

Julio Peñas y Juan Lorite (eds.)

Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada

Principios y retos
para su preservación

eug

Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada

© JULIO PEÑAS Y JUAN LORITE (EDS.)
© UNIVERSIDAD DE GRANADA
BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN
DE PLANTAS EN SIERRA NEVADA.
PRINCIPIOS Y RETOS PARA SU
PRESERVACIÓN

EDITA

Editorial Universidad de Granada
Campus Universitario de Cartuja.
Antiguo Colegio Máximo
Telf.: 958 243 930 / 958 246 220
18071, GRANADA.

COMPAGINACIÓN Y PREIMPRESIÓN
Galerada, SIAG. GRANADA.

DISEÑO CUBIERTA

Lalo Rojas. GRANADA.

Impreso en España

Printed in Spain

*Cualquier forma de reproducción, distribución,
comunicación pública o transformación de esta
obra sólo puede ser realizada con la autorización
de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley.*

IMAGEN DE CUBIERTA: *Piornal Cytisus galianoi*, valle del río Trevélez (Alpujarra), a unos 2.640 m de altitud. Al fondo y de izquierda a derecha: Mulhacén (3.482 m), Alcazaba (3.371 m) y Puntal de Vacares (3.136 m). www.robertotravesi.es ©Roberto Travesí.

IMAGEN DE CONTRACUBIERTA: *Narcissus nevadensis* en los Prados de Vacares, vertiente norte de Sierra Nevada, a más de 2.300 m de altitud. Arriba y de izquierda a derecha: La Alcazaba (3.371 m), Mulhacén (3.482 m), Puntal de la Caldera (3.223 m), Cerro de los Machos (3.329 m) y Veleta (3.394 m). www.robertotravesi.es ©Roberto Travesí.

Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada.

Principios y retos
para su preservación

Editores:

Julio Peñas

Juan Lorite

Granada 2019

eug

PRESENTACIÓN

Juan José Areces Maqueda

Director del Organismo Autónomo Parques Nacionales

La Red de Parques Nacionales constituye un sistema encaminado a legar a las generaciones futuras una muestra representativa de los principales sistemas naturales españoles. Si bien supone únicamente un 0,73% del territorio terrestre español, alberga una extraordinaria riqueza natural, cuya conservación es una prioridad no solo para las administraciones, sino para toda la sociedad en su conjunto.

En los parques nacionales españoles podemos encontrar formaciones tan diversas como encinares y alcornocales, quejigares y melojares, hayedos y robledales, abetales, pinares, bosques de laurisilva, matorrales supraforestales, pastizales de alta montaña, dunas, humedales continentales y costeros, relieves singulares de montaña, comunidades de algas y fanerógamas marinas, bancos de corales, etc. Todo ello constituye el hábitat y refugio de multitud de especies de fauna y flora, muchas de ellas amenazadas.

El rico patrimonio natural y la impresionante biodiversidad presentes en la Red de Parques Nacionales son valores a proteger, estudiar y divulgar. En lo que respecta a la flora, la última información disponible muestra que cerca del 80% de las especies de plantas vasculares inventariadas en España también lo están en los parques nacionales, que constituyen espacios privilegiados para la investigación y el seguimiento de la biodiversidad, de los procesos ecológicos y del cambio global. La Red tiene vocación de ir completándose y por ello, la próxima declaración de la Sierra de las Nieves, le aportará nuevos valores naturales, como son su sustrato de peridotitas y flora asociada y sus pinsapares.

Distintos factores ecológicos, geográficos y climáticos hacen que Sierra Nevada destaque como uno de los puntos calientes de diversidad vegetal de la región mediterránea, tanto por la cantidad de especies representadas como por el elevadísimo número de endemismos presentes en el territorio del Parque Nacional.

Las medidas de conservación que los gestores llevan a cabo deben basarse, de acuerdo con el Plan Director de la Red de Parques Nacionales, en el mejor conocimiento científico y técnico disponible y en este sentido, publicaciones como *Biología de la conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación* permiten conocer y divulgar tanto las características y la importancia de la flora y la vegetación como distin-

tos aspectos ligados a la investigación, la gestión y la conservación de las plantas y de los sistemas naturales. Dado que hay experiencias que pueden ser aprovechadas y tomadas como referencia en otros espacios naturales protegidos y otras zonas del territorio, compartir y poner a disposición todo este conocimiento tiene una enorme utilidad para la Red de Parques Nacionales, así como para los objetivos de conservación de la naturaleza en un sentido más amplio.

El Organismo Autónomo Parques Nacionales (Ministerio para la Transición Ecológica) seguirá colaborando con la Junta de Andalucía y con los gestores responsables del Espacio Natural para la consecución de los objetivos del Parque Nacional y de la Red, en tantas actividades de seguimiento del Cambio Global y la gestión adaptativa que se requiere en nuestro cambiante medio natural, y cómo no en la conservación de una flora tan singular como la de Sierra Nevada, a la que se dedica la presente publicación.

PRESENTACIÓN

Ángel Andrés Sánchez García

*Director General de Medio Natural, Biodiversidad y Espacios Protegidos.
Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible
de la Junta de Andalucía.*

Si hay algo que caracteriza al oriente andaluz es su enorme diversidad. Su privilegiada posición geográfica y sus recursos naturales han facilitado a lo largo de la historia el florecimiento de la ciencia y la cultura, el encuentro entre civilizaciones y diferentes flujos de biodiversidad, así como la existencia de un rico patrimonio que suscita un enorme interés en todo el mundo.

No es casualidad que, en paralelo con esta realidad, se hayan configurado unos paisajes y ecosistemas únicos. Las cifras son concluyentes hablando de plantas. Solo en la zona oriental andaluza se han descrito más de 3600 especies y subespecies. Sierra Nevada, con más de 2.200 taxones de flora vascular autóctona (105 de los cuales son endémicos), aporta, como ningún otro espacio, su enorme riqueza natural a la Cuenca Mediterránea. Por ello, la gran montaña andaluza es considerada el mayor “hotspot” europeo de biodiversidad de plantas vasculares. No en vano representa el 39,3 % de la biodiversidad de la España peninsular.

Las mismas rutas migratorias recorridas por los diferentes pueblos y culturas han sido transitadas antes por numerosas especies de flora y fauna que han encontrado en nuestro territorio un lugar donde asentarse y diversificarse, enriqueciendo el patrimonio natural andaluz e, incluso, generando enclaves con elevadas tasas de endemidad.

El año 2019 marca dos efemérides fundamentales en la historia de la conservación de los recursos naturales en el territorio andaluz. El próximo 27 de julio se cumplirán 30 años de la declaración del Parque Natural de Sierra Nevada con la Ley 2/1989, de 18 de julio, por la que se aprobaba el Inventario de Espacios Naturales Protegidos de Andalucía y se establecían medidas adicionales para su protección. Además, el pasado 13 de enero celebramos el 20 aniversario de la creación del Parque Nacional de Sierra Nevada, en virtud de la Ley 3/1999, del 11 de enero.

La Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible tiene un compromiso firme con la recuperación y conservación de especies de altas cumbres. El principal objetivo es conseguir poblaciones estables de las especies incluidas en él y mejorar su estado de conservación. Además, es importante avanzar en el conocimiento de sus dinámicas poblacionales, mejorar la gestión de la información que se genera sobre ellas y hacer partícipe a la sociedad de su protección.

La conservación del patrimonio natural es una responsabilidad compartida entre los tomadores de decisiones, los científicos que aportan conocimiento y la sociedad que cada vez demanda con más intensidad el compromiso de velar eficazmente por este bien común del que dependemos. Por ello, este 9º Congreso Nacional de Biología de Conservación de las Plantas, en el que se enmarca esta publicación, es una oportunidad excelente para mejorar e incrementar la transferencia del conocimiento hacia la gestión. Las metodologías para incrementar el impacto de la ciencia en la toma de decisiones proveen modelos apropiados para asociar el avance científico a la solución de los retos ambientales acuciantes que plantean los nuevos escenarios de cambio. En este camino hacia la excelencia, El Espacio Natural Sierra Nevada es un ejemplo a seguir, gracias a las sinergias entre la Junta de Andalucía y la comunidad científica, en el contexto de su Observatorio de Cambio Global, que forma parte de la Red de Observatorios de Cambio Global de Andalucía.

Quiero agradecer a todos los técnicos y científicos participantes en el congreso, a organizadores y patrocinadores, su valiosa aportación al conocimiento del patrimonio natural. Una contribución imprescindible para la adopción de decisiones por parte de quienes tenemos responsabilidades directas en su protección y transmisión a las generaciones venideras en el mejor estado de conservación. De este modo podremos cumplir no solo con un deber ético y jurídico, sino también con un compromiso de futuro y bienestar para nuestra sociedad que necesita, hoy más que nunca, de los servicios que proporcionan unos ecosistemas saludables.

PRESENTACIÓN

Sierra Nevada: Reserva de la Biosfera, Parque Natural, Parque Nacional y Red Natura 2000

F. Javier Sánchez Gutiérrez

Director del Espacio Natural Sierra Nevada

La celebración del 9º Congreso de Biología de Conservación de Plantas en julio de 2019 en Granada y, vinculado al mismo, la publicación de este libro centrado en Sierra Nevada, viene a coincidir con efemérides muy significativas en la historia de la protección del macizo penibético. Se cumple en este año el **30º aniversario de la declaración del Parque Natural** y el **20º aniversario de la creación del Parque Nacional de Sierra Nevada**. La primera conmemoración es extensiva a toda la red de áreas protegidas de Andalucía que tuvo su lanzamiento a través de la valiente y pionera Ley 2/1989, de 18 de julio, por la que se aprobaba el Inventario de Espacios Naturales Protegidos de la Comunidad Autónoma. El segundo evento que recordamos, supuso la inclusión de las altas cumbres nevadenses en la categoría que realmente le correspondía por su valor patrimonial, la de Parque Nacional, tras un gran pacto social que rechazó proyectos de infraestructuras que amenazaban su integridad y su estado de conservación.

En estas circunstancias, es importante reconocer el papel trascendental que ha jugado la botánica en el conocimiento, apreciación y preservación de Sierra Nevada. La historia de tres décadas de protección que hoy festejamos tiene raíces mucho más profundas, que se hunden hasta los siglos XVIII y XIX de la mano de personajes ilustres como Fernández Navarrete, Simón de Rojas, Bory de Saint Vincent y, especialmente, Edmond Boissier y Moritz Willkomm, todos ellos esenciales en el descubrimiento de su biodiversidad. Y sigue, ya entrado el siglo XX, de la mano de Pau, Font Quer, Quézel y Muñoz Medina, hasta llegar a la segunda mitad del mismo, en la que se suceden nuevas contribuciones que impulsan definitivamente el estudio de la vegetación de Sierra Nevada. En esta última etapa, son numerosos los botánicos que han dejado huella hasta llegar a nuestros días. Rivas Goday, Rivas Martínez, Prieto, Morales, Molero Mesa, Pérez Raya, Valle Tendero, Mota Poveda, Blanca y los editores de esta publicación, Peñas y Lorite, son algunos de los más destacados. Sus aportaciones y la de otros muchos colegas, han marcado el devenir de esta montaña, cuyos valores florísticos han liderado la con-

ciencia colectiva hacia la necesidad de su reconocimiento y conservación como área protegida. En esta trayectoria de exploración y comprensión, la Universidad de Granada ha desempeñado una tarea sustancial, ya que en este campo, así como en otros muchos ámbitos de las ciencias naturales, la entidad académica ha tenido siempre en Sierra Nevada un foco especial de trabajo. Centrémonos en la historia reciente de protección y gestión del espacio natural que concentra la atención de este libro y que es huésped del Congreso.

Configuración del área protegida

Las primeras iniciativas para la protección de Sierra Nevada se remontan a la primera mitad del siglo XX, pero no es hasta el año 1986 cuando se materializa formalmente el primer paso en este camino, con su declaración, por parte de la UNESCO, como **Reserva de la Biosfera**. Posteriormente, en 1989, el Parlamento de Andalucía incluyó en el Inventario de Espacios Naturales Protegidos de la región, el **Parque Natural** de Sierra Nevada. Una década después, en 1999, las Cortes Generales, crearon el **Parque Nacional** de Sierra Nevada y la alta montaña mediterránea pasó a estar representada en la Red de Parques Nacionales Españoles. Además, Sierra Nevada está incluida en la **Red Natura 2000 de la Unión Europea**, tanto por ser Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA), como Zona de Especial Conservación (ZEC), albergando hábitats y especies de Interés Comunitario.

Este largo proceso ha dibujado un “perfil” altitudinal del Espacio Natural bastante coherente, con un **incremento gradual de la protección conforme ascendemos**. A pie de montaña, una franja donde se disponen la gran mayoría de núcleos urbanos y las áreas de aprovechamientos intensivos. A media ladera el Parque Natural, un paisaje “ecocultural” de gran valor. En las zonas elevadas, los ecosistemas más singulares amparados bajo la tutela del Parque Nacional. Si nos atenemos a la zonificación de la Reserva de la Biosfera, el Parque Natural contiene las zonas de transición y tampón, y el Parque Nacional coincide con la zona núcleo.

Nos congratulamos en 2019 de grandes logros ambientales que han permitido establecer compromisos sociales y administrativos para la protección de la gran montaña del sur de la península ibérica, uno de los puntos calientes de biodiversidad y geodiversidad más destacados de nuestro continente. Sin embargo, en plena “era” del Antropoceno, nos enfrentamos a grandes desafíos territoriales que exigen nuevas fórmulas de gestión.

Gestión proactiva del Espacio Natural

El Espacio Natural Sierra Nevada apuesta por una visión y una acción integral e integradora sobre el territorio, lo que permite un servicio público más racional y eficaz que incide sobre 60 municipios de Almería y Granada con una población de 95.000 personas, pero cuyos beneficios se extienden mucho más allá de sus límites y de sus habitantes.

El modelo de gestión desarrollado se sustenta, con un enfoque proactivo, en tres pilares fundamentales: la **participación social**, la **transferencia del conocimiento** científico, así como la **colaboración entre administraciones y agentes socioeconómicos**. En correspondencia, marcan la forma de trabajar: el Consejo de Participación, el Observatorio de Cambio Global y la Carta Europea de Turismo Sostenible (CETS).

El ciclo del **Consejo de Participación** está marcado por el dinamismo en el funcionamiento de las comisiones de trabajo y el pleno, así como por la implicación de los diferentes agentes sociales e institucionales. Las principales decisiones que atañen al Área Protegida se analizan en el seno del Consejo, en el que forjan consensos imprescindibles para la gobernanza de un territorio tan complejo. Quizá el ejemplo más ilustrativo en este contexto sea el trabajo desarrollado para facilitar la elaboración y la aprobación de los instrumentos de planificación del Espacio Natural: Plan de Ordenación de Recursos Naturales (PORN), Planes Rectores de Uso y Gestión (PRUGs) y Plan de Desarrollo Sostenible (PDS).

Las áreas protegidas tienen la responsabilidad de contribuir a ofrecer respuestas a los problemas ambientales y económicos generados por el cambio global. El **Observatorio de Cambio Global del Espacio Natural Sierra Nevada** trata de encarar este reto a escala local y regional pero con la ambición de ser útil en un enfoque más amplio, nacional e internacional. Creado en 2007 por la Junta de Andalucía, está marcado por la colaboración entre técnicos y científicos para detectar y comprender mejor las señales de cambio y, a la par, construir capacidad de adaptación de nuestros ecosistemas y proteger los servicios que estos brindan a la sociedad. La coordinación científica del observatorio es responsabilidad de la Universidad de Granada que, con este fin, tiene firmado un convenio de colaboración con la Comunidad Autónoma.

La **Carta Europea de Turismo Sostenible** supone una nueva forma de trabajar en el ámbito del Uso Público del Área Protegida, que basa su fortaleza en la concertación de las medidas de gestión entre los principales actores del sector turístico: empresas de turismo, Ayuntamientos, Administración Ambiental, Administración Turística, Asociaciones de Desarrollo Rural y fede-

raciones deportivas. La distinción del Espacio Natural con la Carta desde el año 2004, ha propiciado avances sustanciales en este campo: numerosas empresas certificadas en su adhesión a la estrategia de la Carta; establecimientos acreditados como Punto de Información del Espacio Natural; La Asociación Foro de la CETS, como entidad de enlace, operativa y dinámica, con personalidad jurídica propia; la elaboración de catálogos específicos de ecoturismo.

Sierra Nevada en la lista verde mundial de áreas protegidas

Este modelo de gestión ha tenido reconocimiento más allá de nuestras fronteras a través de la **Lista Verde Mundial de Áreas Protegidas Bien Gestionadas**, iniciativa promovida por la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (UICN). El proyecto, puesto en marcha en 2014, en el último Congreso Mundial de Parques, pretende recompensar el éxito de las áreas protegidas y distinguir la innovación, la excelencia y el esfuerzo, así como el progreso hacia una acción práctica y justa.

La Lista Verde se sustenta en la evaluación de las áreas mediante un documento estratégico denominado “Estándar”, que es definido por un conjunto de indicadores y medios de verificación muy exigentes. El Espacio Natural Sierra Nevada forma parte de este grupo selecto que forman actualmente 40 Áreas Protegidas de 14 países.

Pertenecer a la Lista Verde no significa que no existan problemas, asuntos en los que se manifiestan intereses contrapuestos. Los conflictos existen en Sierra Nevada como, por otra parte, es inevitable. Estar en la Lista Verde implica la disposición y aplicación de instrumentos, herramientas y mecanismos útiles para afrontar con garantías la búsqueda de soluciones provechosas en defensa del interés general y de la salud de los ecosistemas. Así, los criterios de análisis de la Lista Verde están vinculados a la **racionalidad en la planificación; la gobernanza justa, representativa y participada; la eficacia en la gestión** y los resultados tangibles en la protección de los valores naturales y de los beneficios culturales, sociales, económicos y ambientales.

Respecto a la planificación, cabe destacar que se cuenta con instrumentos de visión a largo plazo, tanto para la ordenación de los recursos naturales, PORN, como para el desarrollo socioeconómico (PDS). Estos instrumentos estratégicos se concretan, a su vez, con documentos periódicos de aplicación con un alcance temporal definido: planes rectores de uso y gestión con una vigencia de 8 años y programa operativo de desarrollo sostenible a 3 años vista. En todos ellos se conjugan aspectos sectoriales con los específicos territoriales de forma coherente y sinérgica.

La gobernanza en Sierra Nevada integra la responsabilidad de la administración ambiental de la Junta de Andalucía como órgano ejecutivo, con la aportación esencial del Consejo de Participación como órgano consultivo y deliberante para facilitar la intervención representativa de los ciudadanos en la gestión del Espacio y la coordinación interadministrativa. En el dominio ejecutivo, cabe reseñar la circunstancia especial de nuestro país en relación a los parques nacionales, cuya gestión territorial, por doctrina constitucional, está adscrita a las comunidades autónomas, quedando atribuida a la Administración General del Estado la definición y tutela de las directrices aplicables a toda la Red de Parques Nacionales, así como la tramitación de las leyes declarativas que se trasladan a las Cortes Generales.

A la eficacia en la gestión del Espacio Natural contribuye notablemente el diseño y ejecución de proyectos con una sólida base científico-técnica en diferentes ámbitos temáticos. Aunque todos tienen un carácter multifuncional, podemos distinguir tres grandes bloques.

El primer bloque reúne las principales acciones vinculadas a la conservación de los ecosistemas y de la biodiversidad. En él destacan los programas de recuperación de flora, la naturalización y diversificación de los pinares de repoblación, la restauración de áreas degradadas y los programas de gestión de los ungulados silvestres (cabra montés y jabalí).

En lo que atañe a usos y aprovechamientos de recursos naturales, se han dedicado grandes esfuerzos a la recuperación y conservación de las acequias de "careo" y al apoyo y regulación de la ganadería extensiva tradicional. Ambas estrategias presentan relaciones de gran interés con aspectos socioeconómicos y ambientales.

El último bloque se refiere al uso público. Dentro del mismo se incluye el programa de educación ambiental para centros escolares, el programa de voluntariado ambiental, la ordenación de actividades, infraestructuras y servicios en zonas de alta afluencia, el programa de seguridad y comportamiento responsable de visitantes y la restauración paisajística de altas cumbres.

Planes, programas y proyectos de conservación de flora

Los diferentes capítulos de esta publicación revelan que las actuaciones de conservación de especies y comunidades vegetales en Sierra Nevada han avanzado notablemente en las tres últimas décadas y constituyen un bastión esencial en la gestión del Espacio Natural. En su diseño y extensión han influido de forma trascendental varios factores:

La ejecución de dos proyectos andaluces financiados con fondos europeos de la iniciativa LIFE, dedicados a especies de flora amenazada. Particularmente, el denominado "*Recuperación de áreas con flora amenazada de Sierra Nevada*", desarrollado entre los años 2000 y 2002.

La consolidación de un marco legislativo específico sobre flora culminado con el Plan de Recuperación y Conservación de Especies de Altas Cumbres, aprobado mediante Decreto de Consejo de Gobierno de la Junta de Andalucía de 13 de marzo de 2012.

La colaboración entre científicos y técnicos incrementada notablemente a partir de la puesta en marcha del Observatorio de Cambio Global del Espacio Natural (2007).

La creación de la Red Andaluza de Jardines Botánicos y, dentro de ella, la de los jardines de La Cortijuela (1989) y Hoya de Pedraza (2010), que tienen atribuidas funciones esenciales en materia de seguimiento y propagación de especies de flora.

Puede considerarse el proyecto LIFE nevadense como el punto de inflexión decisivo en el impulso de medidas efectivas de conservación de flora. Esta iniciativa supuso un espaldarazo en la aplicación práctica del amplio conocimiento generado en la materia y tuvo, además, un efecto multiplicador. Al LIFE le sucedieron nuevos proyectos y líneas de trabajo que incrementaron notablemente el registro de acciones directas sobre las especies en riesgo. Entre ellas cabe resaltar algunas muy singulares como *Artemisia granatensis*, *Arenaria nevadensis*, *Laserpitium longiradium*, *Narcissus nevadensis*, *Odontites granatensis*, *Erodium astragaloides*, *Senecio elodes* y *Salix hastata* subsp. *sierrae-nevadae*.

El elenco de medidas desarrolladas es muy amplio: Prospecciones botánicas con nuevos descubrimientos, establecimiento de bancos de semillas y de germoplasma, seguimientos periódicos de estado y distribución, puesta a punto de técnicas de reproducción y de unidades experimentales de multiplicación, refuerzos poblacionales, refuerzos estratificados de comunidades (pastizales psicroxerófilos, borreguiles, matorrales almohadillados), establecimiento de núcleos ex-situ, disposición de zonas de exclusión de herbívoros, mantenimiento y mejora de hábitats, así como reducción de distintos factores de degradación. También tienen relevancia numerosas medidas en materia de educación ambiental, divulgación e información. En este sentido supuso un hito la publicación "*Flora amenazada y Endémica de Sierra Nevada*" del año 2001, que ahora se pretende actualizar y reeditar.

En la gestión del Espacio Natural están ya muy asentadas las actuaciones de seguimiento, evaluación, protección y recuperación de las especies y comunidades vegetales de interés, así como de los hábitats que las albergan.

Esto permite hacer frente en mejores condiciones a los impactos derivados del cambio global que, siendo uno de los principales desafíos a escala planetaria, tiene una clara manifestación, localmente, en la alta montaña mediterránea. Aunque queda mucho por hacer y la magnitud de los retos es considerable, hoy día estamos mejor preparados para abordarlos. Los esfuerzos, la dedicación y el compromiso colectivo y colaborativo de científicos, técnicos de la administración, auxiliares de campo, agentes de medio ambiente, celadores y guías, son encomiables y constituyen un referente en la gestión de áreas protegidas en el siglo XXI.

FICHA DEL ÁREA PROTEGIDA SIERRA NEVADA: Reserva de la Biosfera, Parque Natural, Parque Nacional y Red Natura 2000

Áreas Protegidas Integradas en el Espacio Natural Sierra Nevada:

Reserva de la Biosfera (1.986). 172.238 ha.

Parque Natural (1.989). 86.355 ha.

Parque Nacional (1.999). 85.883 ha.

Situación:

Provincias: Almería y Granada.

Municipios: 60 (23 en Almería y 37 en Granada).

Comarcas: Alto Genil (valles Genil, Monachil y Dílar), Marquesado-Río Alhama, Nacimiento, Andarax (Alpujarra oriental), Alpujarra occidental y Valle Lecrín.

Población:

95.083 hab. (2017) en los 60 municipios que aportan territorio al Espacio Natural.

Interior Espacio Natural: 9.390 habitantes

Exterior Espacio Natural: 85.693 habitantes

Región biogeográfica:

Mediterránea. Cinco pisos bioclimáticos: Crioro-, Oro-, Supra- Meso- y Termomediterráneo.

Intervalo altitudinal:

3.479 m. Mulhacén–300 m. confluencia de los ríos Andarax y Nacimiento.

FICHA DEL ÁREA PROTEGIDA SIERRA NEVADA (CONT.): Reserva de la Biosfera, Parque Natural, Parque Nacional y Red Natura 2000

Distancias máximas entre puntos extremos:

Norte a Sur, 38 Km. Oeste a Este, 94 Km.

Entidad gestora:

Junta de Andalucía.

Órgano de Participación: Consejo de Participación.

Instrumentos de Planificación:

Plan de Ordenación de Recursos Naturales de Sierra Nevada (PORN); 2011.

Plan Rector de Uso y Gestión del P. Natural de Sierra Nevada (PRUG); 2011.

Plan Rector de Uso y Gestión del P. Nacional de Sierra Nevada (PRUG); 2011.

Plan de Desarrollo Sostenible del Espacio Natural Sierra Nevada (PDS); 2018.

Otras figuras de protección y reconocimientos:

Red Natura 2000 de la Unión Europea:

Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA): 2.002

Lugar de Importancia Comunitaria (LIC): 2.008

Zona de Especial Conservación (ZEC): 2.012

Lista de Humedales RAMSAR: 2006. Humedales y Turberas de Padul.

Monumento Natural de la Falla de Nigüelas: 2001

Carta Europea de Turismo Sostenible (CETS): 2.004

Lista Verde Mundial de Áreas Protegidas Bien Gestionadas de la UICN:
2014

PRÓLOGO

Concha Morales Torres

Profesora de Botánica

Es para mí un motivo de alegría prologar este libro cuyo principal objetivo es dar a conocer la diversidad vegetal de Sierra Nevada y la imperiosa necesidad de preservarla.

Diversidad que ha venido determinada por una serie de factores entre los que cabe destacar su paleohistoria, la considerable altitud de sus picos mas emblemáticos (Mulhacén 3482 m, Veleta 3394 m y Alcazaba 3371 m), la variedad litológica y su situación geográfica próxima al mar mediterráneo y relativamente cerca del continente africano.

De gran singularidad, el macizo montañoso de Sierra Nevada representa un mundo de contrastes que ha permitido a lo largo del tiempo, la instalación y desarrollo de plantas de muy distinto origen y comportamiento. En ella conviven disyunciones ártico-alpinas y numerosos elementos boreo-alpinos con otras muchas plantas de carácter mediterráneo. Y no es menos importante su elevada tasa de endemidad y la presencia de elementos que lo relacionan con las grandes montañas del sur de Europa y norte de África. En consecuencia, constituye un enclave privilegiado de diversidad vegetal que alberga la mayor representación de la flora de alta montaña mediterránea del continente europeo.

Por ello, es muy importante que desde distintas disciplinas se publiquen estudios, que profundicen en el conocimiento de sus ecosistemas y que se diseñen estrategias para ayudar a mantener su equilibrio y conservación. De esta forma se contribuirá eficazmente a la preservación de la enorme diversidad vegetal que albergan.

En lo personal escribir estas letras me ha llevado a recordar mi encuentro con la "sierra" y mis primeras excursiones botánicas. El desaparecido tranvía me dio la oportunidad de acercarme a ella siendo estudiante de Farmacia, ya que su recorrido a lo largo del río Genil permitía acceder hasta la media montaña entre laderas escarpadas de grandes contrastes. Recuerdo como me impresionaron los bosques de ribera, el encinar de Güéjar Sierra y el castaño del Hotel del Duque, así como la presencia del roble melojo en las umbrías más húmedas.

Mis visitas fueron bastante frecuentes y localidades como Canales, Maitena, El Charcón y la Vereda de la Estrella me llegaron a ser familiares cuando era estudiante. Allí conocí por primera vez las digitales, las peonías y el he-

léboro y sin saberlo se estableció un vínculo con Sierra Nevada que determinó mi futuro profesional.

Más adelante tuve la oportunidad de elegir una zona de Sierra Nevada para realizar mi trabajo de tesis doctoral sobre Flora y Vegetación y en ese momento no tuve ninguna duda en proponer “La dehesa de Güéjar Sierra” como el lugar idóneo para llevarlo a cabo. Este territorio abarca los picos más altos (Mulhacén, Veleta y Alcazaba), la cabecera del río San Juan y su descenso a través del barranco de San Juan y prados de Otero hasta llegar a su desembocadura en el río Genil, cerca de las canteras de serpentina y la vereda de la estrella.

La amplitud altitudinal y la abundancia de agua son las características que dan relevancia a esta zona, una de las más emblemáticas de la sierra. Abundan los regatos y riachuelos y en los años benignos, pueden observarse auténticas cascadas de aguas procedentes del deshielo. En ella existen comunidades vegetales muy diferentes que albergan una extraordinaria diversidad florística y que son de un enorme valor biogeográfico.

Destacan sus elevadas crestas, refugio de interesantes disyunciones ártico-alpinas, como *Ranunculus glacialis* y *Saxifraga oppositifolia* y las gleras y cascajares de las cumbres que acogen a plantas muy especializadas entre las que cabe mencionar el endemismo nevadense *Viola crassiuscula* conocida como, “violeta de la sierra”. Es muy significativa la gran concentración de endemismos que se acumulan en la zona cacuminal; entre los que destacan *Festuca clementei*, *Nevadensia purpurea* y la emblemática “manzanilla de la sierra”, *Artemisia granatensis*.

Los enebros y sabinas rastreros cubren las lomas de una amplia extensión de las zonas altas y contribuyen en gran medida a la fisonomía del paisaje. Mientras, los espacios abiertos entre ellos, son ocupados por piorrales y por prados psicroxerófilos ricos en gramíneas.

Una mención especial merecen, los “borreguiles” del Barranco de San Juan y prados de Otero, los mejor conservados de la sierra. Se trata de prados húmedos, a veces higró-turbosos, desarrollados gracias a la abundancia de agua. Si bien es *Nardus stricta* la especie dominante, albergan gran diversidad, destacando la presencia de endemismos y elementos boreo-alpinos. Son frecuentes las gencianas y ranúnculos, así como *Plantago thalackeri* (= *P. nivalis*) o “estrella de las nieves”, en sus facetas más secas y *Pinguicula nevadensis* “tiraña de Sierra Nevada” en las más húmedas. Junto a ellos, y buscando los lugares más abonados y húmedos, aparecen herbazales de acónitos y aguileñas, igualmente de carácter endémico. Por último, son de destacar las comunidades semisumergidas en las aguas frías de los arroyos que los circundan, donde abundan los musgos y *Saxifraga stellaris* de distribución ártico-alpina.

Por todo ello la “Dehesa de Güéjar sierra” es un buen ejemplo de la gran diversidad vegetal que alberga el núcleo central de Sierra Nevada, de naturaleza silíceo. Éste, mucho más amplio, incluye comarcas muy conocidas como “la dehesa del Camarate” y el Marquesado y se adentra en la provincia de Almería. De gran extensión, la Sierra Nevada almeriense es igualmente importante con picos relevantes como “el Chullo” (2611 m) y “la Almirez” (2519 m). Cabe matizar que en su extremo más oriental se pone en contacto con zonas donde se aprecia la influencia del clima del semiárido.

Sin olvidar “las Alpujarras”, la comarca más emblemática de Sierra Nevada, extendida a lo largo de su vertiente sur, en las provincias de Granada y Almería. Las cotas mas altas las encontramos en la alpujarra granadina donde se conservan algunas lagunas y lagunillos de gran interés. Originan numerosos manantiales y riachuelos, junto a los que se desarrollan prados húmedos o “borreguiles”. Una de las más conocidas, la “laguna de Aguas Verdes”, se sitúa al pie del Veleta, muy cerca del collado de Capileira, que comunica las caras norte y sur de la sierra.

El clima más benigno y la abundancia de agua han propiciado desde antiguo el asentamiento humano apareciendo salpicada de pequeños pueblos encaramados en la montaña y de clara influencia bereber. Existe una excelente red de acequias que han favorecido cultivos tradicionales y pastos para la ganadería extensiva. Domina por tanto un paisaje humanizado donde los bosques son testimoniales en gran parte del territorio. No obstante, todavía se conservan excelentes encinares en la Alpujarra almeriense mientras que la presencia del roble melojo es más escasa. En toda la comarca han sido favorecidos los cultivos de castaños cuando las condiciones lo permiten y existen repoblaciones de pinos en las zonas más expuestas y secas.

Mas allá del núcleo central de Sierra nevada, su orla caliza da cabida a una rica flora basifila que enriquece grandemente la diversidad vegetal del macizo. Destacan los picos del Dornajo (2000 m), Trevenque (2079 m) y los Alayos de Dílar (1978 m en el collado de Castillejos).

Debido a la deforestación, los matorrales ocupan grandes extensiones siendo en muchos casos los protagonistas del paisaje. Especial significado tiene el matorral almohadillado de alta montaña dominado por *Erinacea pungens* “cojín de monja” y *Vella spinosa* “piorno de crucecillas”. Junto a otras especies igualmente adaptadas al clima de montaña como *Lavandula lanata* y *Salvia oxyodon*, caracterizan la vegetación orófila en este tipo de sustrato. Además, el matorral almohadillado pone de manifiesto las relaciones de Sierra Nevada con las altas montañas del norte de África.

Acerales y quejigares son relictos, refugiándose en umbrías y zonas protegidas próximas a los ríos Monachil y Dílar. Por el contrario, son abundan-

tes los bosquetes de orla de bosque ricos en especies de interés, como el “durillo dulce” *Cotoneaster granatensis*, el “guillomo” *Amelanchier ovalis*, distintas especies de rosas, el “agracejo” *Berberis hispanica*, la “madreselva arbórea” *Lonicera arborea*, así como *Lonicera splendida* endémica de las montañas del sur de la península ibérica.

Por último, las arenas dolomíticas abundantes en algunos puntos de esta orla caliza, han propiciado la existencia de una riquísima flora sumamente especializada y rica en especies endémicas. Se trata de plantas capaces de soportar una extrema sequía para lo que desarrollan una serie de adaptaciones; suelen ser de pequeño tamaño, presentan hojas cubiertas de indumento ceniciento o argénteo, poseen raíces profundas y con frecuencia tienen tallos postrados o rosetas de hojas basales. En Sierra Nevada sobresalen los arenales del Trevenque, donde entre otras muchas especies viven, *Trisetum velutinum*, *Brachypodium boissieri*, *Convolvulus boissieri*, *Echium albicans*, *Pterocephalus spathulatus*, *Rothmaleria granatenesis*. La mayoría también están presentes en otras sierras béticas en las que concurren estas características. Se trata de auténticas islas en sentido geobotánico, donde se favorece la especiación y que poseen una gran diversidad vegetal.

A sabiendas de que la importancia de Sierra Nevada y su extraordinaria diversidad vegetal no pueden abarcarse en tan breve espacio, he tratado de reunir aquellos aspectos más sobresalientes y los que tuvieron más significado en mi formación. En Sierra Nevada di mis primeros pasos en la botánica como alumna, como investigadora e incluso me inicié en la docencia en aquellos inolvidables cursos de verano organizados por la entonces cátedra de Botánica. Ahora, que he tenido la oportunidad de presentar este libro, he sido consciente de lo mucho que significaron para mí aquellos años de aprendizaje que he recordado con profundo cariño y agradecimiento.

Espero que la difusión del contenido de esta obra sobre Sierra Nevada sirva para concienciar a la población de la importancia de conocer respetar y mantener la riqueza en biodiversidad de este macizo emblemático.

La conservación vegetal en Sierra Nevada

Julio Lorite y Julio Peñas

Departamento de Botánica, Universidad de Granada

¿Por qué Sierra Nevada? ¿Por qué conservación? ¿Por qué flora?

Sierra Nevada es el centro de diversidad vegetal más importante del Mediterráneo Occidental y uno de los más destacados dentro del Mediterráneo, donde hasta el momento se ha registrado la presencia de 2.353 especies, una cifra excepcional en nuestro ámbito. Junto a esta riqueza de plantas, se presentan unas 20.000 especies de invertebrados y unos 290 de vertebrados (43 mamíferos, 123 aves, 20 reptiles, 7 anfibios y 6 peces), lo que supone una extraordinaria biodiversidad.

