarcas naturales reconocidas dentro de la zona estudio. La matriz resultante de 48 comarcas naturales por 4450 especies se utilizó para cuantificar las afinidades florísticas que existen entre la floras de Andalucía y el norte de Marruecos.

De las 4450 registradas la zona de estudio, se seleccionaron aquellas que se encontraron en al menos una de las 21 comarcas naturales que definen los límites del complejo Bético-Rifeño (Fig. 1). La matriz resultante de 21 comarcas naturales por 4051 especies se dividió a su vez en dos submatrices que se analizaron por separado, distinguiendo por un lado las especies endémicas de las sierras Béticas y Rifeñas (N = 667) y por otro las especies que presentaron

## Artículos

una distribución más allá de estos límites ( $N = 3384$ ). Estas matrices se utilizaron para cuantificar en qué medida las variables ambientales consideradas explican la diversidad beta observada entre los distintos ensamblajes de plantas de la zona de estudio (ver Molina-Venegas *et al.*, 2013 para los detalles sobre la elaboración de las matrices florísticas).

### VARIABLES AMBIENTALES

Para describir la variación climática y altitudinal entre las comarcas naturales de la zona de estudio utilizamos los rasters de máxima resolución del repositorio WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005). La zona de estudio se dividió en celdas de  $1 \text{ km}^2$  y para cada una de ellas se extrajo el valor mensual de temperatura máxima, mínima y media, precipitación total y la altitud, obteniendo finalmente una media mensual por comarcas naturales. A partir de estos valores mensuales se construyeron 18 nuevas variables bio-climáticas relacionadas con la temperatura y la precipitación así como 4 variables relacionadas con la altitud (ver Molina-Venegas *et al.*, 2013 para más detalles).

Para la caracterización de los sustratos usamos un mapa litológico (escala 1: 100,000) de Andalucía (Jordán, 2000), en el que se reconocieron 162 categorías de sustratos para las comarcas naturales de las sierras Béticas. La información litológica disponible para el norte de Marruecos resultó ser fragmentaria e incompleta, por lo que limitamos la caracterización litológica del complejo Bético-Rifeño a las comarcas andaluzas.

La distancia geográfica entre dos comarcas cualesquiera se estimó a partir del valor medio de las distancias observadas entre todas las combinaciones posibles de pares de celdas de  $1 \text{ km}^2$  entre las comarcas comparadas.

### ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para cuantificar las afinidades florísticas entre Andalucía y el norte de Marruecos llevamos a cabo un análisis de cluster jerárquico (HCA) basado en la distribución de la flora vascular en las comarcas naturales de Andalucía y el norte de Marruecos. En primer lugar estimamos la distancia florística entre comarcas empleando el índice de similaridad de Sørensen como medida de distancia (1 - Sørensen) y el algoritmo de agrupamiento UPGMA para construir un dendrograma enraizado. Para testar la robustez de los agrupamientos empleamos el método de bootstrap propuesto en Shimodaira (2004) con 10,000 remuestreos.

La diversidad beta entre las comarcas naturales Bético-Rifeñas se estimó empleando el índice de similaridad de Sørensen como medida de distancia (1 - Sørensen) para las especies endémicas y no endémicas por separado. Para testar el efecto del sustrato en la diversidad beta se estimaron dos matrices de distancia florística adicionales para endémicas y no endémicas respectivamente, considerando únicamente las comarcas que se corresponden con las sierras Béticas.

Para reducir el elevado grado de colinealidad observado entre las variables climáticas, seleccionamos en primer lugar el subconjunto de variables climáticas que rindieron la correlación no paramétrica más alta con cada una de las 4 matrices de diversidad beta consideradas (endémicas Bético-Rifeñas, no endémicas Bético-Rifeñas, endémicas Béticas y no endémicas Béticas), empleando para ello la función de R BIO-ENV (Clarke y Ainsworth, 1993). Las variables seleccionadas para cada subconjunto fueron estandarizadas y posteriormente empleadas para estimar las distancias climáticas entre comarcas, usando la distancia Euclídea como medida de distancia. Las distancias altitudinales entre comarcas se estimaron siguiendo el mismo procedimiento que para las variables climáticas. Finalmente, calculamos la distancia litológica entre comarcas a partir de la superficie relativa ocupada por cada categoría de sustrato en cada comarca, empleando el

Artículos

índice de disimilaridad de Bray-Curtis.