Este libro pretende ser una recopilación del conocimiento actual sobre esta importante diversidad vegetal. Este conocimiento es bastante completo en la actualidad, desde la multitud de enfoques. Sin embargo, se encuentra disperso en estudios publicados en distintos medios (libros, monografías, artículos científicos), a los que no siempre es fácil acceder y, a veces, comprender. Por este motivo, nos pareció oportuno recopilar esta información en un volumen en el que hemos contado con la participación de 55 autores, que han elaborado los 18 capítulos que componen esta recopilación. En ellos se profundiza en las causas de esta sorprendente diversidad vegetal, los procesos tanto históricos como actuales, y los patrones biogeográficos derivados de todo ello, desde la perspectiva de la conservación y de la gestión en un sentido amplio de este importante patrimonio natural. No solo entendiendo la conservación como preservación de elementos, vegetales en este caso, sino de su papel funcional e integrados en sus hábitats, teniendo en cuenta la conservación de sus interrelaciones, y el papel humano que ha mediatizando y modulando todo el proceso, en una historia compartida que se remonta a varios milenios.

La diversidad vegetal como base de la conservación

Una forma de empezar a comprender y valorar un espacio como Sierra Nevada, es entender su “descubrimiento” como lugar singular y hacer un repaso a cómo distintos autores han contribuido a su estudio y divulgación.

En el **capítulo 1** se hace un recorrido histórico sobre el descubrimiento científico de su flora. Sin duda, a lo largo de este reconocimiento se dieron los “primeros pasos en la conservación”, en los que Sierra Nevada pasó de ser a principios del siglo XIX un lugar desconocido y remoto, a ser un lugar reconocido por la singularidad y originalidad de su flora. Un enclave considerado fundamental para el estudio y evolución de poblaciones, comunidades y ecosistemas vegetales ante el panorama de cambio global.

En capítulos sucesivos se tratan distintos aspectos de esta diversidad vegetal. En el **capítulo 2** se expone el estado actual de conocimiento de las algas de Sierra Nevada, un componente fundamental en los ecosistemas acuáticos. Como se indica en este capítulo, se ha avanzado enormemente en su conocimiento y en la determinación de los parámetros físico-químicos bajo los cuales se desarrollan y evolucionan las comunidades. No obstante, queda un largo camino por recorrer para tener un conocimiento exhaustivo de estas comunidades, de carácter cambiante y difíciles de estudiar por ser en su mayoría organismos microscópicos.

En el **capítulo 3** se aborda el grupo de los briófitos (musgos y afines). Actualmente se reconoce la presencia de 396 taxones: 2 antocerotas, 69 hepáticas y 325 musgos, lo que constituye una representación muy destacada de especies. Se tratan distintos aspectos relacionados con su conservación, como la inclusión en documentos legislativos, el grado de endemidad, o su riqueza. Así como los principales factores de amenaza a los que están expuestos. Asimismo, se evalúa su presencia en cuadrículas de 1 km², con la idea de ofrecer una imagen espacial de su distribución e importancia. Esta distribución es un salto cualitativo importante sobre el que se podrán hacer delimitaciones más precisas de las zonas importantes para la conservación de los briófitos en Sierra Nevada.

En el **capítulo 4** se hace un recorrido por la historia biogeográfica de Sierra Nevada. La configuración de la biodiversidad actual arranca muy atrás en el tiempo, al menos habría que remontarse al Oligoceno y reconocer los importantes hitos geológico-climáticos del Mioceno, Plioceno, Pleistoceno, hasta el Holoceno. Este recorrido es clave para entender los múltiples procesos que han condicionado la sucesión de floras de origen diverso a lo largo de su historia geológica, que condicionan la diversidad actual. En el **capítulo 5** se profundiza sobre la compleja historia fitogeográfica, configurada por tres grandes procesos: la preservación de linajes antiguos, el efecto de sumidero biogeográfico por adición y acumulación de nuevos elementos debido a migraciones o a vicarianza, y la formación de nuevas especies en distintas fases paleoambientales resultando ser un importante centro de endemismos. Todos ellos tienen un reflejo en los patrones biogeográficos actuales de su flora. En este capítulo además se representan las cuadrículas de mayor originalidad (espe-

cies endémicas), con 23 cuadrículas de 1 km² que contienen al menos el 5% de los endemismos béticos y el 30% de la flora endémica. La identificación de estas áreas con gran concentración de especies endémicas es clave para la conservación, no solo de los endemismos, sino de un conjunto más amplio de especies vegetales y animales que dependen de ellas.

En el **capítulo 6** se amplía la información sobre las especies de plantas endémicas y raras. Un centenar de especies son exclusivas de Sierra Nevada o compartidas solo con algunas sierras próximas (subendémicas), así mismo, se presentan otras 170 especies raras, compartidas con las montañas del norte de África, de otras cordilleras alpinas o incluso zonas árticas, cuya presencia en Andalucía se limita sólo a sus poblaciones nevadenses.

El **capítulo 7**, se tratan los mecanismos evolutivos generadores de biodiversidad y los encargados de mantenerla, desde una perspectiva molecular. Esta perspectiva molecular resulta complementaria a las perspectivas histórica y biogeográfica, desarrolladas en los capítulos anteriores. Hasta hace algo menos de dos décadas no se había realizado ningún estudio molecular de las numerosas especies de flora, sin embargo, en los últimos años el número de estudios ha experimentado un crecimiento exponencial, recopilándose en este capítulo todos los estudios llevados a cabo en los últimos años. Entre los resultados más relevantes se destaca: la baja diversidad filogenética alfa (local) de sus comunidades, la distribución diferencial de la diversidad filogenética en función de la altitud y la importancia del territorio como refugio de neoendemismos y paleoendemismos.

Otro factor importante en la diversidad de Sierra Nevada en las diversidad de suelos y su relación con la elevada heterogeneidad ambiental y geológica, que se trata en el **capítulo 8**. Esta heterogeneidad de Sierra Nevada ha permitido el desarrollo de suelos muy originales, escasos en nuestra latitud y combinados de forma totalmente original. En este sentido, se destaca la presencia de suelos dístricos (fuertemente condicionados por el incremento de las precipitaciones con la altitud), suelos con horizonte gleyco (en zonas de encharcamiento temporal o permanente) y suelos periglaciares de morfología poligonal y estriada, típicos de la tundra y que son excepcionales en la península ibérica y aún más en el sureste.

La conservación de este punto caliente de biodiversidad

Como se ha indicado, Sierra Nevada es el centro de diversidad vegetal más importante de la Región Mediterránea occidental. En una serie de capítulos se aborda la conservación de esta flora desde distintos puntos de vista.

En el **capítulo 9** se trata la importancia y la conservación de uno de los hábitats más singulares de las Sierras Béticas, los blanquizaes o hábitats de dolomías cristalinas. Estos hábitats cuentan con una magnífica representación en la zona oriental de Sierra Nevada, lo que los convierte en la “Capilla Sixtina” de la vegetación de dolomías a escala europea. Al contrario de lo que ocurre con otro tipo de edafismos, como los que habitan en serpentinas o los yesos, su estudio es todavía incipiente en multitud de aspectos (evolutivos, ecológicos, etc.). Sin duda alguna, uno de los pasos previos es la presentación de un catálogo de dolomitófilos, como el que se presenta en este capítulo, en el que se ha actualizado y completado la información existente hasta la actualidad.

Las especies en riesgo de extinción no están distribuidas de manera aleatoria en el espacio sino que se concentran en distintas comunidades, ligadas a determinados factores ambientales, históricos y de manejo del medio. Por tanto, la conservación de las comunidades y poblaciones vegetales en general y de las más sensibles y singulares de Sierra Nevada, requiere de un conocimiento exhaustivo de su estructura, evolución espacial y temporal, aspectos que se abordan en el **capítulo 10**.

En este mismo sentido en el **capítulo 11** se une la conservación de comunidades y especies ante el cambio global. En él se presentan distintos trabajos realizados en el observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada y en la iniciativa GLORIA-Europa. Se analiza el resultado del seguimiento de poblaciones y de parcelas que se lleva a cabo desde hace 20 años. Destaca el seguimiento de poblaciones de dos especies que simbolizan dos escenarios de cambio global contrastados: *Arenaria nevadensis* y *Gentiana lutea*.

Para conservar la flora de Sierra Nevada es necesario conservar las especies, tanto con medidas desarrolladas tanto dentro de su hábitat, como fuera del mismo. Si bien, son las medidas de conservación en el hábitat las únicas que conservan, además de las especies y su acervo genético, las relaciones existentes entre ellas (competencia, mutualismo, etc.). En el **capítulo 12**, se hace una síntesis del estado de conservación de las 254 especies sometidas a algún grado de amenaza de extinción y de las acciones de conservación que se han llevado a cabo en los últimos 20 años. Se constata que se ha avanzado enormemente en el conocimiento y conservación de la flora, aunque queda mucho por hacer para conservar este importante patrimonio vegetal.

Desde la perspectiva funcional, las interacciones bióticas son esenciales para la organización de las comunidades, su estructuración y para ayudarnos a entender y preservar los patrones de biodiversidad que observamos en los ecosistemas mediterráneos, tanto en sistemas terrestres, como

en ambientes acuáticos, y es necesario seguir profundizando en el estudio de dichas interacciones para determinar su resultado bajo distintos escenarios futuros, aspectos que se desarrollan en el **capítulo 13**.

Por otro lado, es de interés conocer el efecto que tienen sobre las emisiones polínicas, en relación a parámetros meteorológicos y como método de seguimiento en programas de recuperación de especies amenazadas, lo que puede contribuir al conocimiento de los efectos del cambio climático sobre las especies endémicas y comunidades vegetales que viven en Sierra Nevada. Comprender los procesos que afectan a los patrones biogeográficos de la flora, debido a los cambios ambientales futuros, es de gran interés para el monitoreo, la gestión y la conservación de la flora de Sierra Nevada, como se pone de manifiesto en el **capítulo 14**.

La biodiversidad de cualquier área es susceptible de ser estudiada a través sus tres dimensiones, composición, estructura y función; de esta forma, los patrones de funcionamiento de los ecosistemas de Sierra Nevada proporcionan una caracterización de la diversidad funcional a nivel de ecosistema, que por primera vez se aborda en este espacio, en el **capítulo 15**. Conocer y describir las dinámicas del funcionamiento ecosistémico del conjunto de Sierra Nevada sienta las bases para poder conservar y gestionar la biodiversidad funcional de manera eficaz y para incorporar los procesos ecológicos a escala de ecosistema en la gestión del área protegida. El seguimiento de la evolución de tipos funcionales de ecosistemas y de su dinámica es un importante indicador de alerta temprana ante cambios que tienen una repercusión directa en la conservación de los hábitats y de los elementos que los componen.

El concepto de servicio ecosistémico es muy útil para analizar los vínculos entre las personas y la naturaleza y, por tanto, para alcanzar objetivos de conservación en el Antropoceno, donde los intereses de las personas tienen un papel central en las políticas de conservación. Sierra Nevada, como una montaña humanizada, representa un escenario ideal para desarrollar evaluaciones que integren la pluralidad de valores que la sociedad tiene hacia su biodiversidad, como se indica en el **capítulo 16**. En este capítulo se muestran los avances conceptuales y metodológicos que han surgido en este sentido, y su posible aplicación a la conservación de la diversidad vegetal de este espacio natural.

Dentro de los procesos de interacciones, tenemos las ocasionadas por ser humano y sus actividades sobre el medio y su biodiversidad. De esta forma, Sierra Nevada es una tierra de usos humanos ancestrales del valor instrumental (o utilitario) de la biodiversidad. Efectivamente, el aprovechamiento de los recursos vegetales forma parte de un rico patrimonio cultu-

ral, que se manifiesta en unos usos originales y en un singular manejo del territorio, conocimientos imprescindibles para aplicar estrategias de conservación de la biodiversidad que contemplen también la diversidad de usos tradicionales, aspectos en los que se centra el **capítulo 17**.

Por último, Sierra Nevada es un lugar privilegiado para analizar la evolución de las políticas de conservación de espacios y de especies y la interrelación entre ellas, que se han llevado a cabo durante los últimos 30 años. La complejidad geográfica, ambiental y social de Sierra Nevada, se traduce en una gran complejidad de la necesaria gestión para la conservación. En el **capítulo 18** se analiza la gestión integrada que se ha ido configurando a través de las diferentes figuras de gestión y de este espacio natural, que incluye un Parque Nacional y un Parque Natural, y que supone un modelo que ha sido validado por la UNESCO y reconocido por la UICN, al incluir a Sierra Nevada en la *Green List* de las Áreas Mejor Gestionadas del Mundo.

Son muchos los retos que un espacio como Sierra Nevada tiene que asumir y enfrentar para garantizar la conservación de su importante patrimonio natural. Estos retos deben de situarse bajo el escenario de cambio global en el que nos encontramos. La base para afrontar estos retos es sin duda el conocimiento. Estamos en una etapa de incertidumbres frente a los posibles efectos del cambio global, pero una cosa debemos tener clara, cualquier posible solución, adaptación o mitigación que se plantee para luchar contra los efectos del cambio global tiene que apoyarse en un conocimiento sólido. La información que se genere en Sierra Nevada no servirá solo para este espacio, sino que podrá servir como modelo para muchas zonas de montaña que se enfrentan a los mismos desafíos.

El éxito de la conservación de la biodiversidad en Sierra Nevada dependerá de nuestra capacidad para comprender y predecir la distribución de la biodiversidad y sus propiedades, y de poder tomar medidas de conservación adecuadas ante los procesos de cambio global que le afecten. Este libro quiere contribuir a ello, recopilando, actualizando y sintetizando toda la información disponible, dispersa en multitud de trabajos.

Primeros pasos en la conservación vegetal en Sierra Nevada: Historia de la investigación botánica

Joaquín Molero Mesa

Resumen

Sierra Nevada ha pasado de ser un territorio desconocido hasta mediados del siglo diecinueve a ser, en primer término, un centro de atención internacional por su biodiversidad y, hoy día, a ser un enclave considerado fundamental para el estudio y evolución de poblaciones, comunidades y ecosistemas vegetales ante el panorama de cambio global. Se esboza en esta contribución la historia inicial de las propuestas y acciones emprendidas para conseguir su conservación y la de los vegetales que la pueblan.

Palabras clave: Sierra Nevada (España), historia, conservación, botánica.

Introducción

Sierra Nevada es un símbolo de la conservación botánica en la Europa continental. Se reconoce su rica biodiversidad y la originalidad de las comunidades vegetales que configuran hábitats nada comunes en el territorio europeo, al tiempo que se evidencia su fragilidad en una época de cambio global al que llega con gran parte de su superficie explotada, alterada, en algunos casos de forma irreversible. La protección efectiva de áreas naturales con fines conservacionistas comienza en los años ochenta y los planes de conservación y manejo de especies y hábitats amenazados han sido frecuentes desde la creación del inicial Parque Natural de Sierra Nevada (1989) y el desarrollo de los convenios acordados en la Cumbre de la Tierra de Río de Janeiro (1992). Sin embargo, Sierra Nevada, al contrario que otras grandes montañas europeas y españolas, ha sido un territorio secularmente ignorado, cuando no desconocido a pesar de su espléndida naturaleza, donde destacan, sobremanera, los valores botánicos.

Departamento de Botánica Universidad de Granada
Autor para correspondencia: jmolero@ugr.es

Para conservar hay que conocer y reconocer lo que se quiere conservar. El descubrimiento científico y reconocimiento de la montaña central, emblema de las cordilleras Béticas, ha sido un proceso lento, a veces desalentador, por la tradicional incomprensión social sobre el interés de los seres vivos que no son generadores directos de aprovechamiento humano.

En varias ocasiones hemos escrito sobre la historia del descubrimiento botánico de Sierra Nevada y la influencia de las publicaciones efectuadas por los investigadores como modelo para el conocimiento de las montañas mediterráneas (Molero Mesa y Pérez Raya, 1987; Molero Mesa et al., 1992a; Molero Mesa, 1997; Molero Mesa y Marfil, 2016), referencias a las que remitimos para un mejor conocimiento sobre la historiografía botánica nevadense, así como a Blanca (1992) y, en un ámbito más amplio, a las magníficas obras y textos rescatados por Manuel Titos (Titos, 1990, 1991, 1997, 2006).

Como ya indicamos (Molero Mesa y Marfil, 2016):

[...] la conquista del Reino de Granada en 1492 supuso, como en todas las llegadas de un poder nuevo, el progresivo ocultamiento de la sociedad previa y de sus logros... el poder granadino se fue diluyendo en la gran maquinaria colonizadora de la monarquía castellana, que relegó al olvido no solo la historia previa del Reino; también al propio territorio, en donde Sierra Nevada (Yabal Sulayr, Yabal al-Taly) era el eje central de tan montañoso terreno (Torres, 1968; García Sánchez, 1996; Molero Mesa, 1999:105; Gil Albarracín, 2002a:56)... El desconocimiento... es muy posible la causa de que eminentes botánicos como Clusius hacia 1564 y Tournefort en 1688 (Ramón-Laca, 1999) o A. de Jussieu en 1716 (Folch, 2014) no mostraran especial interés en ascender a sus cumbres después de visitar la ciudad de Granada.

En este aspecto, es muy significativo el error transmitido en la famosa obra de Humboldt y Bonpland, *Essai sur la Géographie des Plantes* (1805), sobre la altitud del Veleta al recoger la medición errónea hecha por Thalacker en 1801: 2456 m.

De forma resumida, de acuerdo con Molero Mesa y Marfil (2016), los autores más conocidos que iniciaron el «descubrimiento botánico» de Sierra Nevada fueron: Alströmer en 1760, Thalacker en 1801 (*in* Lagasca y Rodríguez, 1802), Clemente en 1804-1809 (*in* Colmeiro, 1864; Gil Albarracín, 2002b), Bory de Saint Vincent en 1811 (*in* Bory, 1820), Webb, que recolectó en Sierra Nevada en 1827 (*in* Webb, 1838, 1853) y describió especies nuevas como *Carex furva* Webb, *Pedicularis caespitosa* Webb, o *Ulex willkommii* Webb, pero tuvo que cambiar el nombre a muchas de ellas y aceptar el ya propuesto por Boissier, aunque en una, *Adenocarpus decorticans* Boiss.,

propone que el nombre específico no es correcto y debe cambiarse por el suyo, *Adenocarpus boissieri* Webb, ya que

[...] esta espléndida especie no puede recibir una denominación más apropiada que la que le doy, en honor al autor de cuya labor aprendemos tanto de la hermosa región que habita (Webb, 1838:52).

Boissier, el más conocido y fecundo en la descripción de nuevas especies, recorrió por primera vez Sierra Nevada en 1837, publicando su famoso *Voyage Botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837* entre 1839 y 1845, aunque previamente, (Boissier, 1838a, b) ya había publicado, en gran medida, los resultados de sus investigaciones. Con Willkomm, que llega a Granada en 1844, y su magnífica obra que podemos sintetizar en la Flora española, aún vigente, *Prodromus Florae Hispanicae* (1861-1880), Sierra Nevada se convierte en un territorio de referencia para la península Ibérica y para toda Europa (Molero Mesa, 1997; Devesa y Viera, 2001). Su rica flora se va completando rápidamente, descrita cada vez con más precisión y, al tiempo que aumenta el número de especies censadas, llama poderosamente la atención la gran cantidad de táxones endémicos. El primer intento de catálogo, de 1996 táxones, se realiza en 1987 (Molero Mesa y Pérez Raya, 1987) que en el mismo año es elevado a 2122 (Pérez Raya, 1987) y recientemente ha sido ampliado a 2353 (Lorite, 2016).

La vegetación y las comunidades vegetales que la conforman también fueron objeto de estudio en Sierra Nevada desde un principio. Aparte de observaciones puntuales de muchos autores, ya Clemente, Boissier y Willkomm (Molero y Marfil, 2016) describen diversas zonas o regiones botánicas o de vegetación que se suceden en altitud sobre las laderas de la montaña. Al entrar el siglo XX el modelo alpino de montaña que se había extrapolado al resto de montañas europeas se pone en entredicho. Sorre (1932), señala:

[...] una revisión de los pisos de vegetación de la Sierra Nevada debería emprenderse. Las páginas memorables de Boissier y de Willkomm dejan la impresión de que la estratificación altitudinal en este macizo montañoso, como en los macizos vecinos, encaja bastante difícilmente en los marcos descriptivos que convienen al resto de Europa.

Tiempo después, Quézel (1953), define más claramente las regiones de vegetación, a las que llama pisos y Rivas Martínez (1961) directamente señala los distintos pisos de vegetación en Sierra Nevada. Este mismo autor (Rivas Martínez, 1981,1982) desarrolla los conceptos de piso bioclimático y

de serie de vegetación indicando claramente las diferencias entre el bioclima templado y el mediterráneo, entre la región biogeográfica Eurosiberiana y la Mediterránea. Sierra Nevada, una montaña con bioclima mediterráneo en toda su extensión, queda así claramente diferenciada del resto de las altas montañas de toda Europa, conteniendo, además, la mejor representación de las altas cumbres mediterráneas (pisos oromediterráneo superior y criomediterráneo). Valle (1985), con motivo de su colaboración en el «Plan Especial de Protección de Sierra Nevada», publica la primera aproximación sobre las series de vegetación en Sierra Nevada e indica

[...] todo esto es lo que ha llevado... a muchos de nosotros a colaborar, en la medida de nuestras posibilidades, dando a conocer aquello que se ha de proteger según la idea de Rivas Martínez (1971:125).

La aventura de conservar

Hasta bien entrado el siglo XX no comienza a haber conciencia sobre la necesidad de conservar la flora de Sierra Nevada, aunque existen referencias puntuales en autores previos, como la sentencia de Pau (1909) sobre *Artemisia granatensis* Boiss.: «si aquí indico esta especie, lo hago para señalar la guerra de exterminio que se le hace por los manzanilleros. Está condenada a desaparecer» o el comentario de Font Quer (1962) sobre la misma planta: «ha llegado a escasear tanto, que para recoger unos cuantos pliegos para el herbario, es preciso buscar mucho». Sin embargo estos mismos autores (y muchos otros) no eran conscientes de que su propia actividad podía poner en peligro la supervivencia de las especies. Así, el propio Font Quer estuvo en Sierra Nevada durante dos meses recolectando plantas, muchas en centurias, especialmente de las raras y endémicas, para el herbario del Instituto Botánico de Barcelona (BC) con motivo de la Exposición Internacional de Barcelona de 1929.

La protección del territorio comienza en 1966 con la declaración de Sierra Nevada como Coto Nacional de Caza, exclusivamente para el aprovechamiento cinegético de la cabra montés. Por parte del ICONA (Instituto para la Conservación de la Naturaleza), en 1977 se incluye la «cabecera del Genil» en el «Catálogo de paisajes sobresalientes» y en 1979 se añaden otras áreas como el río Aguas Blancas, el Trevenque y la finca «El Posterillo» en el «Inventario Abierto de Espacios Naturales Protegibles». Acciones que no tienen ninguna repercusión. Durante esos años la Junta de Andalucía elabora un proyecto de protección que tampoco se desarrolla y en

1982 convoca un «Plan Especial de Protección de Sierra Nevada», completado en 1983, con las mismas consecuencias. El Partido Socialista (PSOE) elabora en 1980 la «Proposición de ley de creación del Parque Nacional de la Cabecera del Genil», que se llega a presentar en el Congreso, quedando registrado en el B.O. de las Cortes Generales de 28 de marzo de 1981. Proyecto fallido por la oposición de buena parte del pueblo de Guejar Sierra, sobre cuyos terrenos comunales se diseñó el Parque y que, debido a una campaña de intoxicación informativa, dio lugar a incidentes de orden público el día 11 de septiembre de 1981, con agresiones a un diputado socialista en el propio pueblo (El País, 17 septiembre 1981: 9-10). Posteriormente Sierra Nevada es declarada Reserva de la Biosfera en 1986 por parte de la Unesco, Parque Natural en 1989 por el Parlamento de la Junta de Andalucía y Parque Nacional en 1999 por las Cortes Generales. Actualmente el llamado Espacio Natural de Sierra Nevada comprende el Parque Nacional, central, rodeado del Parque Natural que hace la función de Preparque.

La importante acción de reforestación desarrollada en Sierra Nevada comienza a partir de los años 20 del siglo pasado. Las riadas e inundaciones que se producen en la Alpujarra dan lugar a una intensa plantación en los ríos Salado, Lanjarón, Sucio y Chico (Camacho et al., 2002:37), con intervención en la planificación de O. Elorrieta, ingeniero que promueve también diversos albergues de montaña, entre ellos el que lleva su nombre, Elorrieta, arriba de la laguna de Lanjarón a más de 3000 m de altitud, donde Prieto (1985:86) indica que se instaló el primer jardín botánico de Sierra Nevada. En 1929 se pone en marcha la Estación Experimental de Lanjarón para ensayo de especies forestales, mientras que en la vertiente norte las reforestaciones comienzan en 1935, siendo más intensas a partir de 1941 y de 1953, dentro del «Plan Jaén», en el Marquesado de Zenete a fin de evitar los arrastres por la intensa erosión en la cuenca del Guadiana Menor (Arias, 1981). De esta forma, y hasta 1980 se efectúan unas plantaciones, a veces masivas, de coníferas (*Pinus halepensis*, *P. pinaster*, *P. nigra* y, en altura, *P. sylvestris* y *P. uncinata*). Se ha conseguido así que una buena parte de las laderas de Sierra Nevada estén cubiertas de pinares en unas superficies antes exentas de arbolado y que muchas masas estén bien adaptadas a las condiciones nevadenses.

La investigación en y sobre Sierra Nevada ha sido el objeto de estudio de numerosos investigadores de la Universidad de Granada. También la defensa y divulgación de sus valores naturales, siendo pioneros en las propuestas de conservación del medio natural. Esta acción se ha llevado a cabo de diversas maneras, aunque siempre con el ánimo de difundir la originalidad de este macizo y la necesidad de su conservación. No siempre se alcanza-

ron los objetivos iniciales, pero si podemos afirmar que esta actividad fue fundamental para aumentar la conciencia conservacionista en la sociedad y en los investigadores y naturalistas nacionales e internacionales que apoyaron las acciones emprendidas.

En la década de los años 20, el rector Fermín Garrido compra la finca «Hoya de Pedraza» en el término de Monachil para establecer un hospital antituberculoso que no se llega a realizar (Prieto, 1985). La finca, cedida a Patrimonio Forestal del Estado para repoblación, fue utilizada posteriormente para la instalación del actual Jardín Botánico Hoya de Pedraza, dependiente de la Junta de Andalucía.

En 1933 el Estado compra para la Universidad, bajo el mandato de rector Alejandro Otero, parte de una finca (13 hectáreas) por mil novecientas cincuenta pesetas, aunque la firma de la escritura no se realiza hasta 1948, al Instituto de Religiosas Adoratrices, Esclavas del Santísimo y de la Caridad. El mismo año de 1933 comienzan las obras de un edificio, Residencia Universitaria según las escrituras, situado en la Dehesa de S. Jerónimo, al pie del tercer Peñón de S. Francisco, a dos mil quinientos metros de altitud y que, aun siendo visitado en octubre por el Presidente de la República, Niceto Alcalá Zamora, no fue inaugurado hasta el 23 de septiembre de 1934, con la presencia del rector y un grupo de profesores, entre ellos Cayetano Cortés Latorre y Juan Casas Fernández (Titos, 2006:127), ambos profesores de Botánica, con un devenir posterior muy distinto: el primero, catedrático llegado ese mismo año, con el golpe de estado de 1936 estuvo en prisión hasta 1942 y se le desposeyó de sus nombramientos (Bellot, 1968); Juan Casas, farmacéutico militar y profesor auxiliar desde 1927, fue nombrado en 1936 delegado del gobernador civil para los asuntos de instrucción pública y gobernador civil en Guadalajara (1941-1953), entre otros cargos (González Bueno, 2019). Este profesor de Farmacia, junto con otro de Letras, Antonio Gallego Burín, que llegaría a ser un carismático alcalde de la ciudad de Granada, fueron quienes hicieron el seguimiento de las obras en el ya llamado Albergue Universitario. Casas consiguió que en el edificio existiese un espacio «para laboratorio de botánica y fisiología alpina» (Titos, 2006:127), como el mismo señala a lo largo de una conferencia, publicada en el Boletín de Medicina (Casas, 1935:8), en la que habla sobre vegetación y como estudiarla, abogando por el estudio y explotación de las plantas medicinales de Sierra Nevada. En la Junta de la Facultad de Farmacia del 25 de mayo de ese mismo año se leyó un escrito del profesor Cortés dirigido al rector solicitando dos mil quinientas pesetas para atender los gastos de instalación de un jardín botánico de altura en los alrededores del Albergue universitario, urgiendo una pronta solución «por cuanto de-

seaba su pleno funcionamiento en 1937, haciéndolo coincidir con el centenario de la visita del botánico Boissier» (Fernández-Carrión et al., 1993:79).

El Albergue Universitario consiguió mantener abiertas sus instalaciones tras la posguerra gracias a un personaje muy peculiar, Antonio Zayas, que permanecía en la única instalación abierta durante todo el año en ambiente oromediterráneo. En los años sesenta se despertó un interés general por Sierra Nevada como centro de atracción turística, que vino a coincidir con una actividad, también sin precedentes, por parte de la universidad, cuyo rector, Emilio Muñoz, firma un convenio con el ayuntamiento de Güéjar Sierra en 1962 para promover, con carácter exclusivo, instalaciones de carácter científico y cultural en la Hoya de la Mora durante un periodo de 99 años. Ese mismo año, el ayuntamiento de Capileira inicia un expediente que culmina en 1963 con el acuerdo de ceder gratuitamente a la Universidad de Granada 110 hectáreas de un terreno montañoso (en las cumbres del municipio), que linda con Güéjar Sierra, con Dílar y, al sur, con el camino de Río Seco, «con destino a fines docentes e instalaciones de carácter científico», con la condición de que estos fines «queden cumplidos por parte del Estado en el plazo de cinco años y sean mantenidos durante los treinta años siguientes». En 1966 la universidad cede terreno al Ministerio de Información y Turismo para la construcción de un Parador de Turismo, activo hasta los años 90.

Desde unos años antes, en 1962, el Prof. Muñoz Medina inicia un «Jardín de Experimentación de Sierra Nevada» y consigue que, a partir de él, el rector autorice, en 1965, la creación de un Centro de Estudios Botánicos, que pasa a denominarse Jardín Alpino de la Universidad de Granada, en terrenos próximos al Albergue Universitario. En esta fecha el jardín se cerca, se abancala, dispone de una canalización propia de agua y comienza sus actividades. Los ambiciosos objetivos de trabajo recogidos en su normativa (formación de herbario, repoblación de Sierra Nevada, intercambio de plantas y semillas, apertura internacional, organización de cursos, etc.) apenas pudieron cumplirse; los cursos para alumnos que en el verano se realizaban y que servían también para adecentar el jardín por parte de los asistentes continuaron a la llegada del nuevo catedrático, Esteve Chueca, en 1967, aunque fueron decayendo con el tiempo, al igual que el estado general del jardín. Este profesor abrió una línea de investigación sobre estudios de la flora del territorio, coincidiendo con el magnífico libro de Manuel Ferrer (1971) sobre Sierra Nevada, que supuso un amplio conocimiento de los vegetales nevadenses y la defensa de bastantes tesis doctorales hasta 2007: Prieto (1971, 1975), Fernández Casas (1972), Morales (1973), Espinosa (1976), Gil García (1979), Molero Mesa (1981), Casares (1981), Pérez Raya (1987),

Lorite (2001), El Aallali (2003) y Fernández Calzado (2007). Cabe mencionar también a Mota y Valle (1987) y Salazar (1996)

En el año 1984, con motivo de la incorporación de España a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (UICN), ADENA-WWF desarrolla una Campaña específica para la conservación de plantas y propone apoyo económico y de gestión para la reconversión del Jardín Alpino en un auténtico y moderno Jardín Botánico que estuviese dedicado fundamentalmente a la conservación, intentando implicar a la sociedad española con las directrices diseñadas por la UICN a partir de su documento «Estrategias para la conservación en Jardines Botánicos» y el documento de 1980, «Estrategia Mundial para la Conservación» (PNUMA, UICN, WWF, UNESCO, FAO), a través de un ambicioso plan para la conservación de la biodiversidad de Sierra Nevada. Este proyecto contó con el apoyo incondicional de César Gómez Campo, pionero en la conservación de germoplasma de especies vegetales amenazadas a nivel mundial y editor del Libro Rojo de especies amenazadas en España (Gómez Campo et al., 1987), que participó, junto con la Secretaria del Comité español de la UICN, en las conversaciones con el rectorado de la Universidad de Granada. Otras acciones de apoyo se realizaron (Molero Mesa, 1984a, 1984b) y profesores delegados del Departamento de Botánica realizaron un informe apoyando la propuesta, estando firmado por Gabriel Blanca, Francisco Pérez Raya, José Luís Rosúa y Joaquín Molero. Las propuestas fueron olvidadas, sin merecer siquiera respuesta por parte de la Universidad.

En noviembre del mismo año se reúne en Madrid la UICN, dando la bienvenida al estado español. Por ese motivo se publica el primer «Listado de plantas endémicas, raras o amenazadas de España» (Barreno et al., 1984) a instancias de la directora general de Medio Ambiente, Concepción Sáenz Laín, con la participación de 20 investigadores, entre los que tuve el honor de estar. Ciento treinta y tres especies nevadenses quedaron incluidas en el listado. Previamente, en 1979, el Convenio de Berna había declarado 28 especies españolas estrictamente protegidas, entre ellas los endemismos nevadenses *Laserpitium longiradium* Boiss., y *Artemisia granatensis* Boiss., haciéndose efectiva la protección en 1986 (BOE de 1 de octubre).

Aún en 1986, la WWF, a través de ADENA, sigue interesada en el desarrollo del jardín y, ante un inicial apoyo de las propias autoridades universitarias, se organizaron, en octubre de 1987, coincidiendo con el Año Europeo de Medio Ambiente, un ciclo de conferencias sobre «Jardines Botánicos de Montaña» y una mesa redonda, con la participación de Salvador Rivas, César Gómez Campo, Esteban Hernández Bermejo, Hartmut Ern y Vernon Heywood, así como la Secretaria del Comité Español de la UICN, Cristina



Figura 1. Presentación del proyecto de restauración del Jardín Botánico Universitario de Sierra Nevada en el Albergue Universitario (22-10-1987). De izquierda a derecha: J. Molero (Universidad de Granada), J. Thomas (Decano F. Farmacia, Universidad de Granada), E. Hernández Bermejo (Director J. Botánico Córdoba), H. Ern (Conservador J. Botánico Berlín), F. Rodríguez (Gerente Universidad de Granada), J.L. Rosúa (Universidad de Granada) C. Gómez Campo (Universidad Politécnica de Madrid), V.H. Heywood (Universidad de Reading).

García Orcoyen, el consejero delegado de CETURSA (estación de esquí), Jerónimo Páez, el presidente de la Excma. Diputación Provincial, José Olea Varón, el presidente del Consejo Social de la Universidad, Juan López Martos, el director del C.I.D.A, Armando Martínez Raya y el director de la Agencia de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Tomás de Azcárate y Bang. También una visita al Jardín y la presentación del proyecto realizado junto con el Jardín Botánico de Córdoba para la restauración del, a partir de entonces, denominado Jardín Botánico Universitario de Sierra Nevada (JBUSN) (Figura 1). En ese año de 1987 se hicieron las gestiones para firmar convenios de colaboración con diversas instituciones; la Agencia de Medio Ambiente, con la previsión de actuar, además, en otros dos jardines botánicos,



Figura 2. a) Cartel del primer curso de Flora y Vegetación de Sierra Nevada. b) Cartel del sexto curso de Flora y Vegetación de Sierra Nevada.

en la Cortijuela, a 1500 m y en Peñón Colorado a 3000 m, cerca del cerro del Caballo (donde ya trabajaba, mediante convenio, el Jardín Botánico de Córdoba), así como para la creación de un aula y museo de la naturaleza en el complejo minero en desuso del Conjuro, en el término municipal de Busquistar, que en 1973 había sido cedido a la universidad. También con la Dirección General de Medio Ambiente, con el ICONA, con CETURSA y con el Jardín Botánico de Córdoba y la Universidad de Córdoba, con las que se llegó a firmar convenio de colaboración.

El departamento de, entonces, Biología Vegetal comienza en julio de 1987 unos cursos de «Flora y Vegetación de Sierra Nevada» en el Albergue Universitario que se fueron repitiendo todos los años hasta alcanzar 24 ediciones, con el mismo fin de divulgar y promocionar el conocimiento y conservación de Sierra Nevada. Fue, quizás, el mayor logro alcanzado por la repercusión que tuvo en su momento, como referente nacional, con la presencia de importantes botánicos en el profesorado y profesores, doctorandos y futuros profesores de muchas universidades españolas en el alumnado (Figura 2).