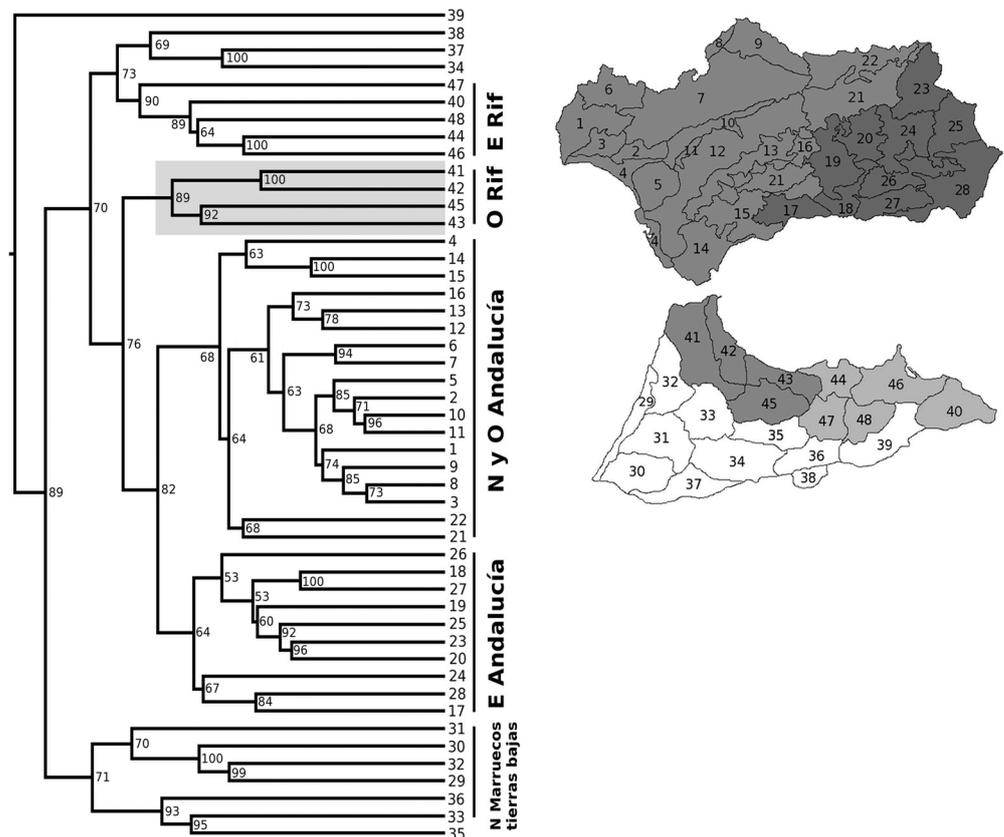
Para cuantificar en qué medida las variables ambientales consideradas (clima, elevación, sustrato y distancia geográfica) explican la diversidad beta observada entre comarcas aplicamos el método de regresión múltiple en matrices de distancia sobre cada una de las 4 matrices de diversidad beta consideradas (MRM; Lichstein, 2007). Para ello, extrajimos por separado la fracción de varianza en diversidad beta explicada exclusivamente por cada una de las variables ambientales, la fracción de varianza explicada de forma co-variada por dos o más variables y la varianza no explicada (Legendre y Legendre, 1998). El nivel de significación de los coeficientes de regresión se estimó realizando permutaciones de la matriz de diversidad beta correspondiente en cada caso (N = 1000).

Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el software R versión 2.15.1 (R Development Core Team, 2012), a través de los paquetes VEGAN (Oksanen *et al.*, 2012), ECODIST (Goslee y Urban, 2007) y PVCLUST (Suzuki y Shimodaira 2006).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de cluster jerárquico mostró que los ensamblajes de plantas de las comarcas naturales correspondientes a las montañas rifeñas, así como unas pocas comarcas de la zona sur del norte de Marruecos (i.e. comarcas 34, 37 y 38) se asemejan más a los de las comarcas andaluzas (89% de apoyo bootstrap) que a los de cualquier otra comarca del norte de Marruecos (Fig. 3). Es más, las comarcas correspondientes a las montañas del Rif occidental formaron un grupo robusto (89% de apoyo bootstrap) que se encuentra más relacionado en términos florísticos con los ensamblajes de plantas andaluces que con los marroquíes (76% de apoyo bootstrap).