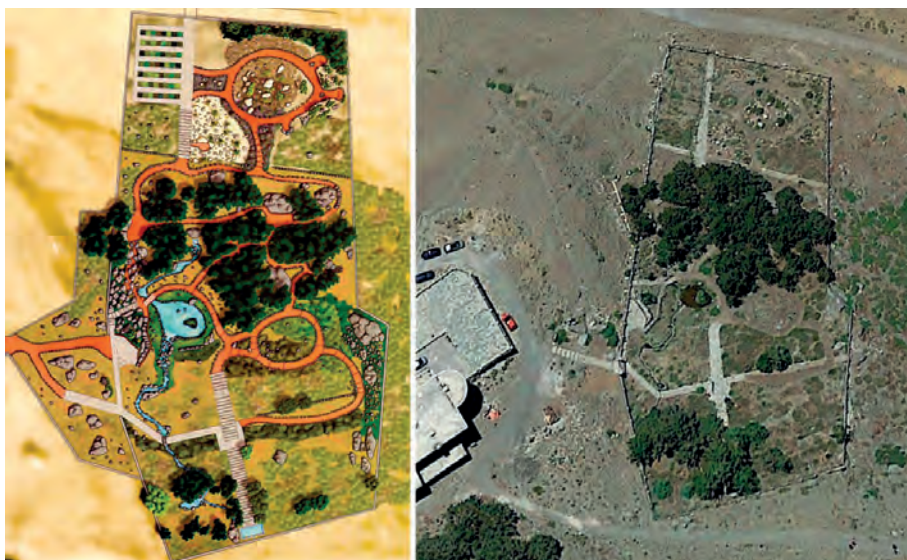


Figura 3. Jardín Botánico Universitario de Sierra Nevada. a) Dibujo del diseño del jardín. b) Vista aérea del jardín.

Las mismas autoridades universitarias, lejos de prestar el apoyo necesario, enfriaron el proyecto, ligándolo al desarrollo de un «Centro de Estudios de Montaña». Los investigadores implicados en el estudio de Sierra Nevada no se dieron por vencidos y en octubre de 1988 elevan un escrito al rectorado solicitando la creación del Centro. Firman el escrito: Javier Alba Tercedor, Manuel Casares Porcel, Antonio Castillo Martín, Luis Cruz Pizarro, Rafael Delgado Calvo-Flores, Antonio Díaz de Federico, Juan Ignacio Jiménez Jiménez, José Martín Martín, Joaquín Molero Mesa, Francisco José Olmo Reyes, Felipe Pascual Torres, Francisco Pérez Raya, Encarnación Puga Rodríguez, Francisco Rodríguez Martínez y Regino Zamora Rodríguez. Se intentan firmar acuerdos con la Agencia de Medio Ambiente que se muestra interesada ante la inminente declaración de Sierra Nevada como Parque Natural. Mientras tanto, el jardín universitario se iba deteriorando. La última restauración se efectuó en 1975 y no contaba con personal ni infraestructuras de apoyo. En 1990, la universidad acoge durante dos años una Escuela Taller y uno de sus módulos tuvo como objetivos la formación en manejo y conservación de recursos naturales y la rehabilitación del jardín. A partir del plano elaborado con el Jardín Botánico de Córdoba, modificado, se remozó el jardín, se puso en práctica el diseño de plantación y se pudo desarrollar el banco de germoplasma del jardín (Figura 3). Todavía se realizan intentos

para reclamar ayuda (Blanca y Molero Mesa, 1990; Blanca et al., 1990) y se publica un libro con las imágenes de las especies emblemáticas de Sierra Nevada (Blanca 1992): se colabora con la UICN en un libro que marca las áreas mundiales de mayor biodiversidad y donde se marcan las estrategias para su conservación (Molero Mesa, 1994). Aquí cabe aclarar que los autores efectivos de la publicación fueron Molero, Blanca y Valle, aunque al final apareciese un solo autor.

Tampoco cristaliza la prometida ayuda de CETURSA con motivo de la celebración del campeonato mundial de esquí 1995-96, pero si se consigue que la universidad asegure, al menos, la continuación del pequeño jardín, acabándose las expectativas de que la Junta de Andalucía ni el Espacio Natural se implicasen en su desarrollo efectivo, especialmente tras la creación de la Red Andaluza de Jardines Botánicos en Espacios Naturales (2001) y enclavarse uno de ellos en las proximidades (Hoya de Pedraza), sobre terrenos cedidos por la universidad.

A partir del año 1992, con la aprobación de la llamada Directiva Hábitats (Directiva 92/43 CCE), culmina la implicación del estado español en la conservación, obligada por los compromisos internacionales contraídos. La administración andaluza, con competencias en la materia (Catálogo Andaluza de Especies de la Flora Silvestre Amenazada, BOJA n.º 107 de 14/7/94), realiza actuaciones bien conocidas, que, sin duda, estarán reflejadas en las contribuciones recogidas en este volumen.

Conclusiones

El inicio del siglo XIX supuso el descubrimiento inicial de Sierra Nevada como un tesoro en biodiversidad vegetal y, con el paso del tiempo, también una montaña muy original en ecosistemas vegetales. Los investigadores, europeos y españoles, dieron a conocer el valor de esta montaña y alertaban sobre su probable empobrecimiento si no se cuidaba. Fue el primer paso, de difusión, necesario para el reconocimiento general de Sierra Nevada. A continuación, se intentaron las primeras acciones directas de conservación, con espacios para cultivar y estudiar el funcionamiento de especies y comunidades, intercambio de experiencias y colección de semillas para preservar las especies. Por último, la conservación es obligación de los gobiernos y con ello, los técnicos comienzan a sustituir a los investigadores: lo natural tiene que ser funcional y lo conservable debe reunir unos requisitos determinados. En ello estamos.

Conocer y conservar las algas de Sierra Nevada. Una necesidad científica y una herramienta de control ambiental

**Pedro Sánchez Castillo¹, Presentación Carrillo²,
Carmen Pérez Martínez², Isabel Reche², Julio de la Rosa³,
José Eduardo Linares Cuesta¹ y Patricia González Díaz⁴**

Resumen

Paradójicamente el conocimiento y la comprensión de los organismos más simples se encuentra mucho menos avanzado que el de los más complejos (animales y plantas vasculares fundamentalmente). Sin duda factores como la dificultad para interpretar su primitiva estructura, la escasez de bibliografía adecuada y la desafortunada generalización sobre su naturaleza ubiquista, han influido en su escaso conocimiento.

Este capítulo, centrado en el papel de las algas de agua dulce en Sierra Nevada, trata de poner de manifiesto tanto el interés taxonómico como ecológico de las especies que forman parte de los ambientes acuáticos más frecuentes en nuestra montaña. Destacaremos el diferente significado de sus especies, tanto de las de distribución restringida, como la diatomea *Fragilaria nevadensis*, o la desmidiácea *Euastrum denticulatum* var. *caballeroi*, como aquellas otras de ámbito más general que pueblan las aguas de lagunas, ríos y borreguiles de Sierra Nevada.

Independientemente de la naturaleza ubiquista o restringida de las especies de microalgas (o macroalgas), son unos excelentes sensores para detectar cambios tempranos en los ecosistemas. Desde los grupos de investigación de la Universidad de Granada implicados en el conocimiento de estos grupos de organismos, siempre hemos aconsejado el uso de las algas de agua dulce como bioindicadores para el control de la calidad de las

1. Herbario y Departamento de Botánica, Universidad de Granada
 2. Instituto del Agua y Departamento de Ecología, Universidad de Granada
 3. Departamento de Botánica, Universidad de Granada
 4. Departamento de Ciencias de la Vida, Universidad de Alcalá de Henares
- Autor para correspondencia: psanchez@ugr.es

aguas de Sierra Nevada. Tres motivos justifican esta posición: la gran sensibilidad de estos organismos frente a los cambios, su elevada tasa de crecimiento que implica una mayor integración de las consecuencias del cambio en la biología de sus comunidades y la enorme diversidad que presentan.

Introducción

El estudio de las algas de agua dulce, como cualquier otro grupo de organismos, debe ser una prioridad a la hora de establecer una adecuada comprensión de los ecosistemas, más aún en Sierra Nevada, donde la importancia de sus recursos hídricos no solo es vital para el desarrollo de los organismos, sino que trasciende a aspectos sociales, pues incluso este macizo montañoso se identifica con uno de sus manantiales más conocidos.

El estudio ecológico y biogeográfico en algas es escaso en comparación con otros organismos de mayor nivel de diferenciación. Sin duda, motivado en parte por la complejidad del proceso de identificación de estos organismos sencillos, con escasas estructuras en las que se pueda basar una fácil y adecuada identificación a nivel específico (Vanormelingen *et al.*, 2008). En la actualidad, se cuestiona la idea de la ubicuidad de los microorganismos (Baas-Becking 1934; Finlay 2002), según la cual los procesos de especiación alopátrica serían prácticamente imposibles. Cada vez más evidencias ponen de manifiesto la existencia de divergencias alopátricas en microorganismos que demuestran lo contrario (Papke *et al.*, 2003; Whitaker *et al.*, 2003). Aportamos algunos ejemplos de estos procesos en los ecosistemas acuáticos de Sierra Nevada. Bajo esta nueva visión de los patrones de distribución en algas, es aún más patente la necesidad de proteger los ecosistemas que albergan estas pequeñas pero importantes especies, tanto a nivel del funcionamiento del ecosistema como de la conservación. De acuerdo con Andersen (1998) y Brodie *et al.* (2009), podemos afirmar que «cualquier alga no está en cualquier sitio». Las evidencias de que ciertas especies tienen áreas restringidas pone de manifiesto que la biogeografía tiene que ser tenida en cuenta para asegurar su conservación.

Independientemente de la naturaleza ubiquista o localizada de las especies de microalgas, estos productores primarios sencillos son unos excelentes sensores de cambios «tempranos» en los ecosistemas, tanto en ambientes marinos como continentales (Finkel *et al.*, 2010; Tierno de Figueroa *et al.*, 2013), detectando importantes cambios en los patrones estacionales y de abundancia. Las poblaciones de algas que se desarrollan en los ambientes de alta montaña, donde los cambios en temperatura y

radiación luminosa son más intensos, constituyen excelentes biosensores donde testar o poner de manifiesto los efectos de los cambios inducidos en el ecosistema, bien a nivel del conjunto de su flora (Sánchez Castillo, 1988), de la comunidad fitoplanctónica (Sánchez Castillo et al., 1987, Cruz Pizarro et al., 1996) o bien de taxocenosis de especial importancia, como la de diatomeas (Linares Cuesta et al., 2007, Sánchez Castillo et al., 2008) o de desmidiáceas (González Díaz, 2011). Pero para que esos patrones sean claramente puestos de manifiesto hemos de tener un conocimiento más preciso de la biología de sus especies, cuyas comunidades son el resultado de la gran cantidad de interacciones que se producen en estos sistemas extremos de alta montaña.

Este es uno de los numerosos motivos por los que es necesario profundizar en el conocimiento de la ficoflora de los ecosistemas acuáticos de Sierra Nevada. Esta microflora acuática no solo completará datos biológicos imprescindibles para comprender la composición y el funcionamiento de los ecosistemas actuales, sino que constituye la base de la bioprospección para futuros estudios biotecnológicos, ecológicos o de conservación. Más aún, tener una base de datos en la que se establezca la presencia y distribución de cada especie, nos permitirá evaluar y detectar los cambios de distribución de las especies autóctonas, e incluso poner de manifiesto la presencia de posibles especies invasoras como consecuencia del incremento de los valores de temperatura debido al cambio climático.

Desgraciadamente, estamos muy lejos de tener los suficientes datos para una adecuada evaluación de las poblaciones de microalgas, ya que el conocimiento actual no es el resultado de una política ambiental y científica adecuadamente planificada, sino que responden al esfuerzo individual de una serie de científicos que creemos en la importancia del estudio de estos organismos. En la presente contribución presentamos un resumen de los principales grupos de algas conocidos en los diferentes ambientes de nuestro macizo montañoso.

Las algas errantes de las lagunas de Sierra Nevada

Fueron los primeros sistemas en ser evaluados desde el punto de vista ficológico. Estos sistemas de aguas prístinas, emblemáticas del paisaje nevadense, presentan sus poblaciones algales repartidas en dos ecosistemas diferentes: fitoplancton y fitobentos sobre fondos blandos: epipelon (Figura 1). El fitoplancton está formado por especies de pequeño tamaño, nano-

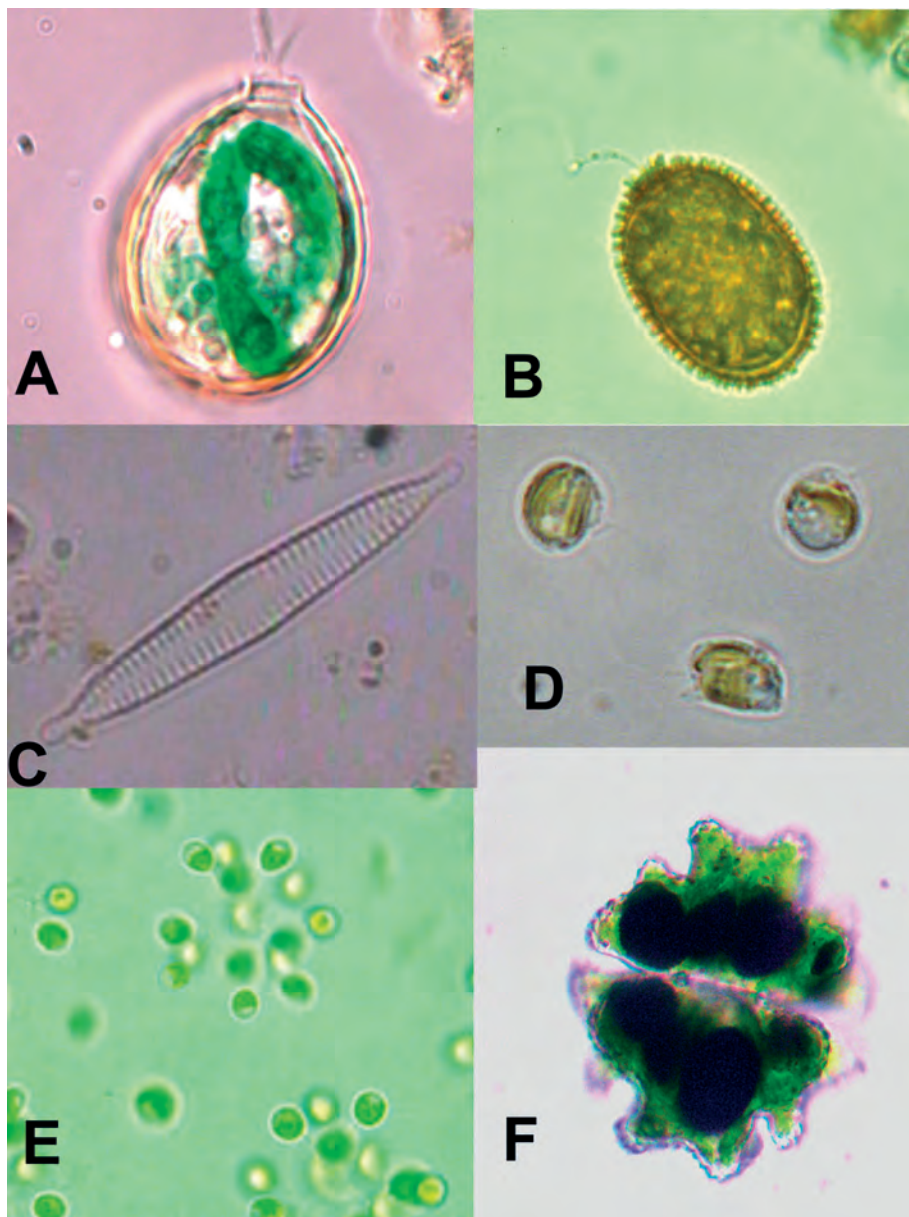


Figura 1. Algunas de los organismos fotosintéticos unicelulares móviles más frecuentes o característicos de los ambientes acuáticos de Sierra Nevada. a) *Paulinella chromatophora* (ameba testácea). b) *Trachelomonas hispida* (euglenoficea). c) *Fragilaria nevadensis* (diatomea); d) *Ochromonas* sp. (alga dorada). e) *Dictyosphaerium chlorelloides* (alga verde, clorofíceas). f) *Euastrum verrucosum* (alga verde, desmidiáceas).

planctónicas, flageladas o cocales. En su composición predominan crisofíceas y clorofíceas, si bien en ocasiones las cianofíceas (*Synechocystis spp.*) y algunas diatomeas (*Stephanodiscus alpinus* Hustedt) pueden jugar un importante papel en determinados momentos del ciclo anual. Las características ambientales: flujo de agua y concentración de nutrientes condicionan el polimorfismo de los principales táxones fitoplanctónicos: *Chromulina nevadensis* P. Sánchez, *Cyanarcus sp.*, *Dictyosphaerium chlorelloides* (Neuman) Komarek y Perman (Figura 1E) y *Ochromonas sp.* (Figura 1D), cuyas poblaciones constituyen la base del sistema planctónico y cuya adecuada caracterización taxonómica y filogenética aún está por completar. Las primeras identificaciones de estas microalgas de las lagunas de Sierra Nevada fueron realizadas por Martínez (1977) y Sánchez Castillo (1988), desde entonces queda por dilucidar la adecuada adscripción de *Chromulina nevadensis* a las crisofíceas y la de *Cyanarcus sp.* a las cianobacterias.

Debido a la fuerte oligotrofia de las lagunas, la luz llega hasta la base de sus cubetas, por lo que el litoral y el fondo, totalmente iluminado, constituyen importantes hábitats para las algas, a veces compartidos con briófitos y plantas vasculares. En el fondo de las mismas se desarrollan diversas comunidades, una de las más interesantes y diversas es la constituida por algas móviles que habitan sobre el sedimento, el epipelon. En ambientes tan someros y por lo general tan extremadamente pobres como estas lagunas, es el fondo iluminado uno de los hábitats más propicio para el desarrollo de estos organismos errantes, móviles, adaptados a «sobrenadar» en este inestable sustrato. La peculiaridad de estos sistemas se pone de manifiesto por la presencia de varias quimeras biológicas, como son los casos de *Paulinella chromatophora* Lauterborn (Figura 1A) y *Glaucozystis nostochinearum* Itzigsohn, cuyo origen simbiótico nos recuerda a los procesos simbiogénicos que originaron las primeras algas eucariotas fotosintéticas, y de los que *G. nostochinearum* (Glaucophyta) se considera como un representante de este grupo ancestral. Junto a ellas aparecen, desde simples algas verdeazuladas de vida libre de los géneros *Aphanocapsa*, *Chroococcus* o *Eucapsis* hasta los más complejos géneros *Geitlerinema* y *Oscillatoria*. La serie de estudios pioneros que inicia González Guerrero (1975) en este sistema montañoso, apuntó la existencia de un nuevo taxon (en el entorno de la laguna Hondra): *Chroococcus mulhacensis*, caracterizado por una vaina de grandes proporciones y que no hemos tenido la oportunidad de volver a estudiar con posterioridad; habiendo sido buscada no se ha vuelto a encontrar y puede ser una grave pérdida para la diversidad de la ficoflora endémica.

Otros organismos muy bien adaptados a estos ambientes de gran inestabilidad física, y probablemente química, son las diatomeas birrafídeas, de las

que son especialmente evidentes especies de los géneros *Pinnularia*, *Eunotia* y *Navicula* que literalmente surcan los fondos cenagosos de las lagunas (Linares Cuesta et al., 2007). Estos particulares organismos, que contribuyen a consolidar el fondo, desarrollan dos grupos de comunidades. La comunidad más extendida se encuentra dominada por pequeñas diatomeas arráfideas como *Staurosirella pinnata* (Ehrenber) Williams y Roud y *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing, que se asocian a lagunas someras y ricas en silicatos, mientras que en otras comunidades más restringidas dominan especies rafidiales como *Pinnularia microstauron* (Ehrenberg) Cleve o *Navicula radiosa* Kützing. Dada la naturaleza silíceas de sus frústulos, las diatomeas dejan un registro fósil que ya está comenzando a desvelar el pasado de las lagunas de Sierra Nevada (Pérez Martínez et al., 2018) y su relación con los principales factores de cambio; resultados preliminares están poniendo de manifiesto cómo estas microalgas pueden desvelar, incluso, los mecanismos atmosféricos que gobiernan la llegada de nutrientes al sistema, no solo ahora sino también en tiempos pasados.

Junto a ellas destaca otro grupo, las desmidiáceas, cuyas paredes perforadas por finos microcanales facilitan la extrusión de polisacáridos al medio externo que también les permite un cierto movimiento y poder colonizar un medio tan inestable como éste. Además de su extraordinaria morfología, este ancestral grupo de estreptófitos destaca por su carácter indicador y su elevada tasa de endemidad (Kristiansen, 1966). No es de extrañar su abundancia en las lagunas de Sierra Nevada, pues ellas florecen en aguas pobres en sales minerales y con pH ligeramente ácido. Otro de los requisitos para su presencia es el carácter oligotrófico de las aguas, siendo consideradas como estrategias K, por lo que se supone su presencia en ambientes muy estables (Coesel, 1996). Los numerosos estudios en desmidiáceas llevados a cabo por este autor le han permitido establecer un índice denominado como «valor de conservación de la naturaleza (vcn)» (Coesel, 2001), fundamentado sobre parámetros poblacionales de desmidiáceas, tales como biodiversidad, riqueza, madurez del ecosistema y presencia de especies raras. Sus valores otorgan a determinadas lagunas de Sierra Nevada un elevado vcn, cuya evaluación global en el conjunto de las lagunas podría constituir una interesante herramienta para evaluar el estado de conservación de estos sistemas.

Una buena parte de las especies encontradas en Sierra Nevada forman parte de las denominadas desmidiáceas ártico-alpinas, como es el caso de *Euastrum verrucosum* Ralfs (Figura 1F). Fruto de los primeros estudios llevados a cabo en las lagunas de Sierra Nevada (Sánchez Castillo, 1988), nos pareció adecuado diferenciar determinadas poblaciones de las más típica-

mente centro-europeas, fundamentalmente en base a parámetros morfométricos, de esta forma se reconocieron táxones como *Euastrum denticulatum* F. Gay var. *caballeroi* P. Sánchez y *Staurastrum spongiosum* Ralfs var. *mulhacensis* González Guerrero ex P. Sánchez. La escasa diferenciación taxonómica de estos táxones puede tener su explicación en la localización marginal de Sierra Nevada respecto al resto de sistemas montañosos del resto de Europa, que favorecería que pequeñas diferencias, inicialmente de origen fenotípico hayan podido ser fijadas genéticamente tras un largo periodo de aislamiento (Coesel, 1996).

Completan la diversidad florística de los medios lacustres las euglenofíceas, donde las especies del género *Trachelomonas* constituyen otro elemento significativo de la flora, sobre todo en aquellas lagunas más visitadas por el ganado. *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein (Figura 1B) es la especie más frecuente, pero biogeográficamente destaca un taxon endémico: *Trachelomonas tuberculata* Middelh. var. *nevadensis* Sánchez et de la Rosa que constituye un excelente modelo celular para estudiar la formación de las paredes férricas de este particular género. Su descripción a nivel varietal se debe, en este caso, al deficiente conocimiento de este grupo de especies, no a la falta de criterios de discriminación, los cuales solo se diferencian con técnicas de microscopía electrónica (Sánchez Castillo y de la Rosa Álamos, 1993), lo que dificulta su inclusión en táxones previamente descritos por técnicas de microscopía óptica, situación que ya apuntaban Sharma y Rai (2011) como uno de los problemas para diferenciar las especies de microalgas.

Los biofilm de las comunidades bentónicas

La superficie rocosa de cubetas lagunares y lechos de arroyos y ríos es otro biotipo donde las algas constituyen las principales comunidades de productores primarios (Figura 2). La base estructural de estas comunidades epilíticas (biofilm), tanto en aguas estancadas como corrientes, está constituida fundamentalmente por cianofíceas. Entre las especies más abundantes destacan aquellas de los géneros *Calothrix*, *Chamaesiphon*, *Dichothrix*, *Geitlerinema*, *Nostoc*, *Phormidium*, etc., con multitud de epífitos, sobre todo diatomeas de los géneros *Achnanthes*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Ulnaria*, etc. Entre la diversa comunidad de diatomeas epilíticas destaca *Fragilaria nevadensis* Linares y Sánchez (Figura 1C), similar a otros táxones de grupo de *F. rumpens* (Kützinger) Carlson que también habitan en ríos y lagos de montaña. En los ciclos de sequía por los que atraviesa Sierra Nevada, algunas de

sus lagunas sufren intensos procesos de desecación como es el caso de La Caldera. En estas situaciones se produce la sustitución de las comunidades del periodo de mayor estabilidad hídrica, con *Achnanthydium minutissimum* (Kützing) Czarnecki y *Encyonema minutum* (Hilse) Mann por otras en las que *Fragilaria rumpens* se sitúa como la especie más abundante, cuya presencia coincide con los valores más bajos de diversidad de la comunidad (Sánchez Castillo et al., 2008).

Pero sin duda, las algas se hacen más patentes cuando forman las comunidades filamentosas macroscópicas en el litoral de las lagunas y los ríos. Entre las primeras destacan masas filamentosas constituidas fundamentalmente por especies de zygnematáceas, que suelen perder su capacidad de reproducción sexual en estos gélidos ambientes. Su presencia en las lagunas se hace más evidente desde mediados del verano, cuando empiezan a cubrir el litoral de la mayoría de sus cubetas. Las lagunas más pequeñas y someras, y la mayoría de los lagunetos, desarrollan densos mantos de ovas (formaciones macroscópicas de estas algas filamentosas) que colapsan sus cubetas a final de verano. El estudio, tanto taxonómico como ecológico de estas comunidades es un reto, no solo para las comunidades de Sierra Nevada, sino en general, pues a la dificultad de encontrar filamentos fructificados, hay que sumar el problema metodológico para abordar el estudio poblacional de estas «escurridizas» comunidades.

La importancia de comprender la biología y ecología de las especies filamentosas estriba, entre otras consideraciones, en el diferente nivel trófico en el que se desarrollan las especies de los tres géneros más frecuentes: *Mougeotia*, *Spirogyra* y *Zygnema*, además de la aparente relación inversa entre el diámetro de sus filamentos con los problemas de acidificación que se producen en determinados ambientes (Kinross et al., 1993). Dada la riqueza de la flora de estas zygnematáceas en las aguas de Sierra Nevada, nuestros sistemas acuáticos constituyen excelentes laboratorios naturales donde responder a muchas de las preguntas que se están planteando en las investigaciones sobre cambio global en la actualidad. Además de las numerosas especies habituales en las lagunas someras, en Sierra Nevada se presentan otras especies perfectamente adaptadas a estos ambientes como es el caso de *Zygnemopsis decussata* (Transeau) Transeau (Figura 2F), que en determinados años llega a ser muy abundante en otro tipo de lagunas, las más profundas y de litoral rocoso, como es el caso de La Caldera (Figueroa et al., 2009).

En arroyos y tramos de cabecera de los ríos de Sierra Nevada, alternan poblaciones de briófitos con las de algas entre las que *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevinsan constituye la especie más importante y ampliamente distribuida. *H. foetidus* (Figura 2D) es un alga crisofícea macroscópica de amplia

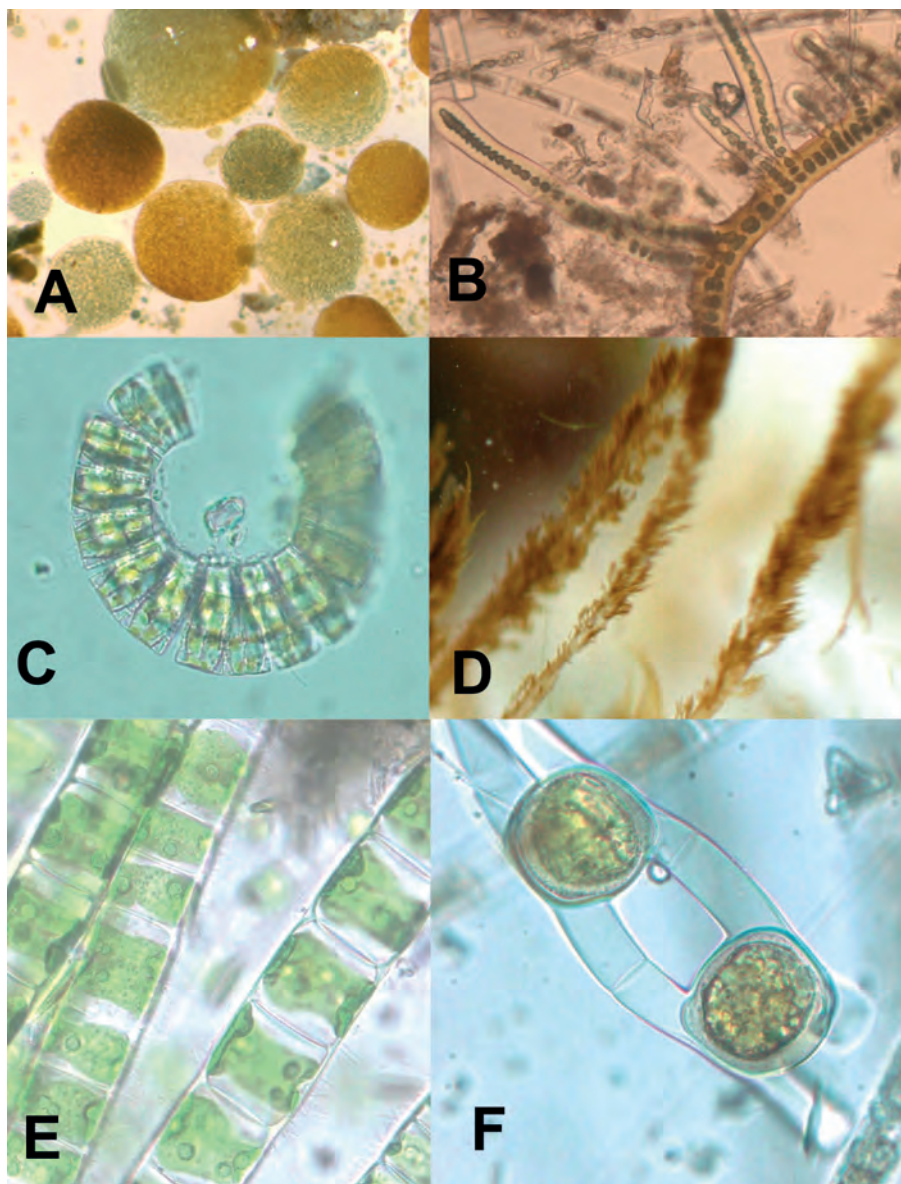


Figura 2. Algunas de las algas bentónicas más frecuentes o características de los ambientes acuáticos de Sierra Nevada. a) *Nostoc microscopicum* (cianobacteria). b) *Stigonema ocellatum* (cianobacteria). c) *Meridion circulare* (diatomea). d) *Hydrurus foetidus* (alga dorada, talo macroscópico). e) *Ulothrix zonata* (alga verde clorofícea). f) *Zygnemopsis decussata* (alga verde, zygnematácea).

distribución en los sistemas montañosos, que requiere bajas temperaturas y alta turbulencia (Klaveness, 2017). Crece en unos rangos de temperatura muy definidos, por lo que se puede calificar como una especie estenotérmica, característica que consideramos la dota de una inigualable capacidad como bioindicador de variaciones de temperatura, como ya se ha puesto de manifiesto por la EEA (2007) en ríos europeos. En las cabeceras de los arroyos de Sierra Nevada destacan sus densas poblaciones que, junto a tapetes de diatomeas de especies como *Meridion circulare* (Greville) Agardh (Figura 2C), *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick, *Diatoma mesodon* (Ehrenberg) Kützing, etc., y de diversas cianobacterias como *Geitlerinema* cf. *splendidum* Gomont y *Stigonema ocellatum* Bornet y Flahault (Figura 2B), entre otras, caracterizan un tipo de vegetación reófila de nuestras altas cumbres. Junto a ellas, aparecen poblaciones puntuales y/o efímeras de algas rojas, especies de los géneros *Audouinella*, *Hildenbrandia*, *Lemanea* o *Paralemanea*, cuya identidad taxonómica y comportamiento ecológico son uno de los muchos retos que aún tenemos planteados en los estudios ficológicos de Sierra Nevada. El carácter estenotérmico de algunas de estas especies puede representar una propiedad de especial importancia para comprender los mecanismos asociados a la sucesión altitudinal de la comunidad de macroalgas reófilas, entre las que algas verdes como *Ulothrix zonata* (Weber y Mohr) Kützing (Figura 2E) también son frecuentes antes de entrar en el dominio de *Cladophora glomerata* (L.) Kützing.

En los escasos estudios de macrófitos de ríos, se empieza a poner de manifiesto la importancia y relevancia del estudio de estas comunidades a lo largo de una cuenca o entre cuencas, sobre todo en los sistemas más alejados de focos de contaminación, que sin duda constituyen excelentes laboratorios naturales aún por estudiar, como es el caso de los sistemas de Sierra Nevada. La clara sucesión de comunidades, desde los 3487 m de altitud a las zonas basales (Sánchez Castillo, 1984), pone de manifiesto el interés del seguimiento de estas comunidades reófilas en un periodo de incremento de temperatura del agua como el que vivimos.

La comunidad de borreguiles

Las características químicas del agua de las altas cumbres, unida al ambiente higro-hidrófilo de los pastizales de alta montaña, generan comunidades excepcionales, con especies psicrófilas, donde tienen su hábitat más característico las desmidiáceas ártico-alpinas, sometidas a fuertes diferencias de temperatura entre el día y la noche. El estudio preliminar de las comunidades

de borreguiles llevado a cabo en tres cotas altitudinales diferentes (González Díaz, 2011) puso de manifiesto diferencias florísticas ligadas a la presencia de especies como *Eremosphaera*, *Geitlerinema*, *Spirotaenia* o *Tetraspora*, no frecuentes en los ambientes antes comentados. También detectó una importante la taxocenosis de cianobacterias que aparece de forma invariable en las tres cotas consideradas, donde *Anabaena lapponica* Borge, *Nostoc sphaericum* Bornet y Flahault y *Cylindrospermum* cf. *licheniforme* Bornet y Flahault son especies frecuentes. Estos tres táxones son importantes no solo por su potencialidad bioindicadora de eutrofia, que probablemente esté relacionado con el excesivo aprovechamiento ganadero de estos ecosistemas, sino por la capacidad para la fijación de nitrógeno atmosférico y excepcionalmente por la posibilidad de que especies como *A. lapponica* puedan producir toxinas. La fijación de nitrógeno es un fenómeno de gran interés en las lagunas, ríos y ambientes rezumantes de Sierra Nevada, donde especies de *Calothrix*, *Dichothrix* y *Nostoc*, como *N. microscopicum* Bornet y Flahault (Figura 2A), juegan un papel muy importante.

En la actualidad son múltiples los proyectos de seguimiento de biodiversidad desarrollados en zonas de pastizales alpinos y borreguiles en particular, utilizando para ello, en el caso de Sierra Nevada, organismos de mayor tamaño como son las plantas vasculares, macroinvertebrados, avifauna, pequeños mamíferos, etc. El uso de estas comunidades algales proporcionaría datos complementarios y de más rápida evaluación debido a la mayor cantidad de generaciones por ciclo anual de estos microorganismos autótrofos, lo que facilitaría una más certera comprensión de los procesos de cambio ambiental que se están produciendo en estos importantes y frágiles ecosistemas.

Conclusiones

Cada vez hay más evidencias de la existencia de especies de ámbito restringido entre las algas microscópicas que, junto a las especies de amplia distribución, constituyen elementos de gran interés como biosensores de cambios ambientales, tanto de perturbaciones locales como generales, en los sistemas acuáticos de Sierra Nevada. Las relaciones apuntadas entre los cambios ambientales (pH, nivel trófico, ...) y las poblaciones de algas, especialmente de zygnematáceas y desmidiáceas, la sucesión de las comunidades de macroalgas de los ríos o la fijación de nitrógeno atmosférico en los borreguiles, por citar solo los casos más evidentes, ponen de manifiesto la importancia aplicada del conocimiento de estos organismos acuáticos, así como la ne-

cesidad de establecer mecanismos de seguimiento que nos permitan aprovechar esta riqueza de organismos bioindicadores en un periodo de cambio.

Además del valor medioambiental de las algas de estos sistemas, es necesario poner de manifiesto su valor como una importante fuente de productos nutracéuticos y terapéuticos en general. Por estos motivos, su detección, caracterización ecológica y posible aislamiento en cultivos unialgales son estrategias básicas para formular los mecanismos de estudio y conservación más adecuados para los diferentes grupos taxonómicos y ambientes ecológicos.

Hacia una designación de «Áreas Importantes para los Briófitos» (IBrA) en Sierra Nevada

Susana Rams Sánchez

Resumen

Se realiza una identificación preliminar de las localidades que pueden conformar «Áreas Importantes para los Briófitos» (IBrA) en cuanto a su conservación para el macizo de Sierra Nevada, cuyo catálogo consta actualmente de 396 taxones: 2 antocerotas, 69 hepáticas y 325 musgos. Se describen los criterios utilizados para ello y se comentan sus limitaciones: (a) presencia de especies listadas en documentos legislativos sobre conservación y/o listas rojas elaboradas por especialistas, (b) grado de endemidad y rareza específica y (c) grado de riqueza específica. Se comentan las principales amenazas para los briófitos en Sierra Nevada, entre las que destacan algunas de origen antrópico como el desarrollo urbanístico, el entubamiento de cauces fluviales, la agricultura en invernaderos, el sobrepastoreo y la masificación del turismo. Se establece como resultado un total de 55 localidades, entendidas como cuadrículas de territorio de 1 km², que cumplen al menos uno de los criterios: 9 cumplen los tres, 17 cumplen dos y 29 cumplen uno. El análisis metódico de la dispersión o concentración relativa de estas localidades, para agruparlas en áreas que constituyan unidades de gestión prácticas y realistas, se contempla como una tarea que queda abierta a futuras investigaciones, dadas las particularidades de este grupo biológico.

Palabras clave: Briófitos, Conservación, Áreas Importantes para Plantas (IPAs).

Introducción

El interés por la conservación de los briófitos en España es patente desde que en 1990 se celebrara en la ciudad sueca de Uppsala la reunión fundacional del *European Committee for Conservation of Bryophytes* (ECCB), con

Departamento de Didáctica de las Ciencias Experimentales, Universidad de Granada.
Autor para correspondencia: susanarams@ugr.es

participación de miembros de la Sociedad Española de Briología (SEB). La detallada información, acorde a los criterios de la *International Union for Conservation of Nature* (IUCN), recogida por Garilletei y Albertos (2012) en el «Atlas y Libro Rojo de los Briófitos Amenazados de España» constituye un primer gran paso para poder materializar acciones efectivas de conservación dirigidas a este grupo vegetal. Su papel ecológico en los ecosistemas ha sido tradicionalmente poco valorado, pero actualmente está siendo puesto en valor en términos internacionales, entre otros, por Glime (2006-2017). En este sentido, Infante y Heras (2012) han realizado una propuesta preliminar de Áreas Importantes para los Briófitos (IBrA) en España, desarrollada en el marco de los criterios del conocido programa *Important Plant Areas* (IPA) de *Plantlife*. En ella se seleccionan 40 áreas en dos categorías, principales y secundarias, representando las diversas regiones biogeográficas del país. El macizo de Sierra Nevada forma parte del grupo de áreas principales, que en la Comunidad Autónoma de Andalucía también cuenta con las Sierras del Sur de Cádiz y del Cabo de Gata en Almería, las tres pertenecientes a la región biogeográfica Mediterránea.

No obstante, existen brechas muy marcadas entre investigación, legislación y protección real de ciertas especies. Infante et al. (2017), en un reciente análisis sobre la protección legal de los briófitos en España, sostienen que los esfuerzos específicos de conservación de este grupo de plantas en el país son todavía anecdóticos, aunque es cierto que se han desarrollado algunas iniciativas con diferente fortuna, por ejemplo, en la Comunidad Valenciana, Aragón, Cataluña, Galicia y Región de Murcia. En el caso que nos ocupa, el hecho de que la mayor parte de la superficie de Sierra Nevada esté incluida en diversas figuras de protección, como son Reserva Integral de la Biosfera, Lugar de Importancia Comunitaria, Parque Natural y Parque Nacional, garantiza hasta cierto punto la existencia de actuaciones que de forma indirecta redundan en la conservación de los briófitos y los hábitats donde viven, a pesar de que no existan planes o programas específicos para este grupo.

En relación a las amenazas debidas a causas naturales, como pueden ser los incendios, las sequías, la erosión hídrica o el desplazamiento de los cascajares, Blanca et al. (2001) destacan los taxones que están representados en Sierra Nevada por una o pocas poblaciones muy dispersas con bajo número de individuos, que es el caso de muchos briófitos, ya que muestran una elevada probabilidad de extinción frente a fluctuaciones demográficas naturales, condiciones ambientales desfavorables, o eventos catastróficos de carácter impredecible. Garilletei y Albertos (2012) exponen detalladamente los problemas metodológicos en los estudios demográficos en briófitos y

discuten el sentido práctico de la utilización de los términos individuo y población en la aplicación de los criterios IUCN, dado su pequeño tamaño.

Respecto a las amenazas de origen antrópico para este grupo, muchas son compartidas con otras plantas, destacando la destrucción y fragmentación de sus hábitats, ya sea en forma de desarrollo urbanístico, construcción de carreteras, entubamiento de cauces fluviales, empleo de especies no autóctonas para repoblación, agricultura en invernaderos, sobrepastoreo, etc. Otra amenaza menos palpable, pero de efectos impredecibles a largo plazo, es la polución, capaz de afectar en áreas muy lejanas a su foco de emisión. Más evidente en muchos lugares es la eutrofización y salinización de los suelos y las aguas debido al uso excesivo de fertilizantes y a los vertidos no controlados. De forma adicional, la masificación del turismo se convierte en un agente potencial de alteración por pisoteo, por la predecible demanda de infraestructuras que genera, el aumento de residuos debido a sus visitas y la realización de recolecciones no autorizadas. Evaluar las amenazas concretas existentes en el territorio para los briófitos y priorizar zonas donde concentrar esfuerzos es una labor pendiente de investigación y gestión.

Criterios para seleccionar «Áreas Importantes para Briófitos» en Sierra Nevada

Los criterios utilizados en la presente propuesta son los establecidos por Anderson (2002) para el contexto europeo. Se estructuran en tres bloques: en primer lugar, presencia de especies listadas en documentos legislativos sobre conservación y/o listas rojas elaboradas por especialistas de diferentes ámbitos geográficos, en segundo lugar, grado de originalidad entendido como rareza específica y, en tercer lugar, grado de riqueza florística específica. De acuerdo con el listado elaborado por Rams et al. (2014), unido a la reciente aportación de Nieto-Lugilde et al. (2018), el catálogo de briófitos de Sierra Nevada cuenta con 396 taxones confirmados, repartidos en 2 antocerotas (Anthocerophyta), 69 hepáticas (Marchantiophyta) y 325 musgos (Bryophyta). Aunque el conocimiento de la brioflora nevadense se ha incrementado notablemente en las últimas décadas, en particular gracias al desarrollo de la serie de proyectos enmarcados en la obra «Flora Briofítica Ibérica» (Guerra y Brugués, 2007-18), es necesario indicar que, como es habitual históricamente, el esfuerzo de muestreo no se ha realizado de forma homogénea ni sistemática y que,

cuando sí lo ha sido, con las tesis doctorales de Gil (1976) y Rams (2007), la superficie muestreada ha correspondido en conjunto aproximadamente a un 10% de los 2000 km² de la totalidad del macizo de Sierra Nevada. En términos relativos, la provincia de Granada ha recibido mayor atención que la de Almería y las zonas altas mucho más que las zonas bajas. Además de esto, no todos los briófitos han sido estudiados con igual intensidad y así, respecto al grupo de las hepáticas, dadas las diversas dificultades para su localización, preservación e identificación, no se cuenta con un conocimiento tan detallado como sobre los musgos, del mismo modo que sucede para el contexto de la península ibérica. De hecho, de las hepáticas catalogadas en Sierra Nevada, desde el año 2002 sólo se han realizado recolecciones del 38% de ellas, mientras que la cifra asciende al 76% para el caso de los musgos. Adicionalmente, existe un listado de 35 taxones, recogidos en diversas publicaciones de los siglos XIX y XX, cuya presencia en Sierra Nevada se considera dudosa, puesto que no ha sido posible localizar muestras testigo de ninguno de ellos. También es importante añadir que, por obvias limitaciones técnicas, no se incluye el criterio de variabilidad genética intraespecífica de las poblaciones, aunque sería muy interesante profundizar en un futuro en sus posibilidades. Todas estas cuestiones repercuten directamente en la precisión de los datos que se manejan, en particular porque se pueden producir situaciones de subestimación o sobreestimación de la abundancia relativa de algunas especies en el territorio. Con todas estas limitaciones en mente, se expone a continuación el resultado de la aplicación de los criterios anteriormente establecidos.

CRITERIO A): PRESENCIA DE ESPECIES CATALOGADAS

En contexto internacional se dispone de la una lista roja mundial de briófitos (IUCN, 2014), que consta de 102 taxones, elaborada por el *Bryophyte Specialist Group* de la *Species Survival Commission* de la IUCN. En ella no figura ningún taxón presente en Sierra Nevada. En relación al ámbito del continente europeo, actualmente se dispone de datos en proceso de homogenización sobre los diferentes países (Hodgetts, 2015), dado que el ECCB se encuentra en fase de actualización del libro rojo de los briófitos europeos (Schumacker y Martiny, 1995), tanto sobre cuestiones corológicas, como normativas. El Convenio de Berna y los Anexos II y V de la Directiva Hábitats comunitaria incluyen un número bajo de briófitos, de los cuales sólo

TABLA 1. Taxones de hepáticas (*Marchantiophyta*) de Sierra Nevada que se encuentran catalogados en Garilleti y Albertos (2012) para el contexto de España peninsular e Islas Baleares.

TAXÓN	CATEGORÍA
<i>Cephaloziella integerrima</i> (Lindb.) Warnst.	CR
<i>Asterella gracilis</i> (F. Weber) Underw.	VU
<i>Leiocolea heterocolpos</i> (Thed.) H. Buch	VU
<i>Lophocolea fragrans</i> (Moris y De Not.) Gottsche, Lindenb. y Nees	VU
<i>Riccia subbifurca</i> Warnst. ex Croz.	NT
<i>Jungermannia leiantha</i> Grolle	DD
<i>Scapania scandica</i> (Arnell y H. Buch) Macvicar	DD

se han encontrado 9 especies en la España peninsular y balear (Infante et al., 2017), ninguna de ellas presentes en Sierra Nevada. Esto no significa que algunas especies localizadas en el territorio con posterioridad a la elaboración de estas listas no merezcan estar incluidas, como podría ser el caso de *Hygrohypnum styriacum* (Limpr.) Broth., *Pohlia bolanderi* (Lesq.) Broth., *Schistidium occidentale* (E. Lawton) S.P. Churchill o *Tortella alpicola* Dixon. La transposición de las leyes europeas a la legislación española, con el Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial (LESRPE) y el Catálogo Español de Especies Amenazadas (CEEa) implica que las especies afectadas deben estar sujetas a un monitoreo específico cada seis años, no sólo a escala nacional, sino también en cada una de las Comunidades Autónomas, de acuerdo a su distribución. En Andalucía sólo la hepática *Riella helicophylla* (Bory y Mont.) Mont., se encuentra en esta situación.

A escala nacional el documento más fiable es la «Lista Roja de los Briófitos de España» de Brugués y González-Mancebo (2012), actualizado para Sierra Nevada por Rams et al. (2014). En ella, respecto al área de la España peninsular y balear, se encuentra recogida la presencia de 38 taxones catalogados en Sierra Nevada, en diferentes categorías de las establecidas por la IUCN. El listado no incluye representantes de los antocerotas y consta de 7 hepáticas (Tabla 1) y 31 musgos (Tabla 2), de los cuales: 4 resultan en peligro crítico (CR), 1 en peligro (EN), 23 en situación vulnerable (VU), 2 casi amenazados (NT) y 8 con datos insuficientes (DD). Es importante indicar que la última recolección confirmada en Sierra Nevada del musgo *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Ångstr., data de comienzos del siglo XIX (Figura 1)

Tabla 2. Taxones de musgos (*Bryophyta*) de Sierra Nevada que se encuentran catalogados en Garilleti y Albertos (2012) para el contexto de España peninsular e Islas Baleares.

TAXÓN	CATEGORÍA
<i>Meesia triquetra</i> (L. ex Jolycl.) Ångstr.	CR
<i>Schistidium occidentale</i> (E. Lawton) S.P. Churchill	CR
<i>Timmiella anomala</i> (Bruch y Schimp.) Limpr.	CR
<i>Tortella alpicola</i> Dixon	EN
<i>Amblyodon dealbatus</i> (Hedw.) P. Beauv.	VU
<i>Amphidium lapponicum</i> (Hedw.) Schimp.	VU
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	VU
<i>Bryum subapiculatum</i> Hampe	VU
<i>Distichium inclinatum</i> (Hedw.) Bruch y Schimp.	VU
<i>Encalypta microstoma</i> Bals.-Criv. y De Not.	VU
<i>Entosthodon muhlenbergii</i> (Turner) Fife	VU
<i>Grimmia atrata</i> Miel. ex Hornsch.	VU
<i>Grimmia mollis</i> Bruch y Schimp.	VU
<i>Hygrohypnum molle</i> (Hedw.) Loeske	VU
<i>Imbribryum mildeanum</i> (Jur.) J.R. Spence	VU
<i>Pohlia andalusica</i> (Höhn.) Broth.	VU
<i>Pohlia bolanderi</i> (Lesq.) Broth.	VU
<i>Pohlia lescuriana</i> (Sull.) Ochi	VU
<i>Pseudotaxiphyllum laetevirens</i> (Dixon y Luisier ex F. Koppe y Düll) Hedenäs	VU
<i>Racomitrium macounii</i> Kindb. subsp. macounii	VU
<i>Sciuro-hypnum glaciale</i> (Schimp.) Ignatov y Huttunen	VU
<i>Syntrichia minor</i> (Bizot) M.T. Gallego, J. Guerra, M.J. Cano, Ros y Sánchez-Moya	VU
<i>Tortula viridifolia</i> (Mitt.) Blockeel y A.J.E. Sm.	VU
<i>Weissia wimmeriana</i> (Sendtn.) Bruch y Schimp.	VU
<i>Anacolia menziesii</i> (Turner) Paris	NT
<i>Bryum valparaisense</i> Thér.	DD
<i>Fissidens rufulus</i> Bruch y Schimp.	DD
<i>Hygrohypnum styriacum</i> (Limpr.) Broth.	DD
<i>Hymenoloma mulahaceni</i> (Höhn.) Ochyra	DD
<i>Pseudoleskeella rupestris</i> (Berggr.) Hedenäs y L. Söderstr.	DD
<i>Tortula bolanderi</i> (Lesq. y James) M. Howe	DD



Figura 1. Fotografías de los dos únicos pliegos de herbario conocidos de *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Ångstr., procedentes de Sierra Nevada y custodiados en el Herbario del Real Jardín Botánico de Madrid, testigos de su presencia en el área a comienzos del siglo XIX y que fueron recolectados por Simón de Rojas Clemente y Rubio: a la izquierda, MA-MUSCI 12418 (Pórtugos) y a la derecha, MA-MUSCI 12534 (Dehesa de Camarate). Actualmente la especie se considera extinta en el macizo nevadense.

y que varias búsquedas específicas del mismo entre los años 2002 y 2005 resultaron infructuosas, por lo que se considera extinto en este territorio, aunque su categoría en el contexto español peninsular sea CR.

El mapa que se presenta con las localidades que cumplen este primer criterio (Figura 2a) es preliminar, pues para su elaboración sólo se ha considerado el listado del contexto español peninsular, a la espera del listado europeo de la ECCB. Además, sólo quedan recogidas aquellas citas sobre las que se posee una referencia geográfica lo suficientemente precisa como para poder asignarle una coordenada UTM de 1 km de lado. Con estas limitaciones, un total de 38 cuadrículas de 1 km² albergan al menos una especie catalogada en este contexto: 25 cuadrículas con una, 10 con dos a tres y 3 con más de tres especies. Las zonas más destacables bajo este criterio se encuentran en las altas cumbres, por encima de los 2800 m, como los alrededores del pico Veleta, el Corral del Veleta, las cabeceras de los ríos Guarnón y San Juan, el Embalse-Laguna de las Yeguas, el Collado y la Laguna de la Mosca, la Laguna del Peñón Negro y los Lagunillos del Ma-

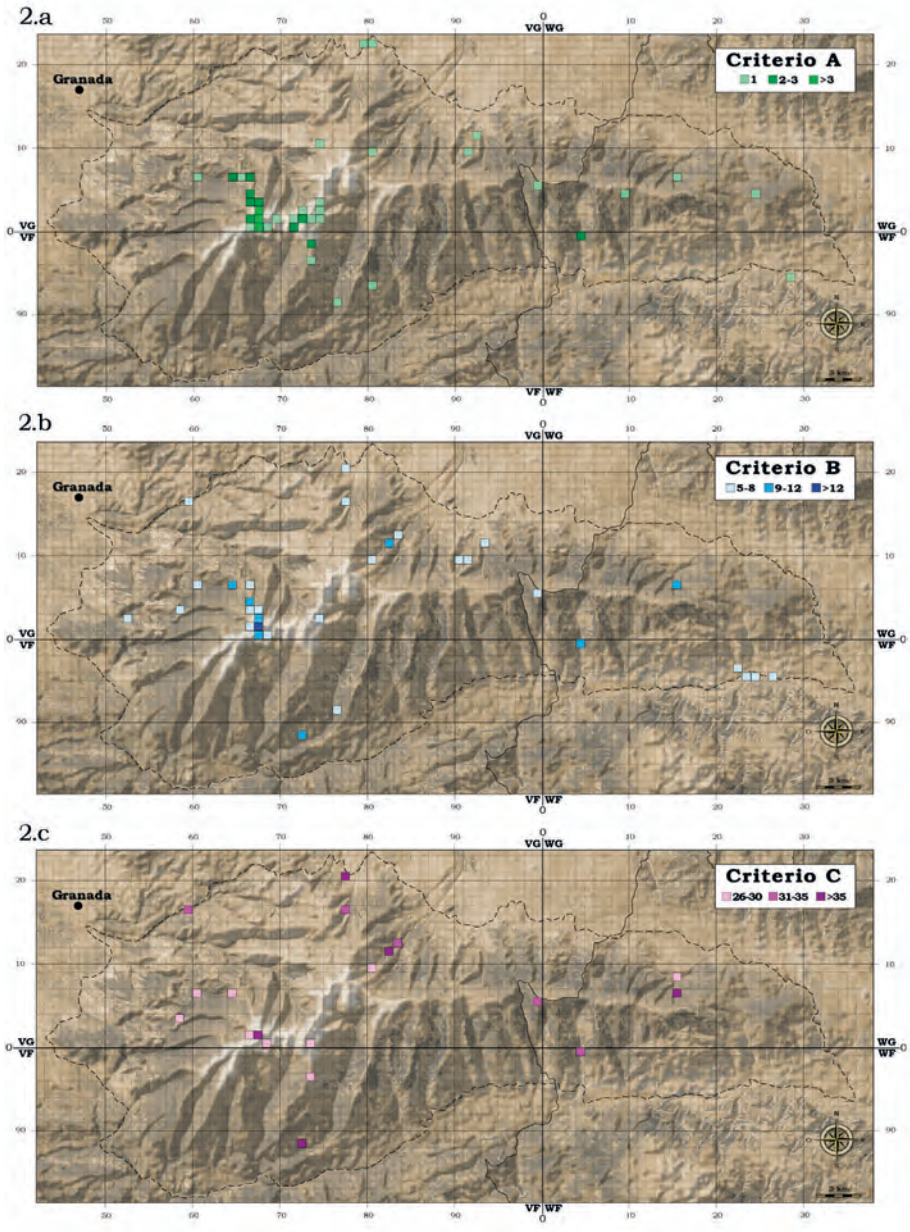


Figura 2. Mapas de Sierra Nevada donde se indican las cuadrículas UTM (30S) de 1 km de lado que cumplen en diferentes grados los criterios A (2.a), B (2.b) y C (2.c) para la designación de «Áreas Importantes para los Briófitos» (IBra) en el territorio. Línea continua: límite provincial. Línea discontinua: límites de Sierra Nevada.

jano. En la franja de 2400-2500 m destacan los Peñones de San Francisco, la Hoya de La Mora y el Barranco del río San Juan y, por debajo, a 1200-1300 m, es reseñable el Barranco de Las Amoladeras.

CRITERIO B): GRADO DE ENDEMICIDAD Y DE RAREZA ESPECÍFICA

Mientras que es bien conocida la alta proporción de especies endémicas existente entre la flora vascular en España y en particular en Sierra Nevada, el grupo biológico de los briófitos destaca por no presentar tan frecuentemente este patrón de distribución restringida. Hasta tal punto esto es así, que sólo seis especies se consideran endémicas de la España peninsular y balear (Infante et al., 2017), ninguna de las cuales se encuentra en el territorio de Sierra Nevada. Ampliando el contexto geográfico de endemidad, aparecerían en Sierra Nevada: *Pseudotaxiphyllum laetevirens* (Dixon y Luisier ex F. Koppe y Dull) Hedenäs, endémico iberomacaronésico, *Orthotrichum macrocephalum* F. Lara, Garilleti y Mazimpaka, endémico mediterráneo y *Orthotrichum ibericum* F. Lara y Mazimpaka y *Syntrichia minor* (Bizot) M.T. Gallego, J. Guerra, M.J. Cano, Ros y Sánchez-Moya, endémicos europeos. Por tanto la condición de endemismo no resulta un criterio útil aplicable en este contexto.

Respecto a la rareza de las especies existen muchas definiciones y tratamientos, por lo que, a la espera de estudios más profundos en este sentido se ha aplicado el concepto de acuerdo con el criterio simplificado de Huarte (2001): un taxón es considerado «muy raro» cuando se encuentra tan sólo en 1 localidad, mientras que lo es como «raro» si se encuentra en 2 a 10 localidades, tomando como tal una cuadrícula de 1 km². Así, la rareza específica de cada localidad se indica a través del número que refleja el total de taxones en las categorías de «raro» o «muy raro» en el territorio. Los briófitos son comúnmente raros, por lo que no es de extrañar que un 38% del catálogo de Sierra Nevada corresponda con especies raras (31%) o muy raras (7%), cifras que son similares a las de otras áreas geográficas cercanas. No obstante, no existen datos cuantitativos sistemáticos sobre el número de individuos o de poblaciones en las localidades y se da el caso de algunas que siendo raras, sin embargo, resultan localmente abundantes.

Para la elaboración del mapa correspondiente (Figura 2b) las localidades consideradas han sido aquellas en las que se estima un esfuerzo de muestreo homogéneo, por lo tanto se ha aplicado el criterio de un modo restrictivo para garantizar la comparabilidad de los datos. Es llamativo que un 82% de

estas localidades presentan al menos un taxón «raro» o «muy raro». Un total de 99 localidades cuentan con uno a cuatro taxones en estas categorías, 23 con cinco a ocho, 8 con nueve a doce y 1 con más de doce. Se han representado las 32 localidades con una riqueza específica mayor o igual a cinco. Como se aprecia en el mapa, bajo este segundo criterio de rareza específica, en Sierra Nevada resultan muy destacables algunas zonas, tanto por encima de los 2500 m, con la cabecera del Barranco del río Guarnón, los alrededores del Pico Veleta, los Peñones de San Francisco y las zonas altas del Barranco del río San Juan, como en la franja de 1200-1600 m, con el Área Recreativa «Las Rozas», las Chorreras de Fuente Agria de Pórtugos, el Barranco del río Alhorí y el Barranco de Las Amoladeras.

CRITERIO C): GRADO DE RIQUEZA FLORÍSTICA

El conjunto de taxones de briófitos de Sierra Nevada representa aproximadamente un 35% del catálogo de la península ibérica, un 24% del contexto Mediterráneo y un 22% de la brioflora europea, excluyendo la zona macaronésica. Estos datos por sí mismos constituyen un excelente indicador relativo de la riqueza, en número de taxones, que este grupo biológico concentra en el territorio.

Para estimar el grado de riqueza florística específica de cada localidad en Sierra Nevada se ha recurrido al número total de taxones, del mismo modo que en el caso anterior, teniendo solo en cuenta aquellas cuadrículas-localidades en las que el esfuerzo de muestreo fuera comparable. Valores de especial riqueza se han considerado, de acuerdo con el criterio de Draper et al. (2007), cuando el número total de taxones resultara superior a tres quintas partes del valor máximo de riqueza encontrado entre todas las localidades, que ha alcanzado la cifra de 52. En consecuencia, se ha considerado que cumplen el criterio de elevada riqueza específica aquellas localidades con un valor mayor o igual a 31, que representan tan sólo un 6%. En el mapa correspondiente a este tercer criterio (Figura 2c) se han representado las localidades a partir de la mitad del valor máximo, con los siguientes rangos: nueve con 26-30, cinco con 31-35 y cinco con más de 35. Respecto a la riqueza específica en Sierra Nevada resultan especialmente interesantes las siguientes zonas: por debajo de 1000 m, el río Aguas Blancas en las afueras de Quéntar, entre 1200-1500 m, el Área Recreativa «Las Rozas», el Barranco del río Alhorí, los alrededores de la casa forestal «El Posterillo», los alrededores del Arroyo del Fresno, la Dehesa del Camarate, las Chorreras de Fuente Agria de Pórtugos y el Barranco de Las Amolade-

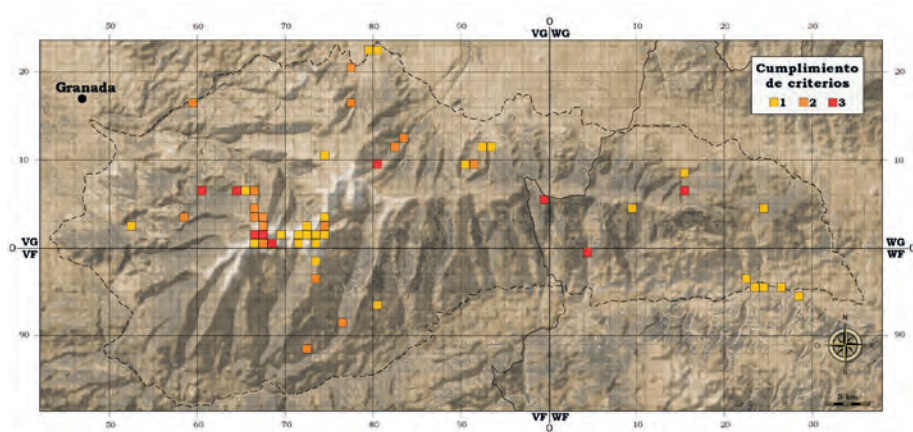


Figura 3. Mapa de Sierra Nevada donde se indican las cuadrículas UTM (30S) de 1 km de lado que cumplen uno, dos o los tres criterios establecidos para la designación de «Áreas Importantes para los Briófitos» (IBrA) en el territorio. Línea continua: límite provincial. Línea discontinua: límites de Sierra Nevada.

ras y por encima de 2000 m, los alrededores del Pico Chullo y la cabecera del Barranco del río Guarnón.

Resultados preliminares y conclusiones

Un total de 54 localidades de Sierra Nevada, entendidas como cuadrículas de 1 km², cumple alguno de los criterios expuestos para su inclusión en «Áreas Importantes para los Briófitos»: A (38 localidades), B (32 localidades) o C (10 localidades). Teniendo en cuenta que los criterios han sido aplicados de un modo restrictivo y con muchas limitaciones metodológicas, es muy posible que futuras aproximaciones amplíen considerablemente este número. Por el momento, 28 localidades cumplen un criterio, 17 cumplen dos y 9 cumplen los tres (Figura 3). Las que cumplen al menos dos de los criterios (Tabla 3) constituyen una selección imprescindible de aquellas zonas que necesariamente formarán parte de las definitivas IBrA, áreas en este momento de límites difusos, que se agruparán al menos por proximidad geográfica y afinidades ecológicas, de modo que resulten unidades de gestión coherentes. Contrariamente a lo que podría pensarse en un primer momento, entre estas 26 existe un amplio rango altitudinal, entre 900 y 3200 m, y no se concentran únicamente en las zonas de altas cumbres,

Tabla 3. Relación de las 26 localidades que cumplen al menos dos de los tres criterios para la designación de «Áreas Importantes para los Briófitos» (IBrA) en Sierra Nevada, ordenadas altitudinalmente.

UTM (30S)	ALTITUD (m)	LOCALIDAD (provincia, término municipal)	CRITERIO		
			A	B	C
VG5916	895-965	Afuera de Quéntar, río Aguas Blancas (Gr, Quéntar)		●	●
WG1506	1200	Área Recreativa «Las Rozas» (Al, Abruena)	●	●	●
VG7720	1227	Alrededores del Arroyo del Fresno (Gr, Lugros)		●	●
VF7288	1268-1300	Pueblo de Pórtugos y Chorreras de Fuente Agria (Gr, Pórtugos)		●	●
WF0499	1278	Barranco de Las Amoladeras (Al, Paterna del Río)	●	●	●
VF7691	1300	Alrededores del Barranco de Los Alisos (Gr, Trevélez)	●	●	
VG7716	1393	Dehesa del Camarate, río Alhama (Gr, Lugros)		●	●
VG8312	1500	Alrededores de la casa forestal «El Posterillo» (Gr, Jérez del Marquesado)		●	●
VG8211	1543	Barranco del río Alhorí (Gr, Jérez del Marquesado)		●	●
VG6006	1600-1720	Alrededores del Convento de San Jerónimo, río Monachil (Gr, Monachil)	●	●	●
VG5803	1744-1895	Alrededores del Cerro Trevenque (Gr, Monachil)		●	●
VG9109	1763	Barranco de Benabre (Gr, Aldeire)	●	●	
VG8009	1983	Barranco del río Alhorí (Gr, Jérez del Marquesado)	●	●	●
VG9905	2127	Alrededores del Pico Chullo (Al, Bayárcal)	●	●	●
VG6406	2400-2450	Peñones de San Francisco (Gr, Güéjar-Sierra)	●	●	●
VG6604	2450	Barranco del río San Juan (Gr, Monachil)	●	●	
VF7396	2480-2710	Alrededores del Mirador de Trevélez (Gr, Trevélez)	●		●
VG6606	2499	Hoya de La Mora (Gr, Güéjar-Sierra)	●	●	
VG6703	2788-2898	Cabecera del Barranco del río San Juan (Gr, Güéjar-Sierra)	●	●	
VG6603	2800-2857	Cabecera del Barranco del río San Juan (Gr, Güéjar-Sierra)	●	●	
VG6601	2861-2930	Embalse-Laguna de Las Yeguas (Gr, Dílar)	●	●	●
VG6800	2880-3044	Laguna de Aguas Verdes (Gr, Capileira)	●	●	●
VG7402	2950	Tajos del Goterón (Gr, Trevélez)	●	●	
VG6701	3000	Cabecera del Barranco del río Guarnón (Gr, Güéjar-Sierra)	●	●	●
VG6700	3050-3200	Alrededores del Veleta (Gr, Capileira)	●	●	
VG6702	3126-3158	Alrededores del Veleta (Gr, Dílar)	●	●	

sino que reparten de manera equitativa por encima y por debajo de la línea de los 2000 m. También resulta destacable que de las localidades que cumplen los tres criterios, un tercio se encuentra en la provincia de Almería. En cuanto a la tipología de sustrato, en esta selección están representados tanto los suelos silíceos como los calizo-dolomíticos.

Es necesario remarcar que la delimitación de áreas importantes es sólo un paso de la larga cadena de actuaciones que debería llevar a la protección real de los ecosistemas frente a los riesgos que amenazan la continuidad de las poblaciones en el tiempo. Se han de articular medidas concretas sobre las que los gestores de los espacios protegidos puedan realizar evaluaciones de logros efectivos. Los briófitos presentan características biológicas que los hacen más vulnerables a cambios ambientales que otros tipos de plantas, entre otras causas, por su gran dependencia de la humedad de su microclima, si bien es cierto que algunos de ellos hacen gala de una alta tasa de reproducción clonal. La conservación de los briófitos va ineludiblemente unida a las actuaciones que se logren desarrollar para otros seres vivos y para el conjunto de los hábitats. De acuerdo con Hallinback y Tan (2010), son tres las principales líneas de trabajo que deben llevarse a cabo respecto a la conservación de los briófitos: incrementar el conocimiento científico, desarrollar acciones educativas y de concienciación en los ciudadanos y transformar el conocimiento en medidas prácticas de conservación.

Para concluir, se proponen las siguientes 10 medidas, que parcialmente ya han sido indicadas en relación a plantas vasculares: (1) velar por la aplicación de la legislación vigente que ampara a los vegetales que se encuentran en el ámbito del Espacio Natural de Sierra Nevada, especialmente en materia de urbanismo y nuevas infraestructuras; (2) hacer un seguimiento de las especies amenazadas, mediante la utilización de muestreos adecuados que permitan dilucidar la evolución de sus poblaciones; (3) recuperar y restaurar los hábitats donde viven las especies amenazadas; (4) controlar los impactos antropozoógenos, particularmente los derivados del turismo en sentido amplio y las actividades agrícolas y ganaderas; (5) mantener el régimen hídrico y controlar la contaminación de las aguas; (6) realizar actividades de prevención de incendios; (7) controlar exhaustivamente la recolección de plantas, especialmente en la época navideña; (8) fomentar el mantenimiento de esporas y propágulos en cultivos *in vitro*, así como explorar opciones de conservación *ex situ*; (9) fomentar la investigación de la información genética de las poblaciones y (10) promover labores de divulgación científica y concienciación ciudadana sobre la importancia de los briófitos en los ecosistemas.

Agradecimientos

La autora desea expresar su agradecimiento a la Dra. Rosa M^a Ros, de la Universidad de Murcia, por su inestimable ayuda en el desarrollo del presente trabajo. Este estudio ha sido realizado con financiación parcial del Ministerio de Ciencia y Educación (AP2001-0304) y del Ministerio de Ciencia e Innovación (BOS2000-0296-C03-01, REN2003-00766 y CGL2011-22936/BOS).

Historia biogeográfica de la flora de Sierra Nevada

Francisca Alba-Sánchez¹, Antonio González-Hernández¹
y José Antonio López-Sáez²

Resumen

La diversidad vegetal de Sierra Nevada es resultado de múltiples procesos que han determinado que se haya producido la sucesión continuada de contingentes florísticos y comunidades vegetales de diverso origen a lo largo de su historia geológica. Gran parte de la flora actual de Sierra Nevada proviene de latitudes septentrionales de Europa (elementos arctoterciarios), cuando aún los materiales que dieron lugar al macizo nevadense estaban unidos al este de la placa Ibérica en el Oligoceno, lejos de su emplazamiento final al sur de Iberia. A finales de este período, y durante todo el Mioceno, el clima inicia una tendencia hacia la aridez y enfriamiento global que provoca la extinción de parte de la flora paleotropical de Iberia, y su progresiva sustitución por la flora arctoterciaria. Es cuando la vegetación del sureste peninsular se enriquece en elementos sabanoides, quedando relegados los bosques siempreverdes y semidecíduos a las zonas de mayor disponibilidad hídrica. La alta montaña nevadense es ocupada por cinturones de coníferas, mientras que por la franja costera y lagunas salobres se distribuyen los manglares. La desecación parcial del Mediterráneo durante la crisis del Messiniense promueve la creación de puentes que constituyen importantes rutas migratorias para especies irano-turánicas y saharo-síndicas. Tras la apertura del Estrecho de Gibraltar en el Plioceno, se consolida la estacionalidad propia del clima mediterráneo, que dio lugar a una vegetación muy similar en estructura a la actual. Finalmente, el Cuaternario supone la culminación del lento proceso de enfriamiento iniciado en el Terciario, durante el cual la alternancia de períodos glaciales e interglaciales proporciona refugio a táxones arctoterciarios e induce la extinción de los últimos elementos paleotropicales. La reciente recuperación climática del Holoceno supuso la expansión de bosques de frondosas del género *Quercus*.

1. Departamento de Botánica, Universidad de Granada

2. Instituto de Historia, CSIC, Madrid.

Autor para correspondencia: falba@ugr.es

Palabras Clave: eventos climáticos, extinciones, procesos geológicos, refugios, sucesión de floras.

Introducción

La cuenca mediterránea es uno de los principales puntos calientes de diversidad vegetal del mundo, con una tasa de endemidad excepcional, reuniendo alrededor del 10% de la riqueza florística mundial en apenas el 1,6% de su superficie. Ésta es el resultado de factores ambientales y de procesos históricos que han determinado la convivencia de táxones de orígenes muy dispares. Al ser una zona de transición, entre los bosques templados europeos y los territorios áridos/semiáridos norteafricanos, comparte numerosas especies propias de ambos territorios; sin bien, la propia existencia del mar Mediterráneo, un vestigio del mar de Tethys, ha supuesto una barrera infranqueable frente a las migraciones provocadas por los cambios del clima a lo largo de la historia geológica, que ha llevado a la extinción y sustitución de numerosos grupos. A pesar de ello, la heterogeneidad topográfica de la cuenca mediterránea ha permitido que las poblaciones de numerosas especies vegetales sobrevivieran a sucesivas oscilaciones climáticas buscando protección en determinadas áreas refugio, o experimentando desplazamientos altitudinales facilitados por la orografía regional (Carrión, 2002).

Sierra Nevada es un destacado exponente en este contexto gracias a su posición estratégica y amplio gradiente topoclimático. Ciertamente, ha constituido uno de los territorios más significativos para salvaguardar la biodiversidad mediterránea, ya que en ella han encontrado refugio numerosas especies vegetales que consiguieron sobrevivir durante las etapas más críticas, generalmente áridas y frías asociadas a periodos glaciares, del Cuaternario. Sin embargo, las señales aportadas por el registro fósil indican que el paisaje vegetal de las Béticas ha sido espacial y temporalmente muy dinámico, evolucionando frente a factores sumamente variados, a menudo interrelacionados entre sí. Factores como la tectónica de placas, la variabilidad climática, las características geomorfológicas intrínsecas de este territorio, el impacto humano, así como las relaciones interespecíficas han determinado que se haya producido la sucesión continuada de contingentes florísticos y comunidades vegetales de diverso origen a lo largo de millones de años. Aunque esta dinámica se ha desarrollado de una forma más o menos gradual, la existencia de eventos climáticos o geológicos puntuales han marcado cambios bruscos en la historia biogeográfica de la región.