Figura 3. Representación gráfica del análisis de cluster jerárquico mostrando las relaciones florísticas entre las comarcas naturales de Andalucía y norte de Marruecos. Los números de los nodos representan el valor de apoyo bootstrap en porcentaje. El clado destacado representa las sierras Rifeñas occidentales, cuya flora se asemeja más a la de Andalucía que a la del resto del norte de Marruecos. Los números de las ramas terminales corresponden con la numeración de las comarcas naturales en el mapa (ver Molina-Venegas *et al.*, 2013 para los nombres de las comarcas naturales).

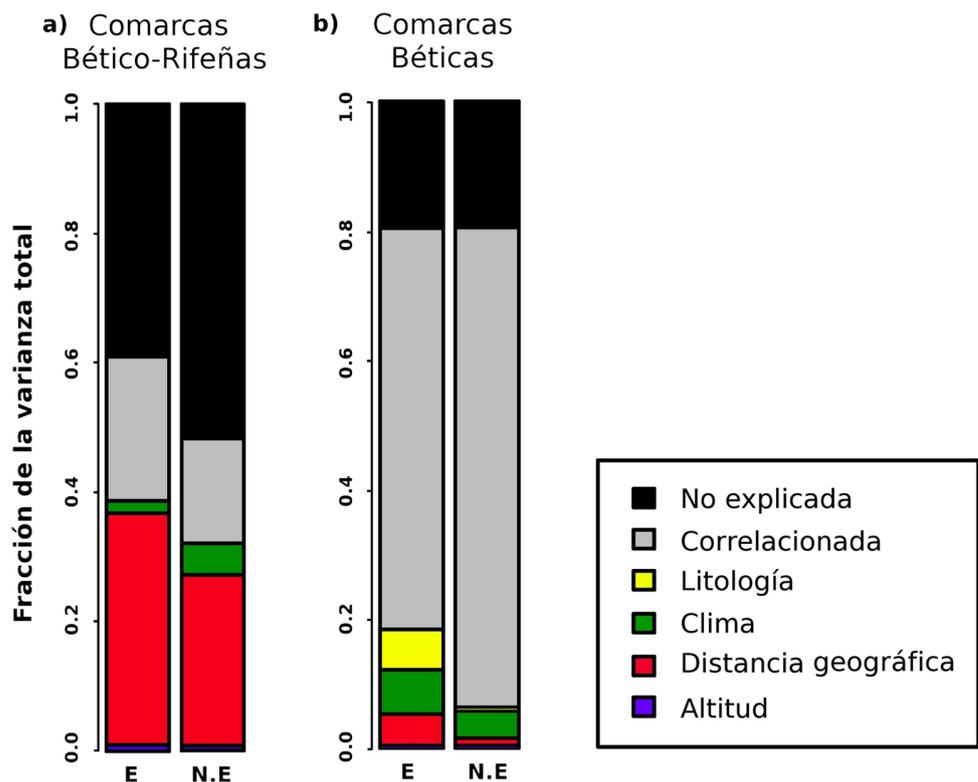


Artículos

Este análisis demuestra la existencia de similitudes florísticas remarcables entre Andalucía y el norte de Marruecos (Valdés, 1991), que resultan particularmente notables en la región del Estrecho de Gibraltar. Este patrón podría explicarse por la historia geológica de la región de estudio. Las placas tectónicas europea y africana han estado conectadas de forma intermitente a lo largo del tiempo geológico. El último contacto entre ambas masas de tierra ocurrió a finales del Mioceno (hace aproximadamente 6.5 millones de años), provocando el cierre del Estrecho de Gibraltar, lo que junto con las intensas condiciones de sequía reinantes en aquel momento provocó la casi completa desecación del Mar Mediterráneo (Duggen *et al.*, 2003; ver también [https://www.youtube.com/watch?v=bw-qf\\_zQMWs](https://www.youtube.com/watch?v=bw-qf_zQMWs)). El Estrecho volvió a abrirse hace aproximadamente 5.3 millones de años, provocando el rellenado de la cuenca a través de una gigantesca catarata de agua procedente del Océano Atlántico que se formó en la región del Estrecho de Gibraltar (García-Castellanos *et al.*, 2009). El cierre del Estrecho de Gibraltar permitió probablemente la apertura de una ventana temporal para el intercambio de flora y fauna entre ambos continentes, dependiendo en última instancia de la capacidad de dispersión de las especies (Lavergne *et al.*, 2013). Por tanto, nuestros resultados podrían interpretarse como una huella histórica del papel desempeñado por el Estrecho de Gibraltar en la estructuración de los ensamblajes de plantas del punto caliente de diversidad Bético-Rifeño.

La distancia geográfica fue el factor más importante a la hora de explicar la varianza en diversidad beta observada entre comarcas, tanto para las especies endémicas (61%,  $P < 0.001$ ) como para las no-endémicas (49%,  $P < 0.001$ ), indicando que la capacidad dispersiva de las especies podría jugar un papel importante en la estructuración espacial de la diversidad vegetal en el punto caliente de diversidad Bético-Rifeño en su conjunto (Fig. 4a). Sin embargo, el análisis restringido a las comarcas de las sierras Béticas sugiere que los factores que gobiernan la estructuración de la diversidad beta varían entre las especies endémicas y las no-endémicas. Así, las diferencias climáticas entre comarcas fueron el factor más importante a la hora de explicar la varianza observada para las especies no-endémicas (Fig. 4b).