Durante las últimas décadas se ha asistido a un ingente esfuerzo en aumentar la capacidad para interpretar la actual crisis ambiental, especialmente en la predicción del impacto que el cambio global podría tener sobre la distribución de las especies. Sin embargo, para definir correctamente dicho impacto resulta crítico entender la respuesta que tanto los ecosistemas, como las especies vegetales de Sierra Nevada ofrecieron a la variabilidad climática. Esta aproximación requiere una perspectiva temporal extensa, que puede lograrse a través de la incorporación de registros paleoecológicos, arqueológicos o documentales. Las fluctuaciones climáticas del pasado han dejado una huella histórica y genética en la estructura de las poblaciones, que proporciona una aproximación más o menos fidedigna de la sensibilidad de estos elementos frente a oscilaciones climáticas en relación con la predicción de futuros cambios. La contribución de la paleoecología a la ecología moderna está siendo fundamental en la comprensión de algunos aspectos de los ecosistemas. Los restos biológicos presentes en los registros sedimentarios (turberas, lagos, lagunas, yacimientos arqueológicos, etc.) son además la principal fuente de información que permite validar los modelos de comportamiento a largo plazo, fundamentalmente los relacionados con el clima.

En definitiva, se repasarán los principales eventos que han ido marcando los paisajes de Iberia durante los últimos 70 Ma. Se hará mención específica de la dinámica vegetal del sur peninsular o de Sierra Nevada cuando dispongamos de evidencias fósiles y datos concretos en estas latitudes. Este sesgo en el registro fósil nos obliga a aproximarnos al origen de la flora y vegetación de Sierra Nevada a través de la paleobiogeografía a escala regional y, en determinadas ocasiones, a eventos ocurridos a nivel global. En cualquier caso, no debemos olvidar que la fisiografía de Sierra Nevada es relativamente reciente y que su particular clima mediterráneo ha estado vigente tan sólo durante los últimos 3 Ma.

De la Era Mesozoica (250-65,5 Ma) al periodo Paleógeno (65,5-23 Ma) del Cenozoico

Durante la era Mesozoica se asiste una progresiva disgregación del supercontinente Pangea en masas continentales que se agrupan en dos unidades de mayor entidad, Gondwana en el hemisferio sur y Laurasia hacia el norte, separadas por el mar de Tethys. En el intervalo que va desde el Cretácico Superior hasta el Eoceno Inferior (70-50 Ma), Iberia era una placa independiente situada entre Laurasia y Gondwana, en una posición más cercana al

ecuador terrestre que en la actualidad. Las únicas áreas emergentes eran los macizos Hespérico, Catalano-Provenzal y Ebro, rodeadas por el océano Atlántico y el mar de Tethys. Los materiales que darían lugar a Sierra Nevada estaban sedimentándose al este de Iberia en diferentes cuencas occidentales del mar de Tethys (Martín et al., 2008).

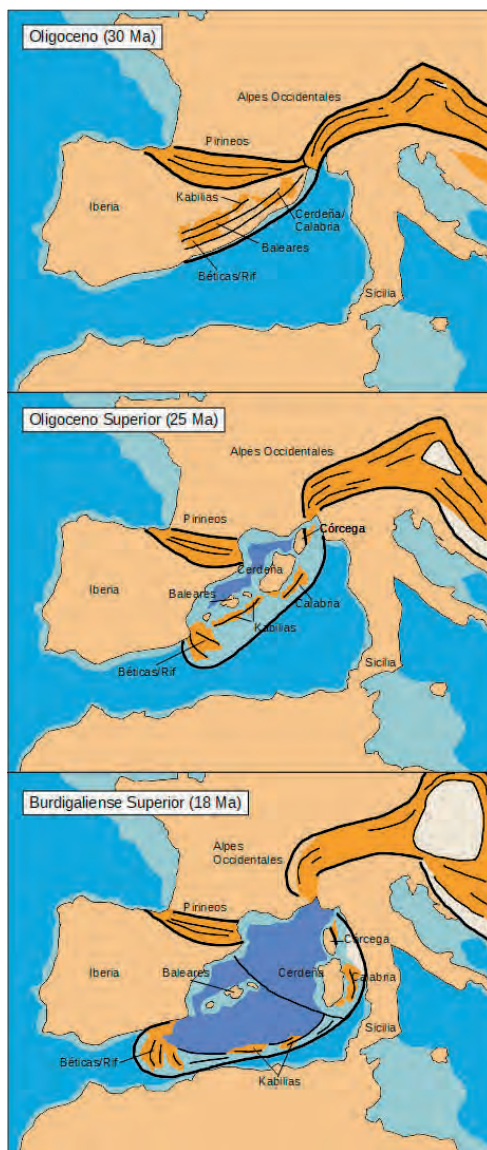
En las primeras fases de la era Cenozoica, entre el Paleoceno y la primera etapa del Eoceno, es decir, durante el Paleógeno Inicial (65,5-48,6 Ma), el planeta estuvo cubierto de bosques. La vegetación no difirió mucho de la documentada a finales del Cretácico, aunque fue cambiando gradual y continuamente, desarrollándose una flora de tipo paleotropical bajo un clima cálido y húmedo, dominada por especies de las familias Lauraceae, Fagaceae, Ebenaceae, Juglandaceae, etc., que configuraban bosques siempreverdes ricos en pteridófitos. Las costas del mar de Tethys, entretanto, eran habitadas por manglares de *Nypa* (Barrón, 2003; Barrón et al., 2010). Es interesante señalar que los bosques del Paleoceno fueron la cuna en la que se asentaron muchos géneros de los que existen hoy.

Sin embargo, a partir del Eoceno Final las condiciones climáticas experimentaron una tendencia creciente hacia la aridez y la disminución brusca de la temperatura, lo que condujo a la continentalización de muchas zonas euroasiáticas. Este proceso culminó en la transición Eoceno-Oligoceno (48,6-23,03 Ma) con la aparición de la capa de hielo en la Antártida. En el caso de Iberia, estos hechos supusieron la desaparición de numerosos géneros paleotropicales a medida que el clima cálido y húmedo anterior fue desvaneciéndose por la separación definitiva de la Antártida de los continentes sudamericano y australiano; dando origen así a la corriente fría circumpolar antártica que ayudó a que se acumulase hielo en el continente austral, que no solo desencadenó un enfriamiento general, sino también el descenso del nivel de mar en unos 25 m (Uriarte, 2003).

La placa africana colisionaría con la ibérica facilitando la formación de los principales sistemas montañosos de la meseta ibérica orientados de este a oeste. Este empuje hacia el norte provocó al fin la conexión de Iberia al resto de Europa durante el Oligoceno hace 29 Ma. En este contexto, la subducción de la litosfera oceánica del Tethys occidental, frente a las placas Ibérica y la Provenza, generó una inestabilidad estructural que inició la escisión de una gran porción continental que, en un proceso de divergencia, dio lugar a un cinturón de microplacas que serían el origen de Córcega, Cerdeña, Calabria, Baleares, la Kabilia, las Cordilleras Béticas y el Rif (Rosenbaum et al., 2002) (Figura 1). Es en este punto, cuando los materiales de las Cordilleras Béticas comienzan a comprimirse y superponerse y, consecuentemente, a metamorfizarse.

Figura 1. Reconstrucción de la evolución tectónica del Mediterráneo Occidental desde el Oligoceno (30 Ma) (adaptado de Rosenbaum et al., 2002).

La marcada estacionalidad y un régimen de incendios recurrente fueron las razones que motivaron la gran diversificación que sufrieron los pinos (*Pinus spp.*) entre la fase final del Paleógeno, el Oligoceno (33,9-23,03 Ma), y la primera etapa del Neógeno, el Mioceno (23,03-5,33 Ma), ocupando nichos ecológicos ciertamente estresantes. La transición entre estos dos periodos, hace 23 Ma, se caracterizó por un periodo de enfriamiento muy acusado que duró unos 200 mil años aproximadamente, al que siguieron otras crisis climáticas intermitentes de menor magnitud. En conclusión, con el enfriamiento global, en la península ibérica se extingue una parte importante de la flora paleotropical, a la vez que comienzan a incorporarse elementos de la flora arctoterciaria procedente del norte de Europa (*Alnus*, *Castanea*, *Salix* y *Ulmus*, en una primera oleada; y posteriormente *Abies*, *Acer*, *Carpinus*, *Celtis*, *Cornus*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Ostrya*, *Picea*, *Populus*, *Sambucus*, *Tsuga* y *Zelkova*) (Postigo et al., 2010). En cualquier caso, es importante señalar que ambas floras, paleotropical y arctoterciaria, coexistirían durante cierto tiempo; aunque poco a poco, la segunda empezó a sustituir progresivamente a la primera, y aunque se produjeron extinciones lo



cierto es que esta sustitución, al menos en la península ibérica, se llevó a cabo de una manera pausada y tuvo lugar fundamentalmente en un periodo posterior, a lo largo del Neógeno.

El frío general y la mayor aridez propiciarían también la extensión de bosques de tipo sabanoide, con predominio de las leguminosas, a la vez que empiezan a desarrollarse los bosques esclerófilos de hoja perenne en situaciones de mayor disponibilidad hídrica. Los bosques siempreverdes son, entonces, desplazados a áreas de montaña próximas a la costa donde la humedad y la temperatura le son propicias. Estos bosques de laurel con representantes de Lauraceae, Fagaceae, Ebenaceae, Juglandaceae, Myrtaceae, Sapindaceae, Anacardiaceae, Cupressaceae, Fabaceae y Rhamnaceae serán, a la postre, la fuente generadora de una gran parte de la flora mediterránea ibérica (Arroyo et al., 2004; Barrón, 2003; Barrón et al., 2010).

Periodo Neógeno: época Mioceno (23,03-5,33 Ma)

Hacia el final del Oligoceno emergen los Pirineos, la Cordillera Cantábrica y el Sistema Ibérico, y se conforman las grandes cuencas interiores con sistemas lacustres donde se alterna la sedimentación de carbonatos y evaporitas, principalmente. En la primera parte del Mioceno, el norte peninsular ya presenta una configuración muy similar a la actual, mientras que el sur aún sufrirá cambios fisiográficos muy notables. El empuje entre placas provoca el desenterramiento de las capas más profundas de Sierra Nevada, y en el Burdigaliense (Mioceno Medio, 18 Ma), tras un largo desplazamiento en la cuenca de Alborán durante el proceso de divergencia, el islote precursor de Sierra Nevada y Los Filabres se sitúa frente al sur de Iberia. Otras islas e islotes se aglomeran en la conexión entre el Atlántico y el Mediterráneo donde se conforman numerosos estrechos gracias a los cuales se compensa parcialmente el déficit hídrico del Mediterráneo. Una de estas islas es la formada por el arco de Gibraltar que une parte de las Cordilleras Béticas con el Rif (Martín et al., 2008; Rosenbaum et al., 2002) (Figura 1).

Durante la primera mitad del Mioceno se elevan de nuevo las temperaturas y el sureste de la península bérica estaría bajo la influencia de un clima subtropical monzónico, con precipitaciones máximas en verano y temperaturas que rondarían los 15-21°C (Uriarte, 2003). El registro polínico de este periodo indica que la vegetación del sureste peninsular se organizaba en complejos mosaicos (Jiménez-Moreno et al., 2010; Figura 2). Las zonas interiores expuestas a los ambientes más xéricos consistirían en una sabana



Figura 2. Estructura vegetal tipo durante el Mioceno (8 Ma). Manglares y sufrutices halófilos en la costa, vegetación de tipo sabanoide en las planicies, higrófilos y taxoides en las zonas pantanosas, bosques de laurel y quercíneas perennes en los refugios montañosos más termófilos y con disponibilidad hídrica, bosques mixtos semidecíduos en media montaña, y bosques de coníferas de alta montaña (según Jiménez-Moreno et al., 2010).

con vegetación arbolada abierta dominada por *Acacia* y *Prosopis*, en un entorno estepario de Poaceae, Chenopodiaceae y Asteraceae, donde abundarían elementos subdesérticos herbáceos (*Neurada*, *Lygeum* y *Nitraria*) y arbustivos (*Ephedra*). Los bosques siempreverdes de *Taxodium*, *Myrica*, *Rhus*, Theaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, Sapotaceae, etc., encontrarían refugio en las montañas donde compartirían el espacio, en ocasiones formando ecotonos, con los bosques mixtos semidecíduos que albergaban *Quercus*, *Engelhardia*, *Platicarya*, *Carya*, *Fagus*, *Liquidambar*, *Parrotia*, *Carpinus*, *Acer*, *Celtis*, *Zelkova*, etc. Las zonas más elevadas estarían ocupadas por cinturones diferenciados de coníferas con *Cathaya*, *Tsuga*, *Sciadopitys* y *Cedrus*, en media montaña, y *Abies* y *Picea*, en las zonas más altas. Las áreas costeras y lacustres con aguas salobres estaban ocupadas por manglares de *Avicennia*, acompañados por comunidades constituidas por plantas halófitas (Chenopodiaceae, Plumbaginaceae, *Tamarix*, etc.) (Jiménez-Moreno et al., 2010).

La segunda parte del Mioceno, que se inicia hace unos 14 Ma, es climáticamente contraria a la primera; el hielo continental aumenta en la Antártida y las temperaturas se desploman (Uriarte, 2003). En las Béticas, la isla que conforman Sierra Nevada y Los Filabres se une con otros relieves situados al norte, y se configuran las cuencas intramontañosas. Como consecuencia de su progresivo levantamiento, se descubren los materiales más antiguos de Sierra Nevada (Tortonense-Messiniense, 8 Ma; Figura 3). Con posterioridad (7 Ma), el Mediterráneo se retira de las cuencas norte y sur de Sierra Nevada; emergen Tejeda y Almirajara en el oeste, y Contraviesa y Lújar

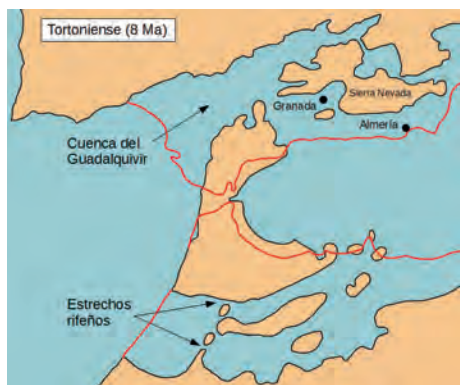


Figura 3. Tortonense (8 Ma). Gran parte de las islas que conforman las Cordilleras Béticas se unen progresivamente al Macizo Ibérico; el Arco Bético-Rifeño se sitúa entre el Atlántico y el Mediterráneo, que aún están conectados a través de varios estrechos a norte y sur (tomado de Martín et al., 2008).

en el sur, formándose el corredor de las Alpujarras (Martín et al., 2008; Rosenbaum et al., 2002). El enfriamiento general determinó el dominio de una vegetación de tipo estepario formada por Asteraceae, Poaceae y elementos xerófitos y halófitos, y salpicada por árboles y arbustos de tipo mediterráneo (*Pinus*, *Quercus*, Oleaceae, *Cornus*, Arecaceae). Las zonas montañosas, más húmedas, constituían el hábitat de especies mesófitas como *Quercus* de hoja decidua, Taxodiaceae, *Myrica* y *Alnus*, y también de *Pinus*, cuya presencia era importante. En la alta montaña bética, los cinturones de coníferas estrechaban su distribución; y en la costa, los manglares de *Avicennia* eran cada vez más escasos (Jiménez-Moreno et al., 2010).

El cierre de los estrechos al norte (Guadalhorce en las Béticas) y sur (Sebou-Muluya en el Rif) del Arco de Gibraltar que comunicaban el mar Mediterráneo con el Atlántico (Figura 3) daría lugar a la crisis del Messiniense (5,96-5,33 Ma) al final del Mioceno, durante la cual el Mediterráneo se desecó parcialmente (Uriarte, 2003), creándose puentes entre África y Europa que constituirían importantes rutas migratorias a escala continental para numerosas especies irano-turánicas y saharo-síndicas, sobre todo integrantes de familias como quenopodiáceas (*Eurotia*, *Salsola*), gramíneas (*Stipa*), compuestas, cistáceas, labiadas, cupresáceas o *Ephedra*. Plantas halófilas de géneros como *Gypsophila*, *Salsola* o *Suaeda*, se extendieron ampliamente aprovechando la salinidad. Aun así, hay muy pocos datos disponibles sobre la vegetación del Messiniense en la península ibérica, y no pueden determinarse cambios florísticos sobresalientes con respecto a periodos precedentes (Tortonense superior) o posteriores (Zancliense). Los únicos géneros tropicales que mostraron sus últimos registros durante el Messiniense fueron miembros de las familias Melastomataceae, Euphorbiaceae (*Ricinus*) y Rubiaceae (*Cephalanthus*) (Postigo-Mijarra et al. 2009).

Periodo Neógeno: época Plioceno (5,38 Ma - 2,59 Ma)

La apertura del Estrecho de Gibraltar en el Plioceno Inferior (5,33 Ma) restablece la conexión entre el Atlántico y el Mediterráneo. Se produce la individualización de Sierra Nevada y Los Filabres formándose el corredor de Abla, y emergen las cuencas marinas interiores que pasan a comportarse como cuencas continentales (Martín et al., 2008). Tras varias crisis climáticas de aridez y frío a lo largo del Plioceno, se consolida la estacionalidad propia del clima mediterráneo, con la presencia de un período estival seco (3,2 Ma) (Uriarte, 2003). Esto da lugar a una vegetación mediterránea, muy similar en estructura a la existente en la actualidad, en la que alternarían, en función de la temperatura y la disponibilidad hídrica, las formaciones de tipo boscoso con las de tipo estépico (Arroyo et al., 2004). Las zonas boscosas aparecían en áreas con mayor disponibilidad hídrica, y consistían en bosques mixtos de laurel y quercíneas de hoja decidua con elementos arctoterciarios y de tipo mediterráneo (Cupressaceae, *Pinus*, *Quercus*, *Acer*, *Olea*, *Phyllirea*, *Carya*, *Carpinus*, etc.). Los bosques de coníferas (*Pinus*, *Abies* y *Picea*) ocupaban las zonas más elevadas de las áreas montañosas. Con carácter azonal, sobre arenales costeros y algunos materiales detríticos habitaban elementos comunes en la vegetación actual tales como *Olea-Phyllirea*, *Ericaceae* o *Rhamnus* (Jiménez-Moreno et al., 2010).

Durante el Plioceno (3,3-2,7 Ma) se produce la mayor extinción de los táxones de la flora paleotropical y muchos de la arctoterciaria, mientras que otros elementos paleotropicales que ocupaban ambientes azonales se adaptaron a las condiciones de xericidad que el clima mediterráneo les impuso (Morla Juaristi, 2003). Los manglares terminaron de desaparecer, y aunque los bosques de laurel dejaron de existir como tal, gran parte de su flora (*Laurus*, *Rhododendron*, *Prunus lusitanica*, y algunos helechos) encontraron principalmente refugio en la fachada atlántica, donde la temperatura y la disponibilidad hídrica permitió su supervivencia (Postigo-Mijarra et al., 2009).

Periodo Cuaternario: época Pleistoceno (2,58 Ma - 11,7 ka)

El Cuaternario representa la culminación del lento proceso de enfriamiento generalizado en el hemisferio norte, que ya se había iniciado durante el Terciario. En la transición del Plioceno al Cuaternario (últimos 2,58 Ma), las aguas oceánicas entraron en una fase de enfriamiento. La corriente del Golfo, re-

forzada por el cierre del istmo de Panamá, modificó probablemente el clima del Atlántico Norte al desviar hacia allá todo el caudal de la corriente ecuatorial. En el Pleistoceno, el frío fue suficiente para que en las latitudes septentrionales de América y de Europa se formaran espesos mantos de hielo que avanzaban hacia el sur, y cuando éstos alcanzaban su máxima extensión retrocedían hasta desaparecer por completo durante períodos cortos, de unos miles de años, denominados interglaciares. Desde entonces, el clima de la Tierra ha estado marcado por una sucesión continua de glaciaciones y períodos interglaciares. El enfriamiento no se produjo de forma uniforme durante los largos periodos glaciares, sino que existieron episodios milenarios de agudización del frío, denominados estadiales, interrumpido por períodos de brusco calentamiento, interestadiales, en los que las temperaturas continentales y marinas eran incluso superiores a las alcanzadas en los interglaciares. A partir de numerosos trabajos procedentes de muy distintas disciplinas (estudios palinológicos, sedimentológicos, geoquímicos, con diatomeas, foraminíferos, etc.) se calcula que pueden haberse producido hasta un total de 100 oscilaciones climáticas en aproximadamente 2 millones de años (Uriarte, 2003).

Durante todo el Cuaternario, continúa el levantamiento del macizo nevadense. El modelado glacial de las altas cumbres de Sierra Nevada es debido a las últimas glaciaciones del Pleistoceno (Mindel, 260 ka, Riss, 140 ka y Würm, 20 ka), y a eventos fríos más recientes (Younger Dryas, 10 ka, y Pequeña Edad de Hielo, s. XVI a XIX). En el Würm, los hielos descendieron hasta los 2350 m de altitud en la cara sur, donde los glaciares mostraron un mayor desarrollo pese a tener una mayor insolación que en la cara norte. Los períodos interglaciares pudieron ser incluso más cálidos que el actual Holoceno, con un máximo que se alcanzó en el interglaciador Riss-Würm (125-115 ka) (Martín et al., 2008).

Estas oscilaciones climáticas provocaron la reducción del área de distribución o incluso la extinción de numerosos táxones de carácter tropical o subtropical en la península ibérica. Durante el Pleistoceno Inferior (2,58-1,6 Ma) desaparecen *Bumelia*, *Cupressus* y *Zelkova*; algo después, durante la llamada «transición del Pleistoceno Medio» (1,4 Ma), se produce una extinción masiva de géneros que puede atribuirse a un acortamiento del período interglaciador y a un mayor rango en las oscilaciones térmicas. Entre los táxones que desaparecen están *Cathaya*, *Eleagnus*, *Engelhardia*, *Eucommia*, *Keteleeria*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Parrotia*, *Partenocissus*, *Pterocarya*, *Sciadopitys*, *Symplocos*, *Tsuga*, *Taxodiaceae*, *Aesculus*, *Carya*, *Ostrya*, *Mimosaceae* y *Araliaceae* (no *Hedera*). *Cedrus* y *Picea* aún mantuvieron su presencia hasta el último ciclo glaciador. No obstante, la península ibérica se comportó como

refugio para algunos táxones arctoterciarios (*Castanea*, *Ceratonia*, *Carpinus* y *Juglans*). Hay que destacar el papel que jugaron como refugio determinados emplazamientos de pequeña extensión, que bien pudieron ampliar su dominio hasta épocas relativamente recientes (Óptimo Climático del Holoceno, 8-6 ka). En este contexto destaca la singularidad de la supervivencia del género *Laurus* dada la extinción de Lauraceae durante el Plioceno (González-Sampériz et al., 2010; Morla Juaristi, 2003).

En los últimos momentos del Pleistoceno, durante el denominado Tardiglaciario (15-11 ka), se reduce la continentalidad y empiezan a recuperarse las condiciones climáticas, incrementándose progresivamente las precipitaciones y temperaturas. En respuesta a ello, también se recuperó la vegetación arbórea. La rápida restitución de las formaciones forestales durante el Tardiglaciario fue posible gracias a la existencia de numerosos enclaves refugio ubicados en la Béticas (Alba-Sánchez et al., 2010; 2018). Este periodo estuvo marcado por el predominio de *Pinus* en la base de Sierra Nevada, junto con las estepas de *Artemisia*, Poaceae y Chenopodiaceae como elementos locales. En muchos otros puntos de las Béticas, el inicio del Tardiglaciario llevó consigo la expansión de bosques de frondosas del género *Quercus*, tanto caducifolios como perennifolios (Carrión et al., 2003).

Periodo Cuaternario: época Holoceno (11,7 ka - presente)

En el presente Holoceno o última fase interglaciario, últimos 11.700 años hasta la actualidad, el clima se ha caracterizado en términos generales por ser benigno y relativamente estable, con un incremento progresivo de la temperatura. No obstante, el Holoceno ha sido mucho más dinámico a nivel climático de lo inicialmente supuesto, y en su desarrollo temporal la variabilidad climática ha sido muy evidente, así como el advenimiento de cambios climáticos abruptos.

Todos estos hechos se documentan sobremanera en el sureste peninsular, el cual ha presentado oscilaciones térmicas y pluviométricas que han tenido repercusiones detectables en el paisaje vegetal de las Béticas. Las formas más xéricas son reemplazadas por elementos más mesófilos, los pinares que habían caracterizado las épocas frías precedentes ceden terreno a las especies del género *Quercus*, aunque probablemente estos aciculifolios se mantuvieran en los pisos superiores de estas montañas y en algunos enclaves poco favorables para las frondosas. En las zonas más húmedas se enriquecen con elementos como Cyperaceae, *Fraxinus* y *Ulmus* (puntualmente *Be-*

tula). De forma azonal, en las áreas más áridas destaca la presencia de *Juniperus*. En las zonas más altas de Sierra Nevada, el pino (*Pinus* spp.) domina el inicio del Holoceno, pero la baja incidencia de la xericidad durante la estación seca permite, a diferencia de las cotas bajas, la presencia de elementos más exigentes como *Quercus* de hoja decidua y *Betula*, así como de numerosos arbustos (Postigo-Mijarra et al., 2010; Valle-Hernández et al., 2003). Con la llegada de condiciones más secas ca. 5,5 ka comienzan a predominar las formaciones herbáceas y arbustivas en Sierra Nevada, como indica la elevada señal polínica de *Juniperus* y *Artemisia*, y se inicia una regresión de los elementos más mesófilos. Sobre 4 ka atrás, *Betula* termina de desaparecer en los registros de la cara sur de Sierra Nevada.

Los estudios paleoambientales de la turbera de El Padul (Granada), uno de los registros cuaternarios más importantes de Europa occidental, y entre los más reseñables de la península ibérica, han permitido reconstruir la historia de la vegetación y la variabilidad del clima durante el último millón de años de la cuenca de El Padul, en la base de Sierra Nevada. A lo largo de este periodo se han documentado hasta seis episodios áridos entre los que se intercalan cinco más húmedos. Durante las fases secas (1 Ma-800 ka, 630-450 ka, 405-360 ka, 235-170 ka, 135-95 ka, 25-10 ka) se produciría la regresión de las masas forestales y el predominio de una vegetación abierta de pastos de gramíneas y elementos de carácter estépico; mientras que en las fases húmedas (800-630 ka, 450-405 ka, 360-235 ka, 170-135 ka, 95-25 ka) la tendencia sería justamente la contraria, dominando bosques de pinos y de caducifolios así como una rica flora de macrófitos acuáticos.

Los diversos análisis palinológicos emprendidos en El Padul (Menéndez Amor & Florschütz, 1964; Florschütz et al., 1971; Pons & Reille, 1988; Valle-Hernández et al., 2003) también son sumamente significativos a la hora determinar los primeros impactos humanos en la proximidad de Sierra Nevada durante el Holoceno. Estos estudios muestran como durante el VII milenio a.C. la vegetación dominante en este territorio sería un bosque de quercíneas perennifolias relativamente denso, acompañado de otras quercíneas caducifolias en las primeras estribaciones montañosas de Sierra Nevada, siendo frecuentes ciertos elementos mesotermófilos como *Pistacia* u *Olea*. En este marco cronológico no se advierte aún ningún síntoma de antropización del medio (López García & López Sáez, 1994a, 1994b). Este paisaje se mantiene hasta el V milenio a.C., aunque a partir de esta fecha el clima parece ser más térmico, como se desprende de un mayor representación porcentual de acebuche y lentisco. Los indicadores polínicos de antropización son débiles, pero están presentes (*Plantago* spp., Chenopodiaceae, *Rumex* spp., progresión del brezal) desde el 5000 a.C. aproximadamente, in-

crementándose ligeramente durante el IV milenio a.C., haciendo referencia básicamente a cierto tipo de presión pastoral en el entorno inmediato de la turbera (López Sáez et al., 2011).

En la vecina Sierra de Baza, según se desprende del análisis polínico del depósito de la Cañada de los Gitanos (Carrión et al., 2007), un denso pinar, probablemente de pino laricio (*Pinus nigra*), caracteriza la vegetación de esta sierra desde el VII al IV milenio a.C., con una mayor abundancia de elementos mesófilos a mediados del VI milenio a.C. Hay evidencias de presión pastoral en esta sierra desde al menos el 5500 a.C., aunque la gran transformación del paisaje no se produce más que a partir de mediados del III milenio a.C. con la cultura del Argar, cuando se incrementan notablemente los incendios antrópicos y se produce una deforestación manifiesta del pinar y la extensión de pastos.

En definitiva, la aparición del hombre en las Béticas, tanto en Sierra Nevada como en Baza, y su acción sobre los ecosistemas desde mediados del Holoceno, con más hincapié desde hace unos 3700 años, provocó la disminución progresiva de la cobertura arbórea en beneficio de la expansión de especies herbáceas, en muchos casos de pastizales vinculados a la presión pastoral de la alta montaña durante la Prehistoria. El fuego empieza a formar parte importante de la dinámica de la cubierta vegetal nevadense, especialmente en las zonas de baja-media montaña como consecuencia del establecimiento de diversas civilizaciones durante el Calcolítico y la Edad del Bronce, responsables de los impactos que durante la Prehistoria reciente ha tenido en la vegetación de esta montaña mediante el uso de la arboricultura y el pastoreo (Anderson et al., 2011; Carrión et al., 2007).

Fitogeografía de Sierra Nevada e implicaciones para la conservación

Julio Peñas¹, Eva Cañadas¹ y Jesús del Río²

Resumen

Sierra Nevada ha tenido una compleja historia paleoambiental y actualmente presenta unas condiciones climáticas particulares, con alta heterogeneidad de hábitats y aislamiento geográfico, lo que ha producido una gran diversificación de especies y comunidades vegetales. Han ocurrido tres grandes procesos biogeográficos que configuran los patrones de su flora: la preservación de linajes antiguos, el efecto de sumidero biogeográfico por adición y acumulación de elementos debido a migraciones o a vicarianza, y la formación de elementos en distintas fases paleoambientales resultando ser un importante centro de endemismos. Se presentan cinco sectores biogeográficos, cuatro pertenecientes a la provincia Bética y uno a la provincia Murciano-Almeriense, con territorios que albergan especies exclusivas y diferenciales de cada unidad biogeográfica. Identificamos lo que denominamos *nano-hotspots* según la riqueza en especies endémicas béticas, con 23 cuadrículas (1 km²) que contienen al menos el 5% de los endemismos béticos, es decir, el 0,07% de la superficie regional alberga el 30% de la flora endémica. La localización de pequeñas áreas que concentran una alta proporción de especies clave para la conservación es esencial en la toma de decisiones en gestión del medio natural. Además, comprobamos que la riqueza en endemismos aumenta con la altitud, la precipitación anual, la precipitación en el período más seco y la baja temperatura, lo cual pone de manifiesto la gran amenaza que supone el cambio climático para la flora nevadense y mediterránea en general. Comprender los procesos que afectan a los patrones biogeográficos debido a los cambios ambientales futuros es de gran interés para el monitoreo, la gestión y la conservación de la flora de Sierra Nevada.

Palabras clave: aislamiento; cambio climático; encrucijada biogeográfica; *hotspots* de biodiversidad; especiación; refugios; unidades biogeográficas.

1. Departamento de Botánica, Universidad de Granada
2. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible, Junta de Andalucía
Autor para correspondencia: jgiles@ugr.es

Introducción

A lo largo de la Historia Natural de la Tierra, los controles ambientales sobre la biodiversidad no han sido estáticos en el tiempo y han experimentado grandes cambios a distintas escalas espaciales. Efectivamente, los procesos biogeográficos han ido modificándose con el tiempo y en el espacio, lo cual ha originado dinámicas diversas sobre la distribución geográfica de especies y comunidades, resultando de esta forma los distintos patrones biogeográficos de biodiversidad en el planeta. La distribución geográfica de los táxones es el elemento fundamental de todo análisis biogeográfico (Lomolino et al., 2010), siendo el área o espacio geográfico concreto que incluye todas localidades de presencia resultado de la historia filogenética y espacio-temporal. Los procesos biogeográficos han provocado diversos tipos de eventos sobre la biodiversidad, como extinción (local o global), pero también especiación, diversificación y adaptación poblacional, así como procesos de vicarianza o procesos de dispersión, como migraciones (dispersiones a larga distancia) o expansiones graduales de las áreas de distribución. Es interesante poder usar el conocimiento adquirido debido a procesos biogeográficos pasados para predecir mejor los ajustes espaciales de los hábitats, comunidades y especies (Crisci, 2001). De esta manera, es importante conocer los procesos y los patrones biogeográficos actuales, pasados y futuros para llevar a cabo una adecuada gestión, protección y uso sostenible de los recursos naturales y la conservación de la biodiversidad.

La identificación de zonas ricas en biodiversidad es esencial para centrar los esfuerzos en conservación, en este sentido, Myers (1988) definió el concepto de *hotspot* (punto caliente) de biodiversidad para nombrar a áreas caracterizadas por excepcionales concentraciones de especies con altos niveles de endemidad y que están experimentando un rápido deterioro. La Cuenca Mediterránea es un importante centro de diversidad vegetal y endemismo, uno de los 34 *hotspots* o puntos calientes de biodiversidad del planeta (Mittermeier et al., 2005). La compleja historia geológica y paleoclimática de los últimos millones de años (Rosenbaum et al., 2002) ha determinado la estructura y composición de la vegetación y flora mediterránea, ha contribuido a configurar la distribución geográfica de las especies vegetales, y ha modelado la variabilidad genética de las mismas (Thompson, 2005; Médail y Baumel, 2018). En la parte occidental de la región Mediterránea, las áreas de máxima biodiversidad coinciden notablemente con el «macizo protoliguriano» y el «cinturón orogénico» (Médail y Quézel, 1997), que se extendió desde los Alpes hasta las montañas béticas durante el Oligoceno (ver Deep Time Maps, 2018). La distribución actual de la biodiversi-

dad es fruto de los eventos paleoambientales (geológicos y climáticos) ocurridos a partir del Mioceno, especialmente a partir del Messiniense, durante el Plioceno con el establecimiento de táxones típicamente mediterráneos, durante el Pleistoceno con el efecto variado de los periodos glaciares-interglaciares, aunque menor que en otras regiones templadas (Nieto Feliner, 2014), y con la actual heterogeneidad ambiental desde el Holoceno. El devenir del paso del tiempo ha producido variados efectos estocásticos sobre la distribución espacial de las poblaciones de las plantas, que han dejado huellas genéticas, extinciones locales y, en definitiva, han sido motor evolutivo en la flora del Mediterráneo.

En el SE ibérico la configuración ambiental y biológica en la actualidad, de igual manera que en el Mediterráneo, es resultado de los cambios y las singularidades paleoambientales y paleobotánicas donde, con el transcurso de distintos periodos geológicos, ha habido transiciones y relevantes cambios en su clima y fisiografía. Actualmente, es sin duda uno de los centros de diversidad vegetal más importantes de la Cuenca del mar Mediterráneo (Médail y Quézel, 1997, 1999), con una concentración excepcional de especies vegetales y con un alto índice de endemismo, muchas especies raras y/o amenazadas de extinción (VV. AA., 2000; Bañares et al., 2003). Los cambios geológicos y climáticos han determinado la historia evolutiva de la biodiversidad de una forma contundente, originando eventos de extinción, pero también de adición y de formación de nuevos táxones, así como situaciones de refugio para táxones relictos de otras épocas macroclimáticamente diferentes de la actual.

Sierra Nevada es una montaña relativamente joven, cuyo origen se remonta aproximadamente a 17 Ma, en el Mioceno medio (Martín et al., 2008; Rodríguez, 2017), formando parte del sistema montañoso alpino (plegamiento orogénico alpino) que se levanta por la colisión de la placa africana e India con Europa y Asia. Geográficamente Sierra Nevada se encuentra ubicada en el SE de la península ibérica y con una fisiografía claramente delimitada en el conjunto de las cordilleras Béticas (Jiménez, 1991), con un considerable gradiente ambiental desde su base hasta las altas cumbres, con amplias áreas por encima de los 3000 m.

Las plantas de los grandes sistemas de montaña, como es Sierra Nevada, tienen una variada composición en su origen (Körner, 2003), siendo una amalgama de estirpes ancestrales, mayoritariamente de elementos terciarios, inmigrantes llegados de varias fuentes (floras del centro y norte de Europa o N de África), y nuevos linajes evolutivos. Sierra Nevada presenta una gran diversificación de especies y comunidades vegetales, ya que hubo un impacto moderado de las glaciaciones cuaternarias, se dan unas condiciones climáti-

cas particulares, con alta heterogeneidad de hábitats y reúne flora de diferentes orígenes. De esta manera, Sierra Nevada es el área con mayor riqueza de flora de Europa (2.353 táxones; Lorite, 2016), con multitud de especies raras para el SW europeo o el W Mediterráneo, incluyendo muchas relictas, y con una significativa concentración de especies de distribución restringida, destacando un excepcional número de elementos béticos y endemismos locales (Mota et al., 2002; Peñas et al., 2005). Sierra Nevada forma parte, junto otros territorios del SE ibérico y el N de África, de uno de los principales centros de endemidad de plantas en el Mediterráneo (Blanca et al., 1998; Médail y Quézel, 1997, 1999), siendo una montaña irremplazable en los análisis de complementariedad y con alta prioridad para la conservación de la fitodiversidad (Väre et al., 2003; Pérez-García et al., 2007; Cañadas et al., 2014).

Procesos y patrones biogeográficos actuales de la flora nevadense

Las regiones de clima mediterráneo de la Tierra están biogeográficamente muy bien definidas, siendo un notable ejemplo de convergencia evolutiva y dando lugar a un alto grado de originalidad por la endemidad en sus floras regionales (Archibold, 1995). Efectivamente, presentan una alta riqueza de especies y endemismos (alfa y beta diversidad), y una considerable variación en riqueza a escala regional (gamma diversidad) (Cowling et al., 1996), comparable a biomas de distribución geográfica tropical. En estas regiones de clima mediterráneo se ha descrito un patrón de adición y acumulación de flora, que ha fomentado la especiación y divergencia genética, con bajas tasas de extinción, durante largos periodos de tiempo con relativa estabilidad geológica y climática (Cowling et al., 2014). Pero también es probable que los patrones y procesos que influyen en la variación de su diversidad no sean consecuencia tanto de diferencias en tasas de diversificación, sino más bien por persistencia de numerosos clados pre-Pliocénicos, como ocurre en otras áreas más estables de la Tierra (e.g., selvas tropicales-ecuatoriales). En Sierra Nevada, comparando con otras áreas mediterráneas, ha habido una baja estabilidad topográfica durante el Cenozoico (debido al plegamiento alpino y a los eventos del Mioceno), pero una estabilidad climática relativamente alta (a pesar de la crisis de salinidad del Messiniense y de las glaciaciones Pleistocénicas) (Cowling et al., 2014), con lo que la densidad y riqueza de especies y endemismos es intermedia comparada con esas otras áreas de clima mediterráneo de la Tierra, pero muy elevada en el contexto regional mediterráneo y europeo.

Ubicada geográficamente en una situación estratégica, Sierra Nevada ha tenido una compleja historia geológica y paleoclimática y ha sufrido una fuerte influencia de las actividades humanas (ganadería, agricultura, etc.) durante el final del Holoceno (Alba-Sánchez et al., 2019), pero además presenta una importante heterogeneidad ambiental en la actualidad que posibilita la existencia de variados y contrastados gradientes abióticos. Efectivamente, los principales responsables de la distribución actual y la diferenciación dentro de las plantas de montaña, son las características geográficas, los eventos climáticos recientes (especialmente los periodos glaciares), las características bióticas propias (ciclos de vida y mecanismos de dispersión) y las estructuras genéticas pre-Holoceno (Vargas, 2003).

La distribución geográfica de la diversidad de la flora y la vegetación de Sierra Nevada y su elevada riqueza y rareza (específica y genética) es superior a lo esperado en el contexto del oeste de la Cuenca del Mediterráneo que, como hemos dicho, constituye uno de los principales centros de endemidad de plantas en la región Mediterránea (Blanca et al., 1998; Médail y Quézel, 1997, 1999). Han concurrido tres grandes procesos biológicos que configuran los patrones biogeográficos de su flora, como han sido: a) la no extinción y preservación de linajes antiguos, como ha ocurrido en otras áreas mediterráneas; b) un efecto «sumidero biogeográfico», por adición y acumulación de nuevos elementos a lo largo de la historia natural del área a través de migraciones dispersivas o de vicarianza; c) la formación de nuevos elementos en distintas fases paleoambientales, resultando ser un importante centro de endemismos.

PRESERVACIÓN DE LINAJES ANTIGUOS

En las montañas del sur de Europa y en Sierra Nevada, se han preservado muchos táxones de origen antiguo, como géneros formadores de bosques y bosquetes procedentes de la geoflora arctoterciaria (e.g., *Salix*, *Berberis*, *Arbutus*, *Acer*, *Asparagus*) o géneros de altas montañas holárticas o euroasiáticas (e.g., *Veronica*, *Saxifraga*, *Gentiana*, *Primula*, *Androsace*) (Quézel, 1985). También hubo procesos de extinción de poblaciones de linajes antiguos en el sur de Europa durante el Cuaternario (Svenning, 2003; Magri et al., 2017). Se ha definido un patrón biogeográfico con dos tipos morfofuncionales (Herrera, 1992), como el de plantas pre-mediterráneas («fantasmas ecológicos») que evolucionaron antes de la existencia del clima mediterráneo (géneros como *Pistacia*, *Olea*, *Osyris*), y el de plantas que se han diversificado con el desarrollo de las condiciones de clima mediterráneo (post-

mediterráneas) y que sustituyeron ecológicamente a linajes antiguos que se extinguieron (géneros como *Rosmarinus*, *Cistus*, *Genista*).

Actualmente, las regiones del mundo que conservan muchos linajes antiguos junto con activos procesos de especiación y migración recientes, se encuentran en los trópicos (e.g., SE Asia) y no en zonas templadas de la Tierra. Algunas regiones como la Mediterránea, con elevado número de especies (mayor riqueza de la esperada), no presenta en realidad una tan alta diversidad de linajes antiguos, aunque si ocurren activos procesos de especiación (Valente et al., 2010) y de migración relativamente recientes. No obstante, la composición actual de la flora en la Cuenca del Mediterránea, como en otras regiones del mundo con clima mediterráneo, cuenta con un gran número de especies terciarias (antiguas o pre-mediterráneas) habiéndose preservado por efecto de facilitación (efecto nodriza) de las especies cuaternarias (modernas) coexistentes, que sustituyeron al ambiente mesófilo terciario ya desaparecido (Valiente-Banuet et al., 2006). Por otro lado, a pesar del intenso uso de la tierra como recurso natural para el ser humano, la vegetación de los ecosistemas mediterráneos cuenta con táxones arcaicos de larga vida y crecimiento lento (resistentes/tolerantes), que mantienen una dinámica a largo plazo por la existencia de una tipología funcional de plantas que han respondido a esas perturbaciones antrópicas (Pausas, 1999) (e.g., *Taxus baccata*, *Quercus spp.*, *Juniperus spp.*, *Arbutus unedo*, *Olea europaea*).

Tanto la estabilidad climática a largo plazo como la estacionalidad climática son dos de las hipótesis macroecológicas propuestas para explicar los patrones de especies endémicas a gran escala (Zuloaga et al., 2019). No contamos aún con estudios en profundidad sobre estas hipótesis en Sierra Nevada, pero podrían identificarse en el caso del endemismo nevadense *Linnaria glacialis*, ya que Blanco-Pastor et al. (2013) indican que el hábitat de esta especie sufrió pocos cambios durante las etapas glaciares e interglaciares del Cuaternario tardío, y que las oscilaciones climáticas del último milenio (periodo cálido medieval y pequeña edad de hielo) afectaron moderadamente sus tendencias demográficas. De hecho, Sierra Nevada es considerado un centro de paleoendemismos (Molina-Venegas et al., 2017), como veremos más adelante.

La distribución actual de la flora de Sierra Nevada es una amalgama biogeográfica, resultante de los movimientos espaciales continuos de sus elementos (de las poblaciones de los distintos táxones) a lo largo de su Historia Natural. Para estudiar esta dinámica fitogeográfica a escalas grandes o medianas y ligarla a cambios paleoambientales se usa la Filogeografía (ver Cuadro 1). Suárez-Santiago y Jiménez (2019) explicarán en otro capítulo de

este libro, y en extenso, los procesos filogenéticos y filogeográficos que han marcado la historia natural de la flora de Sierra Nevada.

CUADRO 1. FILOGEOGRAFÍA, estudio de las estructuras evolutivas relevantes para la conservación genética.

La filogeografía es una herramienta relevante para distinguir unidades evolutivas dentro de las especies como resultado de eventos biogeográficos contrastados, y puede ser aprovechada para obtener perspectivas históricas y evolutivas (Avice, 2000). También registra la distribución espacial de los linajes genéticos que son el resultado de los mecanismos de la estructura poblacional, tales como la contracción de la población, la expansión, los movimientos de genes y las oscilaciones climáticas modeladas por las fluctuaciones climáticas y el paisaje físico (Kumar y Kumar, 2018). Debido a la presencia continua de plantas en las montañas mediterráneas a lo largo de cinturones de vegetación fluctuantes en la historia del Cuaternario, la estructura genética y los patrones de especiación de las floras alpinas en el sur de Europa (como en Sierra Nevada) han sido más complejos (Vargas, 2003). Los rasgos biogeográficos que determinan las unidades evolutivas dentro de las especies pueden ser utilizados para modelar la futura distribución espacial de las especies respecto al cambio climático, para evaluar el estado de conservación de las poblaciones y para ayudar a tomar decisiones en la gestión de táxones endémicos y/o amenazados de extinción (Fraser y Bernatchez, 2001; Peñas et al., 2016; Médail y Baumel, 2018).

SUMIDERO BIOGEOGRÁFICO DE ELEMENTOS A LO LARGO DE LA HISTORIA NATURAL

La Cuenca del mar Mediterráneo es una encrucijada biogeográfica excepcional para las regiones europea, mediterránea, sahariana e irano-turana (Quézel, 1985). En ella ocurrieron procesos como la tectónica de placas regionales y formación de puentes terrestres cambiantes, junto a cambios climáticos debidos a las oscilaciones de Milankovitch desde el Terciario, y ligado a estas a un generalizado enfriamiento y disminución de precipitaciones durante el Plio-Pleistoceno. Todo ello dio lugar a extinciones, a la formación de relictos en refugios (contracciones) y a otras dinámicas de las áreas de distribución (Svenning, 2003; Thompson, 2005), donde las mi-

graciones (expansiones o desplazamientos) y desconexiones entre las floras originaron interesantes disyunciones. En consecuencia, toda la región mediterránea constituye a la vez un espacio que favorece la especiación activa a través de contactos secundarios y de hibridación (lo trataremos más adelante), un refugio global de plantas relictas y una plantilla geográfica para el intercambio florístico (Médail y Diadema, 2009), donde Sierra Nevada es un punto clave en los procesos de migración y vicarianza florística.

Consideramos refugio a un área en la que han persistido distintos linajes genéticos a través de una serie de fluctuaciones climáticas durante el Terciario o el Cuaternario, debido a características ambientales especiales y amortiguadoras (Médail y Diadema, 2009). Pues bien, las montañas del SE ibérico jugaron un papel esencial, especialmente durante los periodos glaciares, como refugios de flora y vegetación, como demuestran las evidencias paleobotánicas del Pleistoceno tardío y refrendan estudios filogeográficos (Manzano et al., 2017). Es relevante el papel de Sierra Nevada como refugio climático frío a través de los sucesivos cambios climáticos que se han producido desde las glaciaciones tardías del Terciario y del Cuaternario (Fernández et al., 2007). Sierra Nevada actuó como refugio climático para varios paleoendemismos con afinidades boreales y templadas (e.g., *Cotoneaster granatensis* Boiss., *Prunus ramburii* Boiss., *Rothmaleria granatensis* (Boiss.) Font Quer, *Narcissus nevadensis* Pugsley), y también alberga especies ártico-alpinas de evolución más reciente (e.g., *Sibbaldia procumbens* L., *Silene rupestris* L., *Papaver lapeyrousianum* Guttem., *Ranunculus glacialis* L.) (Molina-Venegas et al., 2017), que hoy día constituyen importantes disyunciones biogeográficas.

Sobre la ubicación de refugios, como en el caso de Sierra Nevada, Médail y Diadema (2009) indican que están determinados por factores complejos históricos y ambientales, cuyos efectos acumulativos hay que tener en cuenta porque se han producido desde el Terciario, y no sólo durante el último periodo glacial. Los refugios representan áreas climáticamente estables y deben presentar alta prioridad de conservación, como áreas clave para la persistencia a largo plazo de especies y diversidad genética, especialmente dada la amenaza que representan los procesos de cambio ambiental que operan en la región mediterránea. Los refugios definidos por Médail y Diadema (2009) representan «*hotspots* filogeográficos», es decir, importantes áreas reserva de diversidad genética única, favorable a los procesos evolutivos de las especies vegetales mediterráneas, como es el caso de Sierra Nevada.

Existen muchos ejemplos de disyunciones de especies presentes en Sierra Nevada y cuyas desconexiones con localidades lejanas han sido estudiadas.



Figura 1. a) *Thalicttrum alpinum* L. b) *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* (H. Christ) Heywood. c) *Adenocarpus decorticans* Boiss. d) *Arenaria tetraqueta* subsp. *amabilis* (Bory) H.Lindb.

Entre las más reconocidas se encuentran las disyunciones con el C y N de Europa (disyunciones «boreo-alpinas»), con ejemplos a parte de los anteriormente mencionados, como *Saxifraga oppositifolia* L., *S. stellaris* L., *Gentiana alpina* Vill., *Thalicttrum alpinum* L. (Figura 1), *Botrychium lunaria* (L.) Sw., etc. También es el caso de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* (H.Christ) Heywood (Figura 1), que presenta en Sierra Nevada y la Sierra de Baza poblaciones diferenciadas genéticamente del resto de poblaciones centro y norte de Europa y de Asia; probablemente se trata de refugios pre-pleistocénicos ligados a las fases más áridas de finales del Terciario en el Mediterráneo (Soranzo et al., 2000). Según Kropf et al. (2006) estas disyunciones se explican porque hubo posibilidad de migración continua de plantas alpinas entre Sierra Nevada y otras altas montañas europeas (en ambas direcciones, e.g., Pirineos) hasta el final del Último Máximo Glaciar (LGM ≈

20 ka), a través de un vasto corredor de vegetación de estepa/tundra adaptada a un clima frío y seco.

Otro patrón interesante es el de las disyunciones ibero-norteafricanas, donde Sierra Nevada jugó un papel clave, ya que las cadenas montañosas son importantes en la evolución de los linajes debido que permiten múltiples refugios (producen «*un mosaico pulsante de clados parapátricos/alopátricos*», Hewitt, 2011). Entre las Sierras Béticas y el Norte de África (Rif y medio Atlas) existen aproximadamente unas 630 especies compartidas, mayoritariamente endemismos ibero-norteafricanos (e.g., *Betula pendula subsp. fontqueri* (Rothm.) G. Moreno y Peinado, *Erinacea anthyllis* Link, *Lonicera arborea* Boiss., *Adenocarpus decorticans* Boiss. (Figura 1)) (Valdés et al., 2002), originados en el arco bético-rifeño y preservados durante las conexiones y desconexiones recurrentes a través de islas, que podrían haber sido puentes de conexión que se iniciaran incluso antes del Mioceno medio (Rosenbaum et al., 2002). Esto, junto a la importante rotación entre las masas terrestres del S ibérico y N de África, sugiere un escenario de especiación alopática que podría haber sido facilitado por la unión intermitente de los dos continentes. Todo ello puede haber constituido un importante motor de diversificación y, por tanto, del origen del *hotspot* de biodiversidad en el Mediterráneo occidental (Molina-Venegas, 2015).

Como vemos, las disyunciones por vicarianza son las más frecuentes en Sierra Nevada. El aislamiento geográfico a largo plazo produce una importante influencia sobre la diversidad genética, como es el caso de *Saxifraga oppositifolia* (Kropf et al., 2008), o de *Papaver lapeyrousianum* Guttem. (incl. *P. alpinum* L. *sensu* Kropf et al., 2006), con alta diversidad genética en su metapoblación nevadense. Esto se debe a la acumulación de mutaciones nuevas y/o la fijación de mutaciones ancestrales después de la interrupción sucesiva del intercambio genético entre Sierra Nevada y Pirineos, a medida que el calentamiento climático postglaciar se producía de sur a norte (los eventos de separación vicariante entre Sierra Nevada y los Pirineos, y entre los Pirineos y el SW de los Alpes ocurrieron simultáneamente) (Kropf et al., 2006).

La vicarianza es el proceso predominante, pero no el único, que aporta riqueza de especies y da forma a la arquitectura genética de las disyunciones de alta montaña del suroeste de Europa (Kropf et al., 2008). Las disyunciones por dispersión a larga distancia son más raras, pero se ha encontrado por ejemplo en una población pirenaica central de *Papaver lapeyrousianum* Guttem. que surgió a través de una dispersión de larga distancia desde Sierra Nevada (Kropf et al., 2006), y también en *Saxifraga stellaris* L. que presenta

dispersión a larga distancia desde los Pirineos hasta Sierra Nevada (Kropf et al., 2008). Para el caso de *Artemisia umbelliformis* Lam., cuya área de distribución disyunta es Sierra Nevada, Cordillera Cantábrica, Pirineos, Alpes y Apeninos, resulta que la población de Sierra Nevada se originó como resultado de un suceso relativamente reciente de dispersión a larga distancia a partir de los Alpes centrales (Sanz et al., 2017).

Al SE ibérico también llegó un interesante contingente de migrantes, durante épocas frías y de extrema sequía y especialmente durante la crisis de salinidad del Messiniense, que hoy día suponen las disyunciones mesógenas (*sensu* Quézel, 1985). Se trata de linajes irano-turánicos de géneros como *Artemisia*, *Ephedra*, *Salsola*, *Astragalus*, *Nonea*, y la especie *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (que aparece en los llanos del Marquesado del Zenete, en los glaciares al N de Sierra Nevada, Figura 2; Del Río y Peñas, 2006), y de linajes saharo-arábigos (o saharo-síndicos) de géneros como *Hammada*, *Launaea*, *Leysera* o *Stipa*. Las rutas migratorias a escala continental para las especies de más allá del sur y del este del mediterráneo fueron dos, desde África por el sur y desde Europa por el norte, atravesando la península balcánica y las grandes cuencas como la del Danubio y otras centro-europeas para finalmente alcanzar la península ibérica. Sierra Nevada no alberga una gran riqueza de elementos mesógenos, ya que su área más árida está actualmente limitada al SE de sus estribaciones (sector Almeriense), y la más continental a las estribaciones del N, hacia los llanos del Marquesado del Zenete.

La colonización por dispersiones a larga distancia podría haber ocurrido en más especies en Sierra Nevada, pero es difícil comprobar fehacientemente estos procesos. Un posible caso es el de *Astragalus edulis* Bunge (Figura 3), un elemento disyunto ibero-norteafricano que no presenta claras adaptaciones para la dispersión a larga distancia, pero el estudio filogeográfico sugiere el suroeste de Marruecos como área ancestral para la especie y posterior colonización del noreste de Marruecos y del SE de la península ibérica (Sierra Nevada y Los Filabres), así como un antiguo evento de dispersión a larga distancia como origen de las poblaciones de las Islas Canarias (Bobo-Pinilla et al., 2018). Esta especie amenazada ha sido ejemplo de estudio por el interés para la conservación desde una perspectiva genética de plantas, pues se demuestra que datos complementarios filogeográficos y ecológicos son útiles en gestión para preservar el potencial evolutivo de la especie (Peñas et al., 2016).

En definitiva, las penínsulas mediterráneas contienen una elevada diversidad de especies y poblaciones (diversidad genética), que disminuye hacia latitudes más norteñas de Europa (Hewitt, 2011). El papel de las glaciacio-



Figura 2. *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. a) Aspecto de la planta en su hábitat. b) Inflorescencia femenina en fructificación. c) Inflorescencia masculina en floración.



Figura 3. a) *Astragalus edulis* Bunge. b) *Euzomodendrum bourgeanum* Coss., aspecto de la planta en su hábitat, y c) Inflorescencia en detalle.

nes fue crucial en la especiación, migración y refugio de la flora de Sierra Nevada debido a su latitud, orientación E-O y a los marcados gradientes geológicos y altitudinales. Efectivamente, Sierra Nevada por ser con diferencia la más alta y extensa de las montañas del sur ibérico, representó un callejón sin salida para muchas especies de áreas frías, templadas o cálidas. Supuso un sumidero con múltiples refugios para una gran diversidad de táxones, en diversos eventos migratorios y vicariantes, que produjo variados linajes genéticos divergentes.

FORMACIÓN DE ELEMENTOS EN DISTINTAS FASES PALEOAMBIENTALES

Las montañas de la región mediterránea, como Sierra Nevada, constituyen a la vez zonas de refugio y zonas que favorecen el intercambio de flora y la especiación activa de las plantas (Quézel, 1995, Thompson, 2005), que especialmente ocurrió por especiación alopátrica a partir del Pleistoceno en eventos de colonización puntuales o repetidos según el grupo de táxones (Comes y Kadereit, 2003). De esta manera, las montañas suelen albergar concentraciones excepcionales de plantas endémicas (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985; Major, 1988), generalmente originadas *in situ* en fases de aislamiento/contacto entre poblaciones, procesos de hibridación y evolución reticulada, brusquedad de gradientes ecológicos, etc. (Blanca, 1988; Blanca et al., 2019). Por tanto, el alto porcentaje de especies endémicas (exclusivas y del sur ibérico) que encontramos en Sierra Nevada se debe a la ubicación biogeográfica, que le ha permitido actuar como crisol de linajes de plantas a lo largo de su Historia Natural.

Sierra Nevada proporciona una gran variedad de condiciones ambientales que posibilitan una importante radiación adaptativa y la presencia de táxones vicariantes, lo cual determina una gran diversidad de ecosistemas y táxones. La presencia continua de plantas a lo largo de cinturones de vegetación fluctuantes, como ocurre en Sierra Nevada, hace que los patrones de especiación y la estructura genética de las floras de montaña en el sur de Europa sean más complejos (Vargas, 2003).

Especial interés presentan los hábitats de alta montaña que actúan como «islas», con comunidades y biotopos donde muchas especies se encuentran aisladas debido a la elevación. De esta forma, las cimas de las montañas («islas de montaña») a menudo tienen un número relativamente alto de especies y alta concentración de táxones endémicos (Guisan et al., 1995; Peñas et al., 2005). Hasta los 1750-1800 m., muchas montañas mediterráneas muestran altos valores de diversidad beta por un importante reemplazamiento de táxones a esas altitudes (Wilson y Schmida, 1984, Peñas et al., 1995), mientras que en Sierra Nevada ocurre dicho reemplazamiento filogenético en la flora leñosa a partir de los 1500 m (Simón-Porcar et al., 2018), debido al papel desempeñado por condiciones edáficas y microclimáticas severas a grandes altitudes (Oyonarte et al., 1993; Martín et al., 2019). Gómez Campo (1987) y Médail y Verlaque (1997) sugirieron, y fue demostrado por Cañadas et al. (2014), que el alto estrés ambiental, junto con la competencia y también la diversidad de hábitats, con componentes edáficos heterogéneos, tienden a producir un mayor número de especies vegeta-

les endémicas (e.g., en Sierra Nevada: *Pinguicula nevadensis* (H. Lindb.) Casper, *Salix hastata* subsp. *sierrae-nevadae* Rech.f., *Sarcocapnos speciosa* Boiss., *Erodium astragaloides* Boiss. y Reut., *E. boissieri* Coss., *Helianthemum apenninum* subsp. *estevei* (Peinado y Mart. Parras) G.López, *Sempervivum minutum* (Kunze ex Wilk.) Nyman ex Pau) (Figura 4). Esto confirma, para plantas, una de las hipótesis macroecológicas propuestas para explicar los patrones a gran escala de especies endémicas, el de la heterogeneidad espacial en el clima, la topografía y/o el hábitat contemporáneo (Zuloaga et al., 2019).

La formación de endemismos por vicarianza también es importante debido al impacto contrastado de las glaciaciones (que también pudieron implicar la extinción de otros táxones) (Körner, 2003) y a la frecuente presencia de rocas que habilitan sustratos especiales (Verlaque et al., 1997). De esta forma, Loidi et al. (2015) indicaron la estrecha relación taxonómica existente entre los endemismos béticos, originados en gran medida por vicarianza relativamente reciente. En Sierra Nevada encontramos casos como el de *Arenaria tetraqueta* subsp. *amabilis* (Bory) H.Lindb. (Figura 1), endémica de las cumbres silíceas, y su vicaria *Arenaria tetraqueta* subsp. *murcica* (Font Quer) Favarger y Nieto Fel., presente en 11 cumbres de Sierras Béticas calizo-dolomíticas, incluyendo la parte calcárea de nuestra sierra (Peñas et al., 2005). Este también es el caso del endemismo nevadense *Moehringia fontqueri* Pau (Figura 4) cuyo pariente más próximo filogenéticamente es *M. glochidisperma* J.M. Monts. de las montañas del Rif en Marruecos (Bobo-Pinilla et al., inéd.).

El sur de España pudo representar un callejón sin salida para la distribución de muchas especies de áreas templadas. Especialmente en Sierra Nevada tuvieron la oportunidad de migrar altitudinalmente durante los periodos cálidos (hacia arriba de la montaña) y fríos (hacia abajo). De esta manera, otra fuente de formación de especies han sido los procesos de hibridación tras migraciones altitudinales impulsadas por las oscilaciones climáticas (Nieto Feliner, 2011) de los periodos glaciares/interglaciares y los episodios estadiales/interestadiales durante el Cuaternario. Efectivamente, parece ser especialmente relevante para algunos grupos de plantas distribuidas por el sur de España, donde han ocurrido migraciones altitudinales o a corta latitud, en un modelo de contracción-expansión de las áreas de distribución de poblaciones y genotipos, donde ha habido contactos secundarios. Como consecuencia, algunos táxones han ocurrido hibridaciones extensivas y adaptativas, en algunos casos siguiendo el modelo de «compiloespecies» por el cual algunas especies extienden sus nichos a través de procesos de hibridación (Fuertes y al., 1999). Para ejemplificar este patrón de formación de especies por migración altitudinal e hibrida-



Figura 4. a) *Sempervivum minutum* (Kunze ex Wilk.) Nyman ex Pau. b) *Moehringia fontqueri* Pau. c) *Trisetum glaciale* (Bory) Boiss. d) *Festuca clementei* Boiss.

ción, dentro de un modelo de concentración-expansión, tenemos al endemismo *Armeria filicaulis* subsp. *nevadensis* Nieto Fel., Rosselló y Fuertes, originado por hibridación de *A. splendens* (Lag. y Rodr.) Webb (de zonas altas) y otras formas de *A. filicaulis* (Boiss.) Boiss. (de zonas bajas), al igual que el endemismo bético *A. villosa* subsp. *bernisii* Niet. Fel., originado por una posterior hibridación de *Armeria filicaulis* subsp. *nevadensis* con *A. villosa* subsp. *longiaristata* (Boiss. y Reut.) Nieto Fel. (de zonas bajas) (Gutiérrez Larena et al., 2002).

En general, se espera que las montañas sean propensas a la formación de neoendemismos, porque el relieve topográfico puede haber impulsado la diversificación evolutiva de especies recientemente evolucionadas, cosa que ocurre en el *hotspot* de biodiversidad bético-rifeño (Molina-Venegas et al., 2017). Sin embargo, Sierra Nevada, con muchos endemismos confinados a sus altas cumbres (Blanca et al., 1998; Mota et al., 2002), es un centro aislado de paleoendemismos rodeado de ecorregiones de alta presencia de neoendemismos (montañas del este del sistema Bético) (Molina-Venegas et al., 2017). El género endémico monotípico *Rothmaleria* (Asteraceae), de Sierra Nevada calcárea, puede ilustrar este patrón de centro de paleoendemismos (i.e., carácter relictivo de su flora, *sensu* Verlaque et al., 1997).

La importancia de Sierra Nevada como centro de endemismos ha sido destacada por conocimiento experto (Quézel y Médail, 1997; Blanca, 1988) o por datos objetivamente analizados (Mota et al., 2002; Moreno et al., 2013; Loidi et al., 2015). Sierra Nevada con su amplia porción silíceo-calizo-dolomítica, es un doble centro de alta diversidad florística con presencia de muchos táxones de área restringida. Si tenemos en cuenta el conjunto de todas las altas montañas béticas (con altitudes mayores de 1800 m), que contienen 237 táxones endémicos, Sierra Nevada está inmersa en un archipiélago de islas de hábitats. Dentro del mismo, Sierra Nevada en su porción silíceo-calizo-dolomítica presenta 110 de estos endemismos béticos, de los que 54 son endémicos exclusivos (e.g., *Viola crassiuscula* Bory, *Senecio nevadensis* Boiss. y Reut., *Saxifraga nevadensis* Boiss., *Salix hastata* subsp. *sierrae-nevadae* (Boiss. y Reut.) Greuter y Burdet, *Ranunculus acetosellifolius* Boiss., *Potentilla nevadensis* Boiss., *Armeria splendens* (Lag. y Rodr.) Webb, *Hippocrepis prostrata* Boiss., *Thymus serpyllifolius* subsp. *serpyllifolius* Bory, *Tephrosia elodes* (Boiss.) Holub, etc., Figura 5). La otra gran área calizo-dolomítica de Sierra Nevada contiene 78 elementos endémicos de las altas montañas béticas, de los que 7 son endémicos exclusivos (Peñas et al., 2005) (e.g., *Armeria filicaulis* subsp. *trevanqueana* Nieto Fel., *Erodium boissieri* Coss., *Helianthemum pannosum* Boiss., *Hippocrepis nevadensis* (Hrabětová) Talavera y E. Domínguez, *Lomelosia pulsatilloides* (Boiss.) Greuter y Burdet subsp. *pulsatilloides*), y constituye junto a las sierras de Almiraj y Tejeda un centro de endemismos (Mota et al., 2002).

Debido a la diversa litología de Sierra Nevada, encontramos un patrón biogeográfico donde se diferencia muy distintivamente la flora de áreas de rocas silíceas frente a la flora de áreas de rocas calcáreas. Este interesante patrón biogeográfico aparece en Sierra Nevada (a escala de local), al igual que a escala subregional para las Sierras Béticas silíceas frente a las calizo-dolomíticas (Mota et al., 2002; Peñas et al., 2005). Así mismo se repite a es-



Figura 5. a) *Armeria splendens* (Lag. y Rodr.) Webb. b) *Hippocrepis prostrata* Boiss. c) *Thymus serpylloides* subsp. *serpylloides* Bory. d) *Tephrosia elodes* (Boiss.) Holub.

cala regional, pues en la península ibérica la primera gran división de áreas florísticas se da entre la zona hercínica ibérica dominada por sustratos silíceos, frente a la zona centro-oriental ibérica dominada por sustratos calizodolomíticos y margosos, lo cual fue puesto de manifiesto en la sectorización corológica de la península ibérica por Rivas-Martínez (1973), Sáinz-Ollero y Hernández-Bermejo (1985), Moreno et al. (1998) y Moreno et al. (2013).

Las áreas de endemismos vegetales en Sierra Nevada, donde subyacen procesos evolutivos de especiación y coevolución, son tan ricas en táxones exclusivos que merecen ser consideradas en políticas de gestión y conservación de su biodiversidad global (más adelante trataremos este tema en el análisis de los *hotspots* de endemismos de Sierra Nevada). Las especies endémicas de distribución restringida con frecuencia están también amenazadas de extinción y, en general, son vulnerables frente al cambio climático y

al cambio global (Benito et al., 2011, 2014) (lo trataremos en extenso en el último apartado de este capítulo). Un interesante ejemplo sobre conservación de endemoflora lo tenemos en *Artemisia granatensis* Boiss., una especie paradigmática en la conservación de flora a nivel español y europeo y catalogada En Peligro Crítico, que presenta una baja tasa de reclutamiento de sus poblaciones, que son pequeñas (con pocos individuos) y a veces separadas por barreras geográficas (Peñas et al., 2011; Cariñanos et al., 2013).

Como hemos visto, la elevada riqueza específica y genética y las altas tasas de endemismos de Sierra Nevada, se deben a que ha actuado como área de mantenimiento y preservación de algunos linajes antiguos y como sumidero biogeográfico donde ha habido una importante adición y acumulación de flora. Además, también se debe a la gran heterogeneidad local y diversidad de hábitats, combinadas con diversos grados de aislamiento geográfico. Como en otras áreas mediterráneas, ciertas perturbaciones (e.g., incendios) han ocasionado en plantas una drástica selección de características biológicas con intensos procesos de especiación por radiación adaptativa (Médail y Diadema, 2009). Por otra parte, no es una paradoja menor que la extraordinaria riqueza de *hotspots* mediterráneos tenga parcialmente su origen en ciclos de intensas perturbaciones de origen humano (Médail y Diadema, 2009). En definitiva, podemos considerar a Sierra Nevada como una encrucijada biogeográfica o una intersección de ensamblajes biogeográficos, que han ido desarrollándose desde el final del Mioceno hasta la actualidad. Existe un interés en identificar encrucijadas biogeográficas como áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad (Spector, 2002), y Sierra Nevada es una de ellas.

Unidades biogeográficas aplicadas a la gestión y conservación de la flora

El espectro corológico, o de áreas distribución, de la flora de Sierra Nevada es muy amplio (Blanca, 2001). La representación de especies con áreas de distribución extensas es pequeña, como las cosmopolitas/subcosmopolitas y holárticas (aprox. 10%), y las especies alóctonas (invasoras) solamente suponen aproximadamente el 2% (mayor en sistemas acuáticos), puesto que la mayoría de sistemas naturales de Sierra Nevada son relativamente resistentes a la invasión de plantas no autóctonas. Por ser una extensa y alta montaña, con una gran relación paleogeográfica con el resto de Europa, tiene un considerable porcentaje de elementos euroasiáticos y centroeuropeos s.l. (aprox. 20%). Por la ubicación en el sureste ibérico, como cabría

esperar, es remarcable el alto contingente de mediterraneidad, con aproximadamente 45-50% de elementos mediterráneos, mediterráneo-occidental y mediterráneo-macaronésicos. Pero es destacable la gran originalidad de su flora resaltada por los elementos ibéricos *s.l.*, así como por los endemismos, especialmente bético-magrebíes, béticos, endémicos locales (exclusivos de Sierra Nevada) y elementos subendémicos (compartidos con sierras próximas), que constituyen sobre el 20-25% de la flora total.

Para la gestión y conservación de flora es muy útil el uso de delimitaciones espaciales de zonas que contienen especies exclusivas o diferenciales frente a otros territorios biogeográficos (Morrone, 2009; Kreft y Jetz, 2010; ver Cuadro 2), además de contener un catálogo de especies con distintos grados de amenaza de extinción, y donde ha habido una evolución de procesos naturales y suele existir en la actualidad unos controles ambientales similares. De esta forma, por ejemplo, la Red Andaluza de Jardines Botánicos y Micológico en Espacios Naturales basa su ubicación y diseño en las áreas delimitadas por las unidades biogeográficas propuestas por Rivas-Martínez et al. (1997), para sus actuaciones de conservación de la biodiversidad, educación para la conservación y difusión como recurso turístico. Biogeográficamente Sierra Nevada se encuentra inmersa en la Región Mediterránea (Subregión Mediterránea occidental) (Quézel, 1995; Takhatajan, 1996), por la particular historia natural que ha determinado su composición florística. Por la singular historia geológica y paleoclimática anteriormente descrita, es un territorio heterogéneo y altamente contrastado en la actualidad, donde se combinan diversos controles ambientales (geológicos, climáticos, edáficos, etc.) que determinan una acusada variabilidad en su flora y vegetación. De esta forma, en Sierra Nevada se presentan cinco sectores biogeográficos (Valle, 1985; Rivas-Martínez et al., 1997; Valle et al., 2003), cuatro pertenecientes a la provincia Bética (sectores Nevadense, Malacitano-Almijareense, Alpujarro-Gadoreense y Guadiciano-Bastetano) y uno correspondiente a la provincia Murciano-Almeriense (sector Almeriense) (ver Figura 6). Recientemente se han propuesto otras denominaciones para estos mismos sectores (Serrano Nevadense, Granadino-Serrano Almijareense, Alpujarreño-Serrano Gadoreense, Hoyano Accitano-Bastitano), pero sin modificaciones sustanciales de sus límites (Marfil et al., 2017; Rivas-Martínez et al., 2017).