Figura 4. Fracción de la varianza en diversidad beta explicada para cada elemento florístico (endémicas: E, no endémicas: N.E) por el clima, la litología, la altitud, la distancia geográfica y la varianza correlacionada, junto con la varianza no explicada. (a) Todas las comarcas Béticas y Rifeñas. (b) Comarcas Béticas.



## Artículos

Por el contrario, la litología y la distancia geográfica (junto con el clima) explican una fracción significativa de la diversidad beta observada para las especies endémicas. Es importante tener en cuenta que una fracción muy elevada de la varianza explicada por las variables ambientales consideradas es varianza correlacionada, lo que significa que aunque los factores considerados en el estudio explican una gran cantidad de varianza para las especies endémicas (80%) y no-endémicas (81%) respectivamente, la mayor parte de la misma no puede ser atribuida a las distintas variables ambientales por separado. Así, por ejemplo, las distancias climáticas y altitudinales entre comarcas presentaron un elevado grado de correlación entre ellas (e.g. regresión entre las matrices de distancias climáticas y altitudinales para las especies no endémicas:  $R^2 = 0.79$ ,  $P < 0.001$ ).

La incidencia del clima y la altitud en los patrones de diversidad beta reportados en el estudio reflejan el papel crucial que juega la heterogeneidad geomorfológica de la región en la estructuración espacial de la diversidad, que permite la coexistencia a escala regional de especies con requerimientos ecológicos muy dispares. Por otro lado, el hecho de que las distancias geográficas y litológicas por sí mismas (además del clima) expliquen una fracción considerable de la diversidad beta de las especies endémicas de las sierras Béticas, sugiere que la limitada capacidad colonizadora de las mismas (Lavergne *et al.*, 2004) junto con la adaptación a condiciones litológicas particulares (Rajakaruna, 2004) son mecanismos claves para entender la generación (aparición de nuevas especies) y el mantenimiento (coexistencia a escala regional) de la diversidad vegetal en el punto caliente de diversidad Bético-Rifeño.

---

## CONCLUSIONES

La flora de las comarcas Rifeñas en el norte de Marruecos, y en particular las del Rif occidental, se asemeja más a la flora de Andalucía que a la de cualquier otra región del norte de Marruecos, destacando el papel desempeñado por el Estrecho de Gibraltar como ruta migratoria para la flora entre ambos continentes. La capacidad dispersiva de las especies podría jugar un papel importante en la estructuración espacial de la diversidad vegetal en el punto caliente de diversidad Bético-Rifeño en su conjunto. El análisis focalizado en las sierras Béticas sugiere que la heterogeneidad geomorfológica de la región jugaría un papel clave en la estructuración espacial de la diversidad. Finalmente, la limitada capacidad colonizadora de las especies endémicas, así como la adaptación a condiciones litológicas particulares podrían ser mecanismos claves para entender la generación y el mantenimiento de la diversidad vegetal en el punto caliente de diversidad Bético-Rifeño.