En Sierra Nevada se presentan un total 89 táxones que son endémicos exclusivos (71) o subendémicos (18) de esta unidad geográfica que, dada su situación geográfica, constituye una frontera entre las provincias biogeográficas Bética y Murciano-Almeriense, donde encontramos una original y rica flora (Tabla 1). Dentro de la provincia Murciano-Almeriense, el sector Almeriense se extiende por el margen sureste de Sierra Nevada en la pro-

Cuadro 2. INCERTIDUMBRES Y TERRITORIOS BIOGEOGRÁFICOS

Sobre biodiversidad cada día tenemos más información (e.g., inventarios de biodiversidad en enormes bases de datos), distintos enfoques para abordar su estudio (evolutivos, macroecológicos, etc.), y diferentes escalas taxonómicas, espaciales y temporales de estudio. No obstante, aún existen importantes incertidumbres sobre el conocimiento de la biodiversidad (Lomolino et al., 2010; Hortal et al., 2015) como, por ejemplo, ¿cuántas especies existen en la Tierra y cuántas están descritas? («*Linnean shortfall*»), ¿cuál es la distribución geográfica precisa de los táxones? («*Wallacean shortfall*»), ¿cuál es la abundancia de especies y su dinámica poblacional en el espacio y el tiempo? («*Prestonian shortfall*»), ¿conocemos el árbol de la vida y la evolución de linajes, especies y rasgos? («*Darwinian shortfall*»), entre otros déficits de conocimiento. Aunque muchas cuestiones cruciales de investigación siguen sin respuesta, existen compensaciones entre generalidad e incertidumbre (Hortal et al., 2015) y, además, no podemos dejar de analizar los datos disponibles para entender la biodiversidad en el cambiante mundo actual y poder abordar medidas para su gestión y conservación.

A pesar del «*Wallacean shortfall*» en biogeografía tendemos a clasificar los distintos tipos de distribución de la biodiversidad utilizando criterios puramente geográficos, aunque también se usan criterios basados en el origen y en el tipo de proceso que determina la distribución actual (Arroyo et al., 2004). Usando los criterios geográficos, compartimentamos la Tierra en diferentes «Territorios Biogeográficos» (regionalización o aerografía de Rapoport, 2004), que son distintas áreas geográficas («unidades biogeográficas») que presentan diferentes ensamblajes de organismos (e.g., reinos florísticos de Takhtajan, 1986; ecozonas de Olson et al., 2001). Estas discontinuidades geográficas de la composición biótica no son al azar sino originadas por la distribución común de un conjunto de táxones (y comunidades) con similares historias evolutivas («homogeneidad de biotas»). Para la flora, las unidades biogeográficas se caracterizan por presentar elementos biogeográficos propios, como son los táxones (a distintos niveles jerárquicos) exclusivos o endémicos y los táxones diferenciales o no exclusivos pero ausentes de territorios colindantes. Las regionalizaciones biogeográficas (e.g., reinos florísticos, regiones zoogeográficas o ecorregiones) representan categorizaciones centrales para muchas preguntas aplicadas en biogeografía, ecología, evolución y conservación (Morrone, 2009; Kreft y Jetz, 2010).

Cuadro 2. (Cont.). INCERTIDUMBRES Y TERRITORIOS BIOGEOGRÁFICOS

Para la configuración de territorios biogeográficos, en ocasiones mapeados y analizados en escala jerárquica (e.g., Reino, Región, Subregión, Provincia, Sector, Distrito), existen dos perspectivas: a) la «Biogeografía integrada» donde se delimitan unidades geográficas básicas y se unifican criterios para compararlas y clasificarlas por conocimiento experto de unidades de paisaje, datos geológicos, bioclimáticos, geomorfológicos, etc., y b) el «Regionalismo» basado en patrones de distribución de endemismos, donde se obtienen unidades biogeográficas analizadas como áreas de endemismos. La primera perspectiva es una metodología intuitiva por el conocimiento experto de los territorios y sus floras (e.g., Rivas-Martínez et al., 2007), y la segunda usa métodos numéricos objetivos para evaluar y describir las unidades biogeográficas, como los análisis de simplicidad de endemismos (PAE, i.e., Morrone, 1994; Moreno et al., 2013; Mota et al., 2002), o bien métodos multivariantes como son ordenaciones y clasificaciones (e.g., análisis clúster), basados en similitud/disimilitud de territorios (e.g., Conran 1995; Cox, 2001; Moreno et al., 2013; Kreft y Jetz, 2010).

vincia de Almería, en la zona basal conformada por la confluencia de los valles de los ríos Laujar y Nacimiento. Estas zonas basales de Sierra Nevada han tenido una historia ambiental más reciente, con la influencia de los eventos de migración biótica norteafricana y asiática durante el Messiniense, la aridificación durante el Holoceno y la influencia humana sobre el territorio en los últimos milenios, que han supuesto importantes presiones selectivas. Se caracterizan por un clima de mayor aridez con ombrotipo semiárido (con menos de 350 mm de precipitaciones), un termotipo termomediterráneo y una geología dominante de materiales silíceos (esquistos y filitas). En Sierra Nevada aparecen cuatro elementos endémicos de este sector como son *Chaenorhinum gradiflorum* subsp. *grandiflorum* (Coss.) Wilk., *Coris hispanica* Lange, *Euzomodendrum bourgeanum* Coss. (Figura 3), y *Teucrium eriocephalum* subsp. *almeriense* (C.E. Hubb. y Sandwich) T. Navarro y Rosúa (Lorite et al., 1998).

La provincia Bética, como hemos dicho, está representada por cuatro sectores, Nevadense, Malacitano-Almijareense, Alpujarro-Gadoreense y Guadiciano-Bastetano, y se ha configurado entorno a una historia natural algo

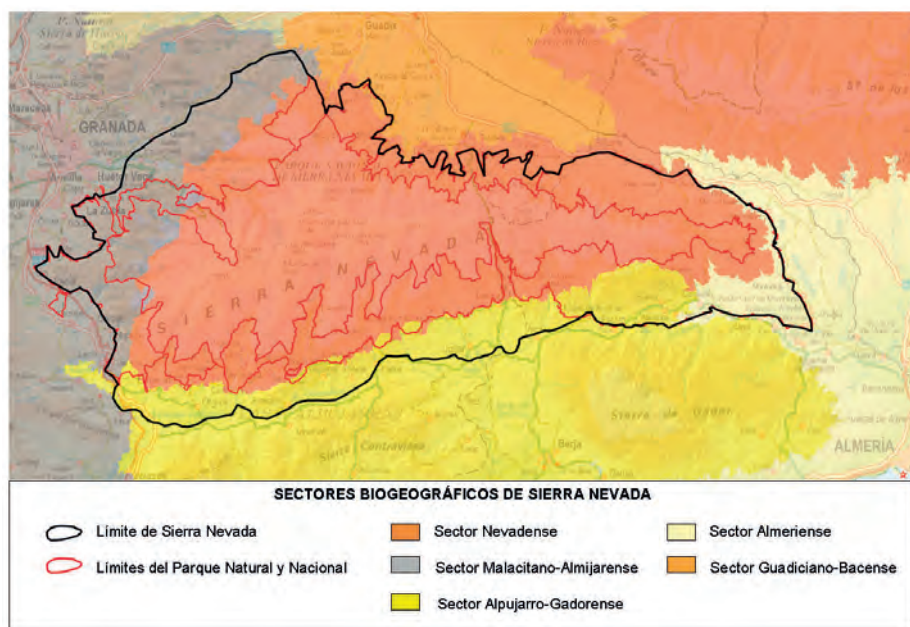


Figura 6. Mapa con la delimitación de los 5 sectores biogeográficos presentes en Sierra Nevada. Se delimita el área geográfica de Sierra Nevada, y los límites del Parque Natural y Nacional. Fuente: Mapa biogeográfico de Andalucía a escala 1:10.000. Red de Información Ambiental de Andalucía.

diferente a la anterior provincia, donde han sido claves el plegamiento alpino terciario, el enfriamiento del Plioceno y las glaciaciones del Pleistoceno, así como un final del Holoceno con gran presión antrópica. El sector Nevadense se extiende desde el núcleo central de Sierra Nevada de materiales metamórficos (esquistos, filitas, cuarcitas, etc.) hasta la vecina sierra de Los Filabres. En Sierra Nevada ocupa toda la serie altitudinal, desde las zonas basales hasta la línea de cumbres en su totalidad, conteniendo los termotipos meso-, supra-, oro- y crioromediterráneo, con ombrotipos seco y subhúmedo (Molero y Marfil, 2015). Es con diferencia el que mayor superficie aporta al macizo de Sierra Nevada y el de mayor riqueza florística y tasa de endemidad, con unas 60 especies endémicas exclusivas, algunas de cuales se encuentran severamente amenazadas por contar con unas pocas localidades conocidas, como *Arenaria nevadensis* Boiss. y Reut., o *Tephrosieris elodes* Boiss. in DC.

Tabla 1. Listado de los elementos florísticos endémicos (exclusivos del área) y subendémicos (presentes en otras sierras próximas y en SN-Sierra Nevada) de cada unidad biogeográfica (sectores) presentes en Sierra Nevada.

ELEMENTOS DEL SECTOR MALACITANO-ALMIJARENSE

TAXONES ENDÉMICOS EXCLUSIVOS (10)

- *Armeria filicaulis* subsp. *trevenqueana* Nieto Feliner.
- *Centaurea bombycina* subsp. *xeranthemoides* (Lange in Willk. & Lange). Blanca, Cueto & M.C. Quesada.
- *Erodium astragaloides* Boiss. & Reut.
- *Erodium boissieri* Coss.
- *Helianthemum apenninum* subsp. *estevei* (Peinado & Mart. Parras) G. López.
- *Helianthemum pannosum* Boiss.
- *Hippocrepis nevadensis* (Hrabetova) Talavera & E. Domínguez.
- *Lomelosia pulsatilloides* subsp. *pulsatilloides* (Boiss.) Greuter & Burdet.
- *Odontites viscosus* subsp. *granatensis* (Boiss.) Bolliguer.
- *Tanacetum funkii* Schultz Bip. ex Willk. in Willk. & Lange.

TAXONES SUBENDÉMICOS (1)

- *Chamaespartium undulatum* (Ern) Talavera & L. Sáez (SN+ pequeña población en Sierra de Huétor).

OTROS ENDEMISMOS DEL SECTOR PRESENTES EN SN (2)

- *Centaurea bombycina* subsp. *bombycina* Boiss. ex DC.
- *Thymelaea tartonraira* subsp. *austroiberica* Lam.

ELEMENTOS DEL SECTOR NEVADENSE

TAXONES ENDÉMICOS EXCLUSIVOS (60)

- *Agrostis canina* subsp. *granatensis* Romero García, Blanca & C. Morales.
- *Agrostis nevadensis* Boiss.
- *Alchemilla fontqueri* Rothm.
- *Alyssum nevadense* Wilmott ex PW. Ball & T.R. Dudley.
- *Androsaceae vitaliana* subsp. *nevadensis* (Chiarugi) Luceño.
- *Arabis margaritae* Talavera.
- *Arenaria nevadensis* Boiss. & Reut.
- *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* (Bory) H. Lindb. fil.
- *Armeria filicaulis* subsp. *nevadensis* Nieto Feliner, Rosselló & Fuertes.
- *Armeria splendens* (Lag. & Rodr.) Webb.
- *Artemisia granatensis* Boiss.
- *Campanula rotundifolia* subsp. *willkommii* (Witasek) Blanca.
- *Carduus carlinoides* subsp. *hispanicus* (Kazmi) Franco.

Tabla 1. (Cont.). Listado de los elementos florísticos endémicos (exclusivos del área) y subendémicos (presentes en otras sierras próximas y en SN-Sierra Nevada) de cada unidad biogeográfica (sectores) presentes en Sierra Nevada.

- *Cerastium alpinum* subsp. *aquaticum* (Boiss.) Martínez Parras & Molero Mesa.
- *Cerastium alpinum* subsp. *nevadense* (Pau) Martínez Parras & Molero Mesa.
- *Chaenorhynchium glareosum* (Boiss.) Willk.
- *Draba hispanica* subsp. *laderoi* Rivas Mart. & al.
- *Erigeron frigidus* Boiss. in DC.
- *Erysimum nevadense* Reut.
- *Festuca clementei* Boiss.
- *Festuca frigida* (Hack.) K. Richter.
- *Festuca pseudoeskia* Boiss.
- *Gentiana pneumonanthe* subsp. *depressa* (Boiss.) Malag.
- *Hippocrepis prostrata* Boiss.
- *Holcus caespitosus* Boiss.
- *Nevadensia purpurea* (Lag. & Rodr.) Rivas Mart.
- *Iberis carnosa* subsp. *embergeri* (Serve) Moreno.
- *Jasione amethystina* Lag. & Rodr.
- *Koeleria dasyphylla* subsp. *nevadensis* (Hack.) Romero Zarco.
- *Laserpitium latifolium* subsp. *nevadensis* Mart. Lirola, Molero Mesa & Blanca.
- *Laserpitium longiradium* Boiss.
- *Lepidium stylatum* Lag. & Rodr.
- *Leucanthemopsis pectinata* (L.) G. Lopez & Ch. E. Jarvis.
- *Linaria glacialis* Boiss.
- *Linaria aeruginea* subsp. *nevadensis* (Boiss.) Boiss. & Reut.
- *Moehringia fontqueri* Pau.
- *Nepeta nepetella* L. subsp. *laciniata* (Willk.) Aedo.
- *Pedicularis comosa* L. subsp. *nevadensis* (Pau) A. M. Romo.
- *Pedicularis verticillata* subsp. *caespitosa* (Webb) I. Soriano.
- *Phleum brachystachyum* subsp. *abbreviatum* (Boiss.) Gamisans, Romero García & C. Morales.
- *Pimpinella procumbens* (Boiss.) Pau.
- *Pinguicula nevadensis* (Lindb.) Casper.
- *Plantago nivalis* Boiss.
- *Poa minor* subsp. *nevadensis* Nannf.
- *Ranunculus acetosellifolius* Boiss.
- *Ranunculus angustifolius* subsp. *alismoides* (Bory) Malag.
- *Ranunculus cherubicus* subsp. *girelai* Fern.Prieto, Molero Mesa, Muñoz Díaz & Sanna.

Tabla 1. (Cont.). Listado de los elementos florísticos endémicos (exclusivos del área) y subendémicos (presentes en otras sierras próximas y en SN-Sierra Nevada) de cada unidad biogeográfica (sectores) presentes en Sierra Nevada.

- *Reseda complicata* Bory.
- *Sagina saginoides* subsp. *nevadensis* (Boiss. & Reuter) Greuter & Burdet.
- *Salix hastata* subsp. *sierrae-nevadae* Rech. fil.
- *Sarcocapnos speciosa* Boiss.
- *Saxifraga nevadensis* Boiss.
- *Scorzoneroides microcephala* (Boiss.) Hohb.
- *Senecio nevadensis* Boiss. & Reut.
- *Tephroseris elodes* Boiss. in DC.
- *Thlaspi nevadense* Boiss. & Reut.
- *Thymus serpylloides* subsp. *serpylloides* Bory.
- *Trisetum antoni-josephii* Font Quer & Muñoz Medina.
- *Trisetum glaciale* (Bory) Boiss.
- *Viola crassiuscula* Bory.

TAXONES SUBENDÉMICOS (11)

- *Avenula laevis* (Hack.) Holub (SN+Filabres).
- *Carex camposii* Boiss. & Reuter (SN+Filabres).
- *Centaurea pulvinata* (Blanca) Blanca (SN+Baza y Filabres).
- *Cytisus galianoi* Talavera & Gibbs (SN+Filabres).
- *Coincya monensis* subsp. *nevadensis* (Wilk.) Leadlay (SN+Filabres).
- *Erodium rupicola* Boiss. (SN+Filabres).
- *Genista versicolor* Boiss. (SN+Baza y Filabres).
- *Gentiana sierrae* Briq. (SN+Baza).
- *Lotus corniculatus* subsp. *glacialis* (Boiss.) Valdés (SN+ Baza y Filabres).
- *Potentilla nevadensis* Boiss. (SN+Baza).
- *Sempervivum minutum* (Kunze ex Wilk.) Nyman ex Pau (SN+Baza y Filabres).

ELEMENTOS DEL SECTOR ALPUJARRO-GADORENSE

TAXONES ENDÉMICOS EXCLUSIVOS (1)

- *Limonium ugijarense* Erben.

OTROS ENDEMISMO DEL SECTOR PRESENTES EN SN (4)

- *Centaurea gadorensis* Blanca.
- *Centaurea kunkeli* García-Jacas.
- *Lavatera oblongifolia* Boiss.
- *Teucrium hieronymi* Senen.

Tabla 1. (Cont.). Listado de los elementos florísticos endémicos (exclusivos del área) y subendémicos (presentes en otras sierras próximas y en SN-Sierra Nevada) de cada unidad biogeográfica (sectores) presentes en Sierra Nevada.

ELEMENTOS DEL SECTOR ALMERIENSE

OTROS ENDEMISMOS DEL SECTOR PRESENTES EN SN (4)

- *Chaenorhinum grandiflorum* subsp. *grandiflorum* (Coss.) Willk.
- *Coris hispanica* Lange.
- *Euzomodendrum bourgeanum* Coss.
- *Teucrium eriocephalum* subsp. *almeriense* (C.E. Hubb. & Sandwich) T. Navarro & Rosúa.

ELEMENTOS PRESENTES EN VARIOS SECTORES

- *Artemisia alba* subsp. *nevadensis* (Wilk.) Blanca & Morales (Malacitano-Almijareense y Guadiciano-Bacense).
- *Herniaria boissieri* Gay subsp. *boissieri* (Nevadense y Alpujarro-Gadoreense).
- *Narcissus nevadensis* Pugley subsp. *nevadensis* (Nevadense, Malacitano-Almijareense y Guadiciano-Bacense).
- *Primula elatior* (L.) L. subsp. *lofthousei* (Hesl.-Herr.) W.W. Sm. & Fletcher (Nevadense y Guadiciano-Bacense).
- *Scorzoneroideis nevadensis* (Lange) Greuter (Nevadense y Guadiciano-Bacense).

El sector Malacitano-Almijareense se presenta en la zona oeste y noroeste de Sierra Nevada desde Nigüelas a La Peza, y está caracterizado por materiales básicos dominados por calizas y dolomías. Su margen altitudinal oscila entre los 700 metros en la base oeste hasta unos 2000 metros en las cimas de Miguelejos, Collado de las Sabinas, Trevenque y Alayos de Dílar, con termotipos desde el mesomediterráneo al oromediterráneo y ombrotipos entre el seco y el subhúmedo. En Sierra Nevada se encuentran 13 especies endémicas de este sector, siendo 10 de ellas endemismos exclusivos de Sierra Nevada. Destacan en este sector interesantes áreas de dolomías fracturadas (arenales del Trevenque y Alayos de Dílar) que concentran una de las floras más peculiares de Sierra Nevada, con muchas especies endémicas exclusivas de áreas restringida, como *Erodium astragaloides* Boiss. y Reut., *Erodium boissieri* Coss., o *Armeria filicaulis* subsp. *trevenqueana* Nieto Feliner.

El sector Alpujarro-Gadoreense se presenta en la vertiente sur de Sierra Nevada, en la zona de las Alpujarras, extendiéndose hacia el litoral por el

sur y hacia la Sierra de Gádor por el sureste. En Sierra Nevada ocupa las zonas basales del sur, ascendiendo hasta los 1400 metros en las Alpujarras granadinas y a los 1900 metros en Laujar de Andarax en Almería. Se desarrolla mayoritariamente sobre materiales calizos, aunque también presenta intercalaciones de filitas y esquistos. El termotipo dominante es el mesomediterráneo, aunque presenta zonas supramediterráneas y otras termomediterráneas en las cuencas de los ríos Grande de Adra y Andarax. Como ombrotipos domina el seco, con presencia más escasa del subhúmedo y semiárido. Dentro de los endemismos alpujarro-gadorenses se pueden encontrar en Sierra Nevada *Lavatera oblongifolia* Boiss., *Centaurea gadorensis* Blanca, *Centaurea kunkeli* García Jacas y el endemismo local *Limonium ugijarense* Erben, limitado a las margas subsalinas del entorno de Ugíjar, en la frontera entre Sierra Nevada y la Contraviesa. El sector Guadiciano-Bacense se extiende por el noroeste de la provincia de Granada y el norte de Almería, incluyendo las depresiones semiáridas de Guadix y Baza. Su presencia en Sierra Nevada es puntual, apareciendo en determinados enclaves silíceos de las zonas basales que colindan con la depresión de Guadix y el Marquesado del Zenete. Cuenta con pequeñas extensiones dominadas por pinares de repoblación y matorrales enriquecidos en algunas especies características del Guadiciano-Bacense, como *Astragalus clusianus* Soldano.

Patrones de áreas de endemismos: *Hotspots* en Sierra Nevada

El concepto de *hotspot* (Myers et al., 2000) ha sido utilizado ampliamente desde su definición y se han identificado *hotspots* de biodiversidad utilizando diversos criterios, siendo uno de los más frecuentes el de endemidad (Huang et al., 2012; Kraft et al., 2010). Esto se debe a que los táxones endémicos constituyen un grupo central para la conservación, ya que las especies de distribución restringida se encuentran con frecuencia amenazadas (i.e., Laffan y Crisp, 2003), y porque las áreas ricas en endemismos suelen presentar una alta riqueza de especies en general (Whittaker et al., 2001; Cowling et al., 2003). A su vez, la diversidad de especies se correlaciona positivamente con la diversidad en otros niveles de organización, como la diversidad genética (Chiarucci et al., 2011; Vellend, 2003). Además, las especies endémicas al ser un grupo limitado, suele haber más datos sobre su presencia precisa para un territorio dado que de otras especies de flora de amplia distribución, y esta información es clave para la identificación de *hotspots*.

Detectar *hotspots* más pequeños dentro de *hotspots* más amplios es una herramienta fundamental para maximizar la efectividad de la inversión en conservación (Brooks et al., 2006). Como se ha mencionado, dentro del *hotspot* de la Cuenca del Mediterráneo (uno de los *hotspots* definidos por Myer et al., 2000) se han localizado ciertas regiones que presentan los niveles más altos de diversidad y originalidad de la flora mediterránea, *hotspots* regionales (Médail y Quézel, 1997), así como una serie de refugios filogeográficos para plantas dentro de ellos (Médail y Diadema, 2009). La alta tasa de endemismos regionales es, quizás, la característica principal de la flora mediterránea, ya que cerca del 60% de todos los táxones autóctonos son endémicos mediterráneos y la mitad de ellos presentan una distribución muy restringida (Thompson, 2005). Por ello, en base a la riqueza de especies endémicas, Cañadas et al. (2014) identificaron *hotspots* dentro de dos de los *hotspots* mediterráneos definidos por Médail y Quézel (1997): el complejo Bético-Rifeño y el de las islas Tirrénicas. En particular, localizaron lo que denominaron «micro-*hotspots*» dentro de la zona Bética y de Cerdeña (una de las islas Tirrénicas) conteniendo más del 20% de la flora endémica de cada región. Todos los micro-*hotspots* identificados correspondían a áreas montañosas, y Sierra Nevada, concretamente la zona denominada Nevado-Filábride, contó con el mayor número de especies endémicas (110 taxones) albergando el 34% de la flora endémica bética en el 7,6% de su superficie. Sierra Nevada es sin duda una montaña clave para la conservación de la flora Mediterránea, con 71 táxones endémicos exclusivos. Además, de los 2.353 táxones totales presentes (Lorite, 2016), 288 (12,2%) están en alguna categoría de amenaza, siendo la situación de 140 de ellos especialmente preocupante (En Peligro Crítico, En Peligro o Vulnerables). Las áreas de montaña son particularmente importantes en términos de conservación de diversidad de plantas (Körner y Spehn, 2002; Körner, 2004; Molau, 2004) y, de hecho, 16 de los 25 *hotspots* de biodiversidad del mundo se encuentran en montañas (Myers et al., 2000). Como ya se ha indicado en anteriores apartados, los ecosistemas de montaña han experimentado un alto grado de diversificación de especies como resultado del aislamiento geográfico y la gran diversidad de hábitats a lo largo de gradientes altitudinales. Como resultado, actualmente combinan diversidad y originalidad, con una mezcla entre endemismos de área restringida (Hobohn, 2014) y especies relictas (Habel y Ashman, 2010), tal y como ocurre en Sierra Nevada.

Dando un paso más en la resolución espacial, Cañadas et al. (2014) calcularon la riqueza en especies endémicas béticas en cuadrículas de 1 km X 1 km y denominaron «nano-*hotspots*» a todas las que contenían al menos el 5% de los táxones endémicos, identificando 23 cuadrículas que cumplían

este requisito y que en total albergaban el 30% de la flora endémica bética, a pesar de que representaban solo el 0,07% de la superficie regional (Figura 7). La identificación de nano-*hotspots* es clave para apoyar la toma de decisiones, ya que los recursos destinados a la conservación del medio natural suelen ser escasos; así, por ejemplo, esta herramienta puede facilitar la detección de déficits en la zonificación de un espacio natural protegido. En concreto, para el caso del Parque Nacional de Sierra Nevada los nano-*hotspots* se localizaron principalmente en los picos más altos de la parte occidental (e.g., Mulhacén, Cerro de los Machos, Veleta, Tozal del Cartujo, Lavaderos de la Reina, Tajos Negros) así como en los afloramientos dolomíticos de mayor altitud (Trevenque), estando todos ellos dentro de las zonas de máxima protección (zonas de reserva) de acuerdo con la planificación vigente del espacio natural. También la localización de estos *hotspots* de área más restringida podría favorecer la adopción de medidas de gestión apropiadas frente perturbaciones antrópicas, como el incremento de la presión turística o el sobrepastoreo, que afectan a la conservación de la biodiversidad de Sierra Nevada. En la misma línea, Vargas et al., (2013) sugieren que una política de microrreservas en base al número de especies, diversidad de hábitats y diversidad genética, sería una estrategia interesante para preservar el patrimonio natural de este Parque Nacional de una manera más eficiente y con un menor coste.

Por otro lado, analizar qué condiciones ambientales favorecen la localización de *hotspots* de área restringida puede facilitar la detección de amenazas específicas, lo que constituye igualmente una prioridad en la conservación (Brooks et al., 2006). Por ello, también se exploró el papel de los factores ambientales como condicionantes de la riqueza en plantas vasculares endémicas (Cañadas et al., 2014), encontrando relaciones consistentes con las variables predictoras analizadas tanto a nivel de región (Zona Bética y Cerdeña) como a nivel de macizo (Sierra Nevada y Gennargentu). En términos generales, la riqueza en plantas endémicas aumentó con la altitud, la precipitación anual, la precipitación en el período más seco y la baja temperatura, variables muy relacionadas entre sí. Así, la mayoría de los nano-*hotspots* identificados se ubicaban en las cuadrículas de más altitud, más frías y más lluviosas (ver Figura 7). En los sistemas montañosos de todo el mundo, la biodiversidad general a menudo disminuye de altitudes medias a altas (Sanders y Rahbek, 2012), mientras que el porcentaje de especies endémicas generalmente aumenta con la altitud (Vetaas y Grytnes, 2002; Essl et al., 2009; Steinbauer et al., 2012). Estos resultados concuerdan con otros trabajos que exploran la riqueza de plantas en el sur de Europa (i.e., Moreno y Sainz Ollero, 1992; Lobo et al., 2001), donde los picos

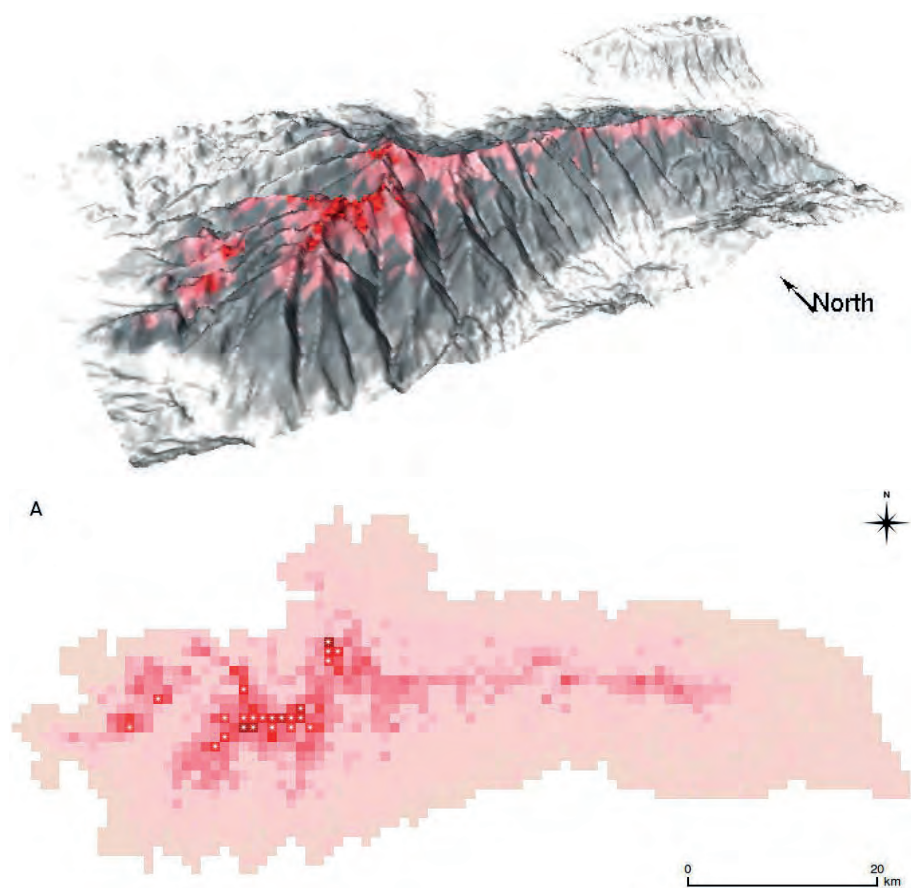


Figura 7. Distribución de la riqueza de especies de plantas endémicas en Sierra Nevada. Los puntos rojos simbolizan los nano-hotspots identificados.

más altos y aislados albergan un grado de endemidad superior al de Europa del norte (Myklestad y Birks, 1993). La elevada presencia de táxones de distribución restringida en altitud se ha vinculado al aislamiento, ya que las condiciones son adecuadas para la especiación y el refugio de elementos que se originan en linajes distribuidos en latitudes más altas, probablemente reflejando respuestas a cambios climáticos pasados (Bell et al., 2010; Nogué et al., 2013), tal y como hemos argumentado en anteriores secciones. Sin embargo, parte de la variabilidad de la riqueza de especies endémi-

cas no era explicada por factores altitudinales y / o climáticos; así algunos de los nano-*hotspots* se desviaban del patrón general al encontrarse en altitudes menores, pero en afloramientos calizo-dolomíticos. Estos casos concuerdan con los estudios que muestran una mayor tasa de endemidad o riqueza general, en sustratos rocosos calcáreos que en otros tipos de sustratos (Essl et al., 2009; Wohlgemuth, 1998).

El hecho de que la mayor parte de los nano-*hotspots* se encontrasen en las altas cumbres los hace particularmente vulnerables al cambio climático. Se ha confirmado que los rápidos aumentos de temperatura están generando migraciones de plantas hacia cotas más elevadas (Le Roux y McGeoch, 2008); sin embargo, las especies endémicas de alta montaña no pueden adoptar la estrategia de migración vertical (La Sorte y Jetz, 2010), como veremos en la sección siguiente. También, la localización de *hotspots* de área restringida podría favorecer la adopción de medidas de gestión apropiadas frente perturbaciones antrópicas como el incremento de la presión turística o el sobrepastoreo, que pueden afectar a la conservación de la biodiversidad en de un espacio natural protegido como Sierra Nevada.

Procesos y patrones biogeográficos de cambio de la flora en el futuro

Las altas montañas del mundo, por presentar complejos gradientes bióticos y abióticos, son excepcionales laboratorios para el estudio de los efectos del cambio global y, en particular, los del cambio climático (Grabherr et al., 1994; Spehn et al., 2002). Es necesario entender los posibles efectos y las pautas espaciales del cambio climático en las montañas (Nogués-Bravo et al., 2007) y, especialmente, evaluar los efectos del cambio climático sobre la distribución de la biodiversidad y el aumento del riesgo de extinción (Macleod y Wilson, 2011; Gottfried et al., 2012). Es por ello que Sierra Nevada está siendo estudiada y monitorizada por numerosos grupos de investigación para entender las variaciones de los patrones ambientales por causa del cambio climático. Así, por ejemplo, el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (<http://wiki.obsnev.es/index.php/Objetivos>; Zamora et al., 2017) evalúa sus efectos y realiza el seguimiento de multitud de parámetros biofísicos de toda la sierra, o el proyecto *Global Observation Research Initiative in Alpine Environments* (Proyecto GLORIA, <https://www.gloria.ac.at/>) hace un seguimiento del cambio en los ambientes alpinos.

El cambio climático puede tener influencia sobre la distribución geográfica de táxones, pudiendo producirse migraciones desde altitudes inferior-

res o viceversa, extinciones locales y, en general, cambios en el marco de las relaciones de competencia, lo que provocaría alteraciones en la composición y riqueza específica y en la estructura y función de las comunidades. En cuanto a la flora, los modelos de cambio climático disponibles predicen consecuencias sobre las especies vegetales en las montañas (Grabherr et al., 1994; Thuiller et al., 2005), que pueden ser especialmente severas en las de clima mediterráneo (Pauli et al., 2012). Sobre la respuesta de las plantas, existen estudios de campo basados en datos históricos incidentales de un número limitado de sitios (Gottfried et al., 2012). Varios de estos estudios previos se realizaron en montañas, donde se ha demostrado un aumento de la riqueza de plantas (Walther et al. 2005; Pauli et al., 2007), lo que es coincidente con las proyecciones de los modelos de distribución que sugieren ascensos altitudinales de los táxones inducidos por el calentamiento (Peñuelas y Boada, 2003; Thuiller et al., 2005; Engler et al., 2011). Este aumento acelerado de la riqueza de especies en las cumbres montañosas demuestra que la aceleración del cambio biótico inducido por el clima (llamada *Great Acceleration*) tiene consecuencias potencialmente de largo alcance, no sólo para la biodiversidad, sino también para el funcionamiento y los servicios de los ecosistemas (Steinbauer et al., 2018). Pero, mientras que en montañas de biomas templado-fríos se incrementa la riqueza de especies ligada al calentamiento global, en las montañas mediterráneas parece que existe una tendencia contraria, observándose un descenso en la riqueza de especies probablemente debido a una disminución en la disponibilidad de agua producida por el calentamiento y a la elevada presencia de especies endémicas adaptadas a unas condiciones específicas (Pauli et al. 2012; Winkler et al., 2016).

La flora mediterránea de alta montaña es altamente sensible a las alteraciones del hábitat y a las interacciones bióticas y, por tanto, está sufriendo graves amenazas de extinción. Desde que Boissier estudiara la flora de Sierra Nevada a mediados del s. XIX, se ha detectado en las altas cumbres una mayor riqueza de especies (65 táxones), con la intrusión de nuevos, escasos o muy raros táxones de altitudes más bajas que se están adaptando a las actuales condiciones más favorable en las cumbres (Molero y Fernández, 2010). Sin embargo, en muestreos de riqueza llevados a cabo entre 2001 y 2008 en algunas cimas de Sierra Nevada (por encima de 2800 m), se obtuvieron 5 especies menos en 2008 de las 65 iniciales (año 2001), de las que 4 eran endémicas (de las 39 endémicas iniciales) (Pauli et al., 2012). En este sentido, Fernández et al. (2010) indicaron que especies como *Erigeron frigidus* Boiss., o *Trisetum glaciale* (Bory) Boiss. (Figura 4), endémicas de las más altas cumbres nevadenses, tendrán graves

dificultades para sobrevivir si las tendencias de cambio climático continúan. Además, Fernández et al. (2012) destacan el alto grado de endemismo (entre 23% en áreas más bajas, y hasta 67% en más altas) en las zonas bioclimáticas más elevadas y frías de Sierra Nevada, y alertan sobre la extrema vulnerabilidad de dicha flora endémica a los impactos del calentamiento climático. Existe otro factor de amenaza para la conservación de las especies endémicas o relictas en Sierra Nevada, como es el contacto secundario entre especies de montaña y especies de zonas bajas filogenéticamente próximas. Esta circunstancia está originando una «extinción silenciosa» de las especies de montaña debido a estos procesos de hibridación, fenómeno que ya afecta a 26 de los 100 táxones endémicos de Sierra Nevada (Gómez et al., 2015). En los rangos altitudinales por encima de los 3000 m en Sierra Nevada, Mendoza-Fernández et al. (2019) indican que se presenta una mayor concentración de táxones amenazados y un agravamiento de sus categorías de amenaza.

Como efecto del calentamiento climático en Sierra Nevada, se han simulado las tendencias potenciales en la idoneidad del hábitat de especies vegetales clave (*Quercus rotundifolia* Lam., *Quercus pyrenaica* Willd., *Juniperus communis* L., *Genista versicolor* Boiss., *Festuca clementei* Boiss. (Figura 4), y *Festuca pseudoeskia* Boiss.), que ocupan diferentes pisos de vegetación (cinturones altitudinales) (Benito et al., 2011). Estas simulaciones se basan en modelos de distribución de las especies (Guisan y Zimmerman, 2000), que son una herramienta útil para investigar las especies raras y en peligro de extinción (Guisan y Thuiller, 2005; Benito et al., 2009), así como las variables ambientales que las afectan, para predecir especialmente las respuestas de las especies frente al cambio climático (Franklin, 2009). Benito et al. (2011) obtienen que, por un lado, con el calentamiento climático se pronostica un ascenso de las condiciones idóneas (nicho térmico) de los táxones, con una tasa de 11,57 m/año. Y por otro, que el hábitat adecuado para las especies clave que habitan en las zonas de cumbre (pastizales psicroxerófilos y piornales orófilos), que es donde se encuentran la mayoría de las especies endémicas y/o raras, puede desaparecer antes de mediados de siglo. Las otras especies clave consideradas (propias de encinares y melojares) muestran una pérdida de moderada a drástica del hábitat adecuado, dependiendo del escenario de cambio climático considerado. En este estudio, se introdujo el concepto de idoneidad diferencial del hábitat para los análisis del impacto potencial del cambio climático (Benito et al. 2011).