---

## REFERENCIAS

- BARTH LOTT, W., LAUER, W., PLACKE, A., 1996. Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde* 50, 317-327.
- BLANCA, G., CABEZUDO, B., CUETO, M., FERNÁNDEZ, C., MORALES, C. (eds), 2009. *Flora vascular de Andalucía Oriental*. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, Sevilla.
- CLARKE, K.R., AINSWORTH, M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 92, 205-219.

## Artículos

- COWLING, R.M., HOLMES, P.M., 1992. Endemism and speciation in a lowland flora from the Cape Floristic Region. *Biological Journal of the Linnean Society* 47, 367-383.
- DUGGEN, S., HOERNLE, K., VANDEN BOGAARD, P., RUPKE, L., MORGAN, J.P., 2003. Deep roots of the Messinian salinity crisis. *Nature* 422, 602-605.
- GARCIA-CASTELLANOS, D., ESTRADA, F., JIMÉNEZ-MUNT, I., GORINI, C., FERNÁNDEZ, M., VERGÉS, J., DE VICENTE, R., 2009. Catastrophic flood of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis. *Nature* 462, 778-781.
- GOSLEE, S.C., URBAN, D.L., 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22, 1-19.
- HIJMANS, R.J., CAMERON, S.E., PARRA, J.L., JONES, P.G., JARVIS, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965-1978.
- JORDÁN, A., 2000. *Mapa litológico de Andalucía (1:100.000)*. Consultoría Técnica 926/98/P/00. Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía).
- KRUCKEBERG, A.R., 2004. *Geology and plant life: the effects of landforms and rock types on plants*. University of Washington Press, Seattle.
- LAVERGNE, S., THOMPSON, J.D., GARNIER, E., DEBUSSCHE, M., 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107, 505-518.
- LAVERGNE, S., HAMPE, A., ARROYO, J., 2013. In and out of Africa: how did the Strait of Gibraltar affect plant species migration and local diversification? *Journal of Biogeography* 40, 24-36.
- LEGENDRE, P., LEGENDRE, L., 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- LICHSTEIN, J.W., 2007. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology* 188, 117-131.
- MÉDAIL, F., QUÉZEL, P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84, 112-127.
- MÉDAIL, F., QUÉZEL, P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13, 1510-1513.
- MOLINA-VENEGAS, R., APARICIO, A., PINA, F.J., VALDÉS, B., ARROYO, J., 2013. Disentangling environmental correlates of vascular plant biodiversity in a Mediterranean hotspot. *Ecology and Evolution* 3, 3879-3894.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B., KENT, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, H.H., WAGNER, H., 2012. vegan: community ecology package. R package version 2.0-4.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012. R: *a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

## Artículos

- RAJAKARUNA, N., 2004. The edaphic factor in the origin of plant species. *International Geology Review* 46, 471-478.
- ROSENBAUM, G., LISTER, G.S., DUBOZ, C., 2002. Reconstruction of the tectonic evolution of the western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer* 8, 107-130.
- SHIMODAIRA, H., 2004. Approximately unbiased tests of regions using multistep-multiscale bootstrap resampling. *The Annals of Statistics* 32, 2616-2641.
- SUZUKI, R., SHIMODAIRA, H., 2006. Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. *Bioinformatics* 22, 1540-1542.
- THOMPSON, J.D., 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University, New York.
- VALDÉS, B., 1991. Andalusia and the Rif. Floristic links and common flora. *Botanika Chronica* 10, 117-124.
- VALDÉS, B., FERNÁNDEZ GALIANO, E., TALAVERA, S. (eds), 1987. *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Ketres, Barcelona.
- VALDÉS, B., REJDALI, M., ACHHAL EL KADMIRI, A., JURY, J.L., MONTSERRAT, J.M. (eds), 2002. *Catalogue des plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