Un paso más allá es simular la capacidad de migración de especies vegetales debido al cambio climático, lo cual proporciona una estimación rea-

lista de la posible disminución o del colapso de sus áreas de distribución. Actualmente, a los modelos de distribución de especies se añaden variables poblacionales, como capacidad de dispersión, interacciones bióticas, potencial de adaptación a las restricciones abióticas, etc., modelos eco-evolutivos que puede aplicarse para lograr una imagen más precisa de los impactos potenciales del cambio climático y otras amenazas a la biodiversidad (Alexandre et al., 2019). En el caso de *Linaria glacialis* Boiss., Blanco-Pastor et al. (2013) han detectado que las condiciones futuras de calentamiento climático causarán contracciones severas del rango de distribución y que la diversidad genética no disminuirá al mismo ritmo que el rango de distribución. Indican que el mantenimiento de grandes poblaciones efectivas a través de altas tasas de mutación y altos niveles de flujo genético puede promover la resiliencia de especies de plantas de las zonas más altas cuando se enfrentan al calentamiento global. Sin embargo, sin analizar la diversidad genética, Benito et al. (2014) concluyen que muchas especies que habitan en las cotas más altas de las montañas y con un bajo rango de dispersión (i.e., para migrar hacia las cumbres) van a mostrar la mayor probabilidad de desaparición.

Las especies endémicas de los hábitats de alta montaña de Sierra Nevada se encuentran entre las más amenazadas de la flora europea, ya que estos táxones no pueden migrar debido a la falta de hábitat adecuado en las proximidades de su distribución actual. Por tanto, continuar el estudio y comprender la variabilidad en los procesos que afectan a los patrones biogeográficos debido a los cambios ambientales en el futuro, es de gran interés para el monitoreo, la gestión y la conservación de la flora de Sierra Nevada.

Conclusiones

El interés e importancia fitogeográfica de Sierra Nevada viene determinada por su situación geográfica estratégica, habiendo actuado de encrucijada y, por ello, habiendo recibido especies de procedencia muy diversa (esteparia oriental, norteafricana, boreal y alpina, etc.). Por ello, ha constituido un refugio durante los periodos glaciares e interglaciares donde pudieron salvarse de la extinción gran número de especies, por la gran variedad de nichos ecológicos que encierra. Se han podido establecer especies de requerimientos muy diversos, habiendo promovido la diversificación de especies ancestrales, originando endemismos exclusivos del macizo nevadense, causados por el aislamiento geográfico, ecológico y biológico.

Abrimos una ventana para seguir investigando en los componentes de la fitodiversidad de Sierra Nevada, a entender la rareza biogeográfica, incluyendo no sólo a los endemismos, sino a las especies relictas y las disyuntas, además de otros aspectos biogeográficos históricos y de dinámicas de la biodiversidad en el futuro. El éxito de la conservación de la biodiversidad depende de nuestra capacidad para comprender y predecir la distribución de la biodiversidad y sus propiedades, en particular en puntos calientes de biodiversidad como es Sierra Nevada.

Rareza y endemidad en la flora vascular de Sierra Nevada

Gabriel Blanca¹, Miguel Cueto² y Ana Teresa Romero¹

Resumen

Sierra Nevada es el centro de diversidad vegetal más importante de la Región Mediterránea occidental; las 2353 plantas vasculares que se han catalogado hasta la actualidad, constituyen el 39,3 % de la flora española peninsular, con solo una extensión equivalente al 0,4 % de dicho área, y el 7 % de la flora de la Región Mediterránea, con una extensión inferior al 0,01 % de la misma; además, un centenar de esas plantas son endémicas de Sierra Nevada, y la presencia en Andalucía de otras 170 no endémicas se limita a las poblaciones nevadenses. Entre las causas de la diversidad florística se señalan su localización estratégica, por donde han pasado muy diversas corrientes migratorias, aportando elementos tan excepcionales como las denominadas especies bético-magrebíes, alpinas y ártico-alpinas, constituyendo además un lugar de refugio donde han podido establecerse especies de muy diversas procedencias gracias a la existencia de 5 pisos termoclimáticos y a los tipos de sustrato presentes. Por otra parte, la efectividad del aislamiento geográfico y la brusquedad de gradientes ecológicos han contribuido a la formación de nuevas especies.

Palabras clave: Sierra Nevada, flora vascular, diversidad vegetal, endemismo.

Introducción

La flora vascular de Sierra Nevada (en lo que sigue se mencionará solo flora), ha focalizado la atención de los botánicos desde las primeras crónicas disponibles de mediados del siglo XVIII proporcionadas por Francisco Fernández Navarrete y José Quer y Martínez. Del primer cuarto del siglo XIX fueron de gran importancia y repercusión las visitas de Guillermo Thalacker, Simón de Rojas Clemente, Jean Baptiste Bory de Saint Vincent y Philipp

1. Departamento de Botánica, Universidad de Granada
 2. Departamento de Biología y Geología, CECOUAL, Universidad de Almería
- Autor para correspondencia: gblanca@ugr.es



Figura 1. Algunos de los endemismos descritos por Boissier en Sierra Nevada: a) *Artemisia granatensis*; b) *Erigeron frigidus*; c) *Linaria glacialis*; d) *Plantago nivalis*; e) *Ranunculus acetosellifolius*; f) *Saxifraga nevadensis*.

Barker Webb. Fue probablemente este último autor quien despertó el interés por la flora nevadense a Pierre Edmond Boissier, sin duda el autor más importante en lo que se refiere al estudio y exploración de la flora nevadense, que en el año 1837 realizó tres visitas a Sierra Nevada, describiendo

más de medio centenar de nuevas especies y numerosas variedades (Blanca, 1987, 1991), entre ellas endemismos tales como (Figura 1) *Artemisia granatensis* Boiss., *Erigeron frigidus* Boiss., *Festuca clementei* Boiss., *Haenselera granatensis* Boiss. [= *Rothmaleria granatensis* (Boiss.) Font Quer], *Helianthemum pannosum* Boiss., *Laserpitium longiradium* Boiss., *Lavatera oblongifolia* Boiss., *Linaria glacialis* Boiss., *Plantago nivalis* Boiss., *Ranunculus acetosellifolius* Boiss., *Santolina elegans* Boiss., *Saxifraga nevadensis* Boiss., etc. Sus publicaciones, junto a las de Heinrich Moritz Willkomm o Mariano del Amo y Mora, despertaron el interés de los numerosos botánicos que en el siglo XX visitaron la sierra, empezando por Carlos Pau Español, que visitó Sierra Nevada en 1902 y 1908 (Pau, 1909).

Desde entonces, los trabajos sobre la flora nevadense han sido innumerables, tanto en su estudio como en su protección; entre los de síntesis más recientes pueden señalarse los de Blanca y Valle (1988), Molero Mesa y Pérez Raya (1987), Chacón Montero y Rosúa Campos (1996), Blanca et al. (1998, 2002) y Lorite (2016). Ese nivel de interés por la flora de Sierra Nevada se justifica por las peculiares características geográficas, orográficas, edáficas y bioclimáticas que conforman una flora de gran riqueza y singularidad.

Rareza y singularidad

La flora de Sierra Nevada incluye 2321 táxones (2063 especies y 258 subespecies; Lorite, 2016). Estas cifras confieren al macizo nevadense la categoría de centro de diversidad vegetal más importante de la Región Mediterránea occidental (Heywood, 1995; Blanca et al., 1998, 2002; Pérez-García et al., 2007); indican que en Sierra Nevada está representado el 7% de la flora de la Región Mediterránea, con una extensión inferior al 0,01% de dicho área (Blanca y Algarra, 2011); el 39,3% de la flora española peninsular (Aedo et al., 2013), con una extensión equivalente al 0,4% de dicho área; el 52,3% de la flora andaluza (Cueto et al., 2018), con una extensión del 2,4% de esa área, o el 62,3% de la flora de Andalucía oriental (Cueto et al., 2014), con una extensión aproximada del 5% de dicha región.

Pero la importancia de la flora de Sierra Nevada no radica solamente en el número de vegetales representados, sino también en el elevado número de ellos que son exclusivos del macizo, los denominados endemismos «nevadenses» (Tabla 1). Alrededor de un centenar de plantas son endémicas de Sierra Nevada (Blanca, 1996; Blanca et al., 2002; Cueto et al., 2014; Lorite, 2016), pero además en la zona de cumbres entre el 30-40% de la flora que allí se encuentra es exclusiva del macizo, aunque re-

Tabla 1. Comparativa del número de táxones endémicos exclusivos de Sierra Nevada —o con alguna población en territorios limítrofes— en relación con el resto de Andalucía.

	N.º endemismos	%
Andalucía	464	
Andalucía oriental	353	76'1
Andalucía occidental	34	7'3
SIERRA NEVADA	100	21'5

sulta más sorprendente que en determinadas condiciones ecológicas, como los cascajares (pedregales relativamente móviles situados en fuertes pendientes), y los tajos de los roquedos, el porcentaje se eleva hasta un 80% (Blanca y Algarra, 2011).

Molero Mesa et al. (1996) y Fernández Calzado et al. (2012), que estudiaron el piso cacuminal de Sierra Nevada, señalaron que la riqueza florística decrece con la altitud, al tiempo que se incrementa el porcentaje de táxones endémicos, desde el 23% en las altitudes inferiores hasta el 67% en la zona de cumbres. También Buirra et al. (2017) han señalado a Sierra Nevada como el territorio peninsular con los valores más altos de especies ibéricas endémicas, alrededor de 300, de las que, como se ha dicho, unas 100 son exclusivas del macizo.

Otro interesante aspecto que merece ser destacado es que en Sierra Nevada se presentan alrededor de 276 táxones que no habitan en ninguna otra localidad de Andalucía. Si de esta cifra se detraen los endemismos, quedan más de 170 táxones no endémicos cuya presencia en Andalucía se limita a las poblaciones nevadenses. Morales Torres (1988) realizó un perfil de la flora nevadense destacando las especies más significativas, tanto endémicas como raras o singulares por diversas razones. Del mismo modo, Quézel (1996) lo hizo con los hábitats más característicos de las cumbres nevadenses, señalando su rareza y su vulnerabilidad, así como la riqueza en especies endémicas y raras.

Por último, utilizando las sencillas categorías de abundancia propuestas por Willmanns y Rasbach (1973), resulta que más del 40% de la flora de Sierra Nevada está constituido por especies raras (con varias localidades, pero escasas, o especies con pocas localidades, pero localmente abundantes), o muy raras (con pocas poblaciones que incluyen pocos individuos),

lo que es indicativo de la singularidad de la flora nevadense y supone importantes retos en relación con su conservación.

Localización estratégica

La riqueza florística de Sierra Nevada se debe, en primer lugar, a su localización geográfica, pues se combinan en ella la elevada altitud con su situación meridional en el continente europeo y la cercanía al Mediterráneo. Ha constituido en el pasado un lugar estratégico por donde han pasado muy diversas corrientes migratorias (Blanca, 1996; 1997). Aunque su historia geológica es relativamente reciente –unos 20 millones de años durante el Mioceno–, Sierra Nevada se ha perfilado como el macizo más elevado de la península ibérica a causa de los complejos acontecimientos orogénicos que han acontecido en el Mediterráneo occidental, combinando el empuje tectónico del continente africano sobre la península ibérica –que, hasta entonces, tenía su borde más meridional en Sierra Morena– con la fragmentación ancestral durante el Oligoceno (~30–25 Ma) de numerosas microplacas continentales que formaron parte del cinturón Herciniano (Córcega, Calabria, Cerdeña, arco Bético-Rifeño, Islas Baleares y la Cabilia argelina), que se desprendieron y comenzaron a derivar desde el margen oriental de la península ibérica y el sur de Francia hasta su ubicación actual (Rosenbaum et al., 2002; Alba-Sánchez, 2018). La evolución tectónica provocó que a finales del Mioceno y hasta el Plioceno superior (entre 6,5 y 5 Ma), el sur de la península ibérica quedase unido al continente africano; este proceso estuvo favorecido por la desecación parcial del Mediterráneo a consecuencia de los cambios climáticos, ya que se acentuó la aridez. A pesar de que la denominada crisis de salinidad del Messiniense, que aconteció en ese periodo, pudiese frenar en parte el intercambio de flora, a consecuencia de los mencionados procesos tectónicos y su situación, Sierra Nevada cuenta en su flora con numerosas especies iberonorteafricanas, o incluso las más específicas bético-magrebíes, que alcanzan en el macizo nevadense una representación de entre el 10–12 % de la flora total (Blanca, 1996; Blanca y Algarra, 2011), como por ejemplo *Acer granatense* Boiss., *Adenocarpus decoricans* Boiss., *Arenaria pungens* Lag., *Berberis hispanica* Boiss. y Reut., *Betula pendula* subsp. *fontqueri* (Rothm.) G. Moreno y Peinado, *Crocus nevadensis* Amo, *Digitalis obscura* L., *Erinacea anthyllis* Link, *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Küpfer, *Lonicera arborea* Boiss., *Ranunculus granatensis* Boiss., etc., entre las especies de montaña, o *Astragalus longidentatus* Chater, *Athamanta vayredana* (Font Quer) C. Pardo, *Carduncellus arborescens* (L.) Sweet, *Filago fusces-*

cens Pomel, *Galium ephedroides* Willk., *Launaea lanifera* Pau, *Logfia clementei* (Willk.) Holub, *Ophrys atlantica* Munby, etc., entre las de cotas inferiores.

A medida que Sierra Nevada se iba elevando, aparecerían nuevos biotopos a los que determinadas especies fueron adaptándose de modo gradual, lo que en combinación con un progresivo aislamiento respecto a las poblaciones que colonizaran otros macizos montañosos, provocaría la evolución lenta y divergente de algunas especies y el origen de muchos de los endemismos nevadenses. La evolución tectónica fue uno de los principales agentes para la dispersión y el aislamiento de muchas especies mediterráneas (Magri et al., 2017). En este sentido es ilustrativo el caso de *Erodium boissieri* Coss., endémico del Trevenque, Alayos y alrededores, zonas que forman parte de la denominada Sierra Nevada calcárea, cuyos parientes más próximos se encuentran en el norte de África (Guittonneau, 1972), que quedaron aislados sobre todo a partir de la apertura del Estrecho de Gibraltar a inicios del Plioceno (5,33 Ma).

Las glaciaciones del Pleistoceno

Si por su situación meridional en el continente europeo, cabría pensar que Sierra Nevada alberga únicamente la vegetación y la flora genuinamente mediterránea que caracterizan a otras montañas que se encuentran en la misma latitud, a consecuencia de su altitud se presentan especies propias de tierras mucho más septentrionales, que pudieron alcanzar Sierra Nevada durante las glaciaciones del Pleistoceno, que se inició hace 2,4-2,6 Ma.

Durante los períodos fríos pudieron llegar a las cumbres nevadenses muchas especies alpinas y ártico-alpinas (Figura 2) que, actualmente, presentan distribuciones disyuntas en las montañas más elevadas de Europa y cerca del círculo polar Ártico (Blanca, 1996, 1997). Entre las primeras pueden mencionarse *Aconitum burnatii* Gáyer (monte Oroel, Huesca, y Sierra Nevada), *Gentiana alpina* Vill. (Alpes, Pirineos y Sierra Nevada), *Pedicularis comosa* L. (montañas del centro y sur de Europa), *Pinguicula grandiflora* Lam. subsp. *grandiflora* (suroeste de Irlanda, montañas del suroeste de Europa, desde Galicia hasta el Jura, y Sierra Nevada), *Papaver lapeyrousianum* Guterm. y *Lomelosia pulsatilloides* (Boiss.) Greuter y Burdet (las dos últimas restringidas a los Pirineos y Sierra Nevada), y entre las ártico-alpinas, *Epilobium angustifolium* L. (zonas templadas y frías del hemisferio Norte), *Pedicularis verticillata* L. (circumártica y montañas del centro y sur de Europa), *Ranunculus glacialis* L. (norte y centro de Europa, Pirineos y Sierra Nevada),



Figura 2. Ejemplos de especies alpinas y ártico-alpinas presentes en Sierra Nevada: a) *Aconitum burnatii*; b) *Gentiana alpina*; c) *Pedicularis comosa*; d) *Saxifraga oppositifolia*; e) *Papaver lapeyrousianum*.

Saxifraga oppositifolia L. (norte de América, Groenlandia, Europa y Asia), *Sibbaldia procumbens* L. (circumártica y montañas del sur de Europa), *Thalictrum alpinum* L. (circumboreal y montañas de Europa, N de América y Asia), etc., cuyas localidades europeas más meridionales se presentan en Sie-

rra Nevada, que es además la única estación donde se encuentran en toda la mitad meridional de la península ibérica.

Durante los períodos interglaciares, más cálidos, al retirarse los hielos hacia una posición similar a la que ocupan en la actualidad, las especies que habían emigrado hacia el sur durante los períodos más fríos tendrían la doble posibilidad de volver de nuevo hacia el norte o ganar altitud en las montañas en busca de biotopos más frescos y lluviosos. De este modo, las cumbres de Sierra Nevada constituyen en la actualidad una especie de isla fría y húmeda, rodeada por un océano de calor y sequía, donde se encuentran las mencionadas especies alpinas y ártico-alpinas que han perdido todo contacto con el resto de sus congéneres (Blanca y Algarra, 2011). Debido a su aislamiento, las poblaciones nevadenses de algunas de estas especies han experimentado una evolución divergente, de modo que se han reconocido recientemente como táxones independientes, a menudo con el rango de subespecie, como es el caso de las dos especies de *Pedicularis* L. presentes en Sierra Nevada: *P. comosa* subsp. *nevadensis* (Pau) À.M. Romo y *P. verticillata* subsp. *caespitosa* (Webb) I. Soriano.

En algunos casos, la alternancia de períodos interglaciares y glaciares ha provocado, respectivamente, fases de aislamiento y contacto entre poblaciones de una misma especie o de diferentes especies, favoreciendo procesos de hibridación y evolución reticulada. En ocasiones, estos fenómenos han derivado en la aparición de nuevas combinaciones genéticas, que han dado origen a nuevos táxones. Son buenos ejemplos de estos fenómenos los descritos por Fuertes-Aguilar et al. (1999) y Nieto-Feliner et al. (2004) en el género *Armeria* Willd., y por Suárez-Santiago et al. (2007 a, b) en el género *Centaurea* L., que han operado en el caso de las endémicas *Armeria filicaulis* subsp. *nevadensis* Nieto Fel., Roselló y Fuertes, *A. filicaulis* subsp. *trevenqueana* Nieto Fel. y *Centaurea pulvinata* (Blanca) Blanca y *C. gadorensis* Blanca, todas ellas presentes en Sierra Nevada.

Estación de refugio

Las montañas del sur de la península ibérica, entre ellas Sierra Nevada, fueron relativamente poco afectadas por los glaciares (Blanca, 1996), por lo que no solo recibieron y albergaron las especies septentrionales, sino que también actuaron como refugios (Quézel, 1996), donde se salvaron de la extinción gran número de las especies de la flora terciaria (Médail y Diadema, 2009), que de otro modo habrían perecido ante la barrera que constituía el Mediterráneo para sus desplazamientos a posiciones más meridionales.

Las huellas glaciares en Sierra Nevada se localizan principalmente en los propios circos glaciares (llamados localmente «corrales»), es decir, en las cabeceras de los glaciares, por encima de los 2400-2500 m. de altitud (Gómez et al., 2001), límite de los hielos permanentes durante el máximo de la última glaciación, la Würmiense, hace unos 20.000 años. La laguna de las Yeguas (2880 m.), en el alto valle del Monachil, laguna Larga (2775 m.) y laguna de la Mosca (2900 m.) en el alto valle del Genil, todas ellas en la vertiente norte de Sierra Nevada, y la laguna de Aguas Verdes (3050 m.) y las Siete Lagunas (2900-3060 m.), en las cabeceras de los ríos Poqueira y Trevélez respectivamente, de la vertiente sur, son buenos ejemplos de lagunas originadas por los procesos glaciares.

Ciertos biotopos, particularmente favorables, actuaron de auténticos refugios para la flora. Los tajos y roquedos más o menos verticales, así como los canchales o cascares que se presentan al pie de aquellos en lugares de fuerte pendiente, especialmente los que se encontraban en exposición sur (más soleada), constituyeron zonas libres de nieve o donde ésta desaparecía rápidamente con la llegada de los primeros rayos de sol primaverales. Los ejemplos de *Lavatera oblongifolia* y *Salvia candelabrum* Boiss. son dos endemismos muy ilustrativos en este sentido, ya que se distribuyen precisamente en la fachada soleada de la vertiente sur de las serranías béticas próxima al Mediterráneo; la primera se extiende desde la granadina Sierra de Lújar, pasando por las Alpujarras nevadenses, hasta la Sierra de Gádor en la provincia de Almería, con una localidad disyunta en el Cabo de Gata (Figura 3). *Salvia candelabrum* se distribuye desde la Serranía de Ronda (Málaga), con localidades intermedias similares a la especie precedente, hasta la Sierra de Gádor.

Los arenales dolomíticos —como los que se encuentran en el Trevenque, Alayos y alrededores, que forman parte de la mencionada Sierra Nevada calcárea, de gran riqueza en especies endémicas (Mota et al., 1996)—, son medios muy secos y especialmente térmicos que también constituyeron refugios de flora durante las glaciaciones; al ser el sustrato muy poroso, cuando se produce el deshielo el agua se filtra con facilidad y no queda disponible para nuevas congelaciones, por lo que pudieron ser lugares libres de hielo, al menos estacionalmente, durante las glaciaciones. Tales medios albergan en la actualidad un buen número de especies relicticas (Figura 4), como *Rothmaleria granatensis*, *Santolina elegans*, *Lomelosia pulsatilloides* subsp. *pulsatilloides*, etc.

Las glaciaciones del Pleistoceno también provocaron una distribución selectiva de los niveles de ploidía en determinados grupos de especies. Es muy típica la distribución de especies diploides relicticas en lugares meri-



Figura 3. Detalle en flor y distribución (círculos negros) de *Lavatera oblongifolia*.



dionales poco afectados por las glaciaciones, mientras que hacia el norte se distribuyen los poliploides, que fueron los encargados de recolonizar los espacios perdidos a causa de la formación de continentes permanentemente helados (los denominados «inlandeis») durante los periodos glacia-



Figura 4. Los arenales dolomíticos constituyeron refugios de flora durante las glaciaciones: a) pico Trevenque; b) *Lomelosia pulsatilloides* subsp. *pulsatilloides*; c) *Santolina elegans*; d) *Rothmaleria granatensis*.

res. Como ejemplos de esta situación pueden citarse a *Narcissus nevadensis* Pugsley ($2n=14$) con táxones emparentados en el propio ámbito de la península ibérica que presentan $2n=28$ ò $2n=42$ (cf. Aedo, 2013); o el caso de *Papaver lapeyrouisianum*, que forma parte de un grupo de amapolas enanas alpinas y árticas, con $2n=14$ al igual que algunas otras especies del arco alpino, mientras que sus parientes árticos presentan $2n=56$ ò $2n=70$ (cf. Mowat y Walters, 1964).

Establecimiento de especies

Según lo expuesto, durante el Mioceno y más tarde en las glaciaciones, alcanzaron Sierra Nevada vegetales procedentes de lugares muy diversos. Pero tal vez lo más importante no es que muchas especies utilizaran esta serraña tan estratégica en sus desplazamientos, sino que tuvieran la posibilidad de quedarse, lo que se produjo gracias a la diversidad de condiciones ecológicas que alberga.

Una de las razones que justifican esta diversidad ambiental es la considerable altitud, de modo que en Sierra Nevada están representados 5 de los 6 pisos termoclimáticos que se distinguen para el conjunto de la Región Mediterránea (según la propuesta de Rivas Martínez, 1990), lo que contribuye decisivamente a su diversidad florística (Blanca et al., 2002). Así, mientras que en las zonas basales de la vertiente meridional se presenta el piso termomediterráneo, rico en especies termófilas y caracterizado por la casi total ausencia de heladas, la zona de cumbres pertenece al piso criomediterráneo, donde la persistencia de la nieve (a menudo entre 7 y 10 meses), acorta drásticamente el periodo de crecimiento y la actividad vegetativa de los escasos vegetales que se adaptan a tan duras condiciones, adoptando un aspecto desolador, de modo que también se denomina desierto de frío, pues aparentemente está desprovisto de vegetación cuando se observa a vista de pájaro, aunque allí viven buena parte de los endemismos más significativos de Sierra Nevada. Entre ambos se encuentran los pisos mesomediterráneo, donde tienen su óptimo los bosques de hoja perenne y esclerófila como la encina o el aladierno; el supramediterráneo, que corresponde a la media montaña nevadense, donde aparecen muchas plantas de hoja caduca, como roble melojo, arce y mostajos, y el oromediterráneo, donde la vegetación está constituida principalmente por especies leñosas con tallos rastreros, por plantas pulviniformes o por hemicriptófitos, que quedan cubiertas por la nieve durante el periodo invernal, como enebros, sabinas y piornos. La compleja topografía resultante permite a las es-

pecies ascender en altitud si el clima se hace más cálido, o descender durante los períodos fríos, refugiarse en barrancos profundos, laderas umbrías, bordes de arroyos o lagunas si el clima se torna más árido, o colonizar cantiles rocosos y fisuras de roca donde la competencia entre las especies es menor, o en el caso de las plantas de sitios áridos, establecerse en las solanas más térmicas y secas si el clima es más lluvioso, etc. A este respecto, téngase en cuenta que Sierra Nevada es la única montaña de la península ibérica que presenta esos cinco pisos, y es también la única montaña de la mitad sur peninsular que presenta el piso crioromediterráneo (Blanca, 1996).

El establecimiento de especies en Sierra Nevada ha estado también favorecido por la diversidad en tipos de substrato, que hace posible el establecimiento de especies con requerimientos edáficos muy diversos. Existe un núcleo central silíceo, constituido básicamente por micaesquistos, filitas, cuarcitas, serpentinas, etc., y como ya se ha mencionado, una Sierra Nevada noroccidental calcárea, con calizas, dolomías, etc. Cañadas et al. (2014) observaron una alta riqueza de flora endémica (*nano-hotspot*) en altitudes medias de las zonas calcáreas de las montañas mediterráneas, especialmente en el Trevenque (Sierra Nevada).

Aislamiento y brusquedad de gradientes ecológicos

Entre los factores que más han contribuido a la formación de nuevas especies en Sierra Nevada, se encuentran el aislamiento geográfico y la brusquedad de los gradientes ecológicos (Blanca, 1996). Respecto al primero, es fácil imaginar que las plantas que viven a mayor altitud están completamente aisladas, ya que biotopos similares se encuentran únicamente en el Sistema Central por el norte, más allá de la gran Meseta, y por el sur, en el Atlas marroquí, a una considerable distancia y separados por el mar Mediterráneo. Poblaciones aisladas de ciertas especies han evolucionado, y lo siguen haciendo en la actualidad, con independencia del resto, originándose nuevas especies. Sin duda alguna este factor ha tenido gran importancia en el origen de la mayor parte de las especies endémicas de Sierra Nevada.

Molina-Venegas et al. (2015, 2017) demostraron que, efectivamente, existe una fuerte estructuración de los linajes de plantas a lo largo de los gradientes altitudinales en las Sierras Béticas y concluyeron que el *hotspot* de biodiversidad del Mediterráneo occidental, que encierra gran número de especies endémicas, se debe principalmente al aislamiento geográfico y/o a la especialización por litologías de gran contraste. Por otra parte, los autores

mencionados demostraron que en el *hotspot* de biodiversidad bético-rifeño existen dos centros claramente diferenciados de paleo- y neoendemismos. Así, mientras que ciertas áreas de Andalucía occidental tienen valores elevados de paleoendémicas, las Béticas orientales albergan gran número de neoendémicas, señalando a la Sierra Nevada noroccidental calcárea como el principal centro de neoendemismos de todo el arco bético-rifeño. Este hecho está correlacionado con la disponibilidad de agua para la persistencia a largo plazo de linajes antiguos en áreas de refugio de topografía más suave en el primer caso, mientras que el relieve topográfico puede haber impulsado la diversificación evolutiva de especies recientes. Pero además precisamente Sierra Nevada constituye una excepción a este esquema, ya que alberga también muchas especies paleoendémicas (Molina-Venegas et al., 2017).

A este mismo respecto, Cañadas et al. (2014) observaron que la mayor riqueza de flora endémica en las áreas mediterráneas no solo está vinculada a la altitud, sino que también está relacionada con las temperaturas mínimas, así como con los valores de precipitación más altos, especialmente en los periodos secos.

Arrigoni (1977) ya señaló que una de las causas del endemismo se debía a la escasa amplitud de los límites de tolerancia de algunas especies a los factores ambientales (estenoidad). Un buen ejemplo en este sentido lo constituye *Pinguicula nevadensis* (H. Lindb.) Casper (Figura 5), que habita en cervunales (localmente denominados «borreguiles»), pero ocupando una banda con un grado de humedad muy determinado alrededor de las lagunas y cerca del borde de aguas corrientes, en las cumbres nevadenses.

Respecto a la brusquedad de gradientes ecológicos, es también fácilmente comprensible, pues resulta, cuando menos, sorprendente que en cuestión de 30 o 40 km se pueda viajar desde la denominada «costa tropical» granadina, con cultivos de caña de azúcar, chirimoyas, aguacates, mangos, etc. en la vega de Motril, hasta las heladas cumbres que representan, salvo ciertos matices, un símil a las condiciones que reinan en el círculo polar Ártico. Con cambios tan bruscos, las unidades de vegetación se suceden unas a otras en poco espacio de terreno y se mezclan entre sí; en esas circunstancias las presiones selectivas son muy grandes y las plantas tienen que modificarse para adaptarse a ellas, por lo que se forman nuevas especies. Por otra parte, en tales lugares es fácil la hibridación entre especies propias de los tipos de vegetación que se mezclan y la estabilización de los híbridos originados, por presentar aptitudes intermedias más acordes con el ambiente; téngase en cuenta que la hibridación es uno de los mecanismos más importantes en la evolución de las especies.

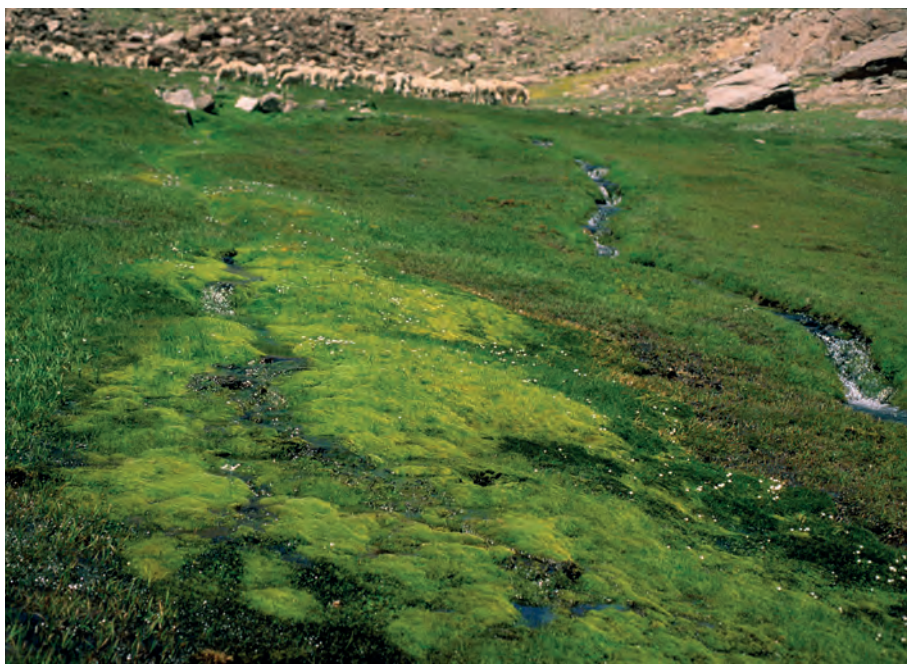


Figura 5. *Pinguicula nevadensis*, especie carnívora que habita en los cervunales de Sierra Nevada, localmente llamados «borreguiles».



Conclusiones

Sierra Nevada es el centro de diversidad vegetal más importante de la Región Mediterránea occidental, tanto por su contingente florístico total como por el elevado número de especies endémicas o raras. No hay una razón simplista que justifique esa riqueza florística, sino que han concurrido toda una serie de circunstancias de índole muy diversa. En primer lugar su localización estratégica en el ámbito regional, pues han transcurrido por sus inmediaciones las más importantes corrientes migratorias que han aportado elementos de muy diversa procedencia, que además han podido establecerse gracias a la combinación de altitud y situación meridional en el continente europeo, lo que permite por un lado la existencia de especies termófilas de zonas áridas del sureste peninsular, en las laderas meridionales basales de la zona oriental, contrastando con plantas ártico-alpinas que sobreviven en las cumbres más elevadas del macizo. También alberga un buen número de especies relícticas, al actuar de refugio de flora particularmente durante las glaciaciones del Pleistoceno.

Por último, las diversas y excepcionales condiciones que alberga, han permitido que operen diversos procesos de especiación, que implican fases de aislamiento/contacto entre poblaciones y especies, procesos de hibridación y evolución reticulada, aislamiento geográfico, brusquedad de gradientes ecológicos, etc. Todo ello supone una gran riqueza en especies endémicas y raras, que son indicativas de la singularidad de la flora nevadense y suponen importantes retos en relación con su conservación.

Origen y evolución de la flora vascular de Sierra Nevada: una perspectiva molecular

Víctor N. Suárez-Santiago¹ y Juan Francisco Jiménez Martínez¹

Resumen

Conocer los mecanismos evolutivos generadores de biodiversidad y los encargados de mantenerla es una de las cuestiones más interesantes del estudio de los puntos calientes de biodiversidad del planeta. En este sentido, el uso de herramientas moleculares permite la aproximación al estudio histórico-evolutivo de la flora de una región e identificar aquellos mecanismos que han modelado su biodiversidad. Sierra Nevada es el centro de diversidad vegetal más importante de la Región Mediterránea occidental, algo que se ha explicado tradicionalmente por su comportamiento como refugio de especies durante distintos momentos históricos y como un centro de especiación; todo ello favorecido por su posición estratégica y heterogeneidad ambiental. Sin embargo, hasta hace algo menos de dos décadas no se había realizado ningún estudio molecular implicando alguno de sus táxones ni ninguno testando las hipótesis previamente establecidas sobre el origen y evolución de su flora. En este capítulo recopilamos los estudios moleculares que se han llevado a cabo con la flora de Sierra Nevada y tratamos de identificar patrones y procesos que explican su enorme biodiversidad vegetal. Entre los resultados más relevantes destaca: la baja diversidad filogenética alfa de sus comunidades en relación al arco Bético-Rifeño y otras sierras ibéricas; la distribución diferencial de la diversidad filogenética dentro de la sierra según la altitud; la importancia del territorio como refugio de neoendemismos y paleoendemismos en las zonas más elevadas; la elevada diversidad genética de la mayor parte de táxones estudiados; y los diferenciados patrones histórico-evolutivos poblacionales seguidos por las especies estudiadas.

Palabras clave: Diversidad filogenética, diversidad genética, filogeografía, introgresión, vicarianza.

1. Departamento de Botánica, Universidad de Granada, España
Autor para correspondencia: vsuarez@ugr.es

Introducción

El macizo de Sierra Nevada, con tan sólo c. 2100 km², es considerado uno de los principales centros de diversidad vegetal dentro del punto caliente de biodiversidad de la Cuenca Mediterránea (incluyendo el 7% de la flora del Mediterráneo; Blanca et al., 1998; Blanca et al., 2019). La razón de tal acumulación de táxones vegetales en un área relativamente reducida se encuentra en diversos factores paleohistóricos y ambientales (heterogeneidad edáfica, topográfica y climática), tratados más ampliamente en otros capítulos de esta obra, que junto con una situación geográfica estratégica han determinado que la Sierra se haya convertido en una estación refugio de especies de diversos orígenes y en un centro de diversificación (Blanca, 1993; Blanca et al., 2001; Blanca y Algarra, 2011; Blanca et al., 2019).

Aunque la riqueza específica y elevada endemidad de Sierra Nevada ha atraído históricamente la atención de botánicos y ecólogos, las distintas aproximaciones al estudio de su flora no han considerado hasta hace poco el enfoque histórico-evolutivo que permita identificar los mecanismos generadores de biodiversidad y los responsables de su mantenimiento; y testar así las causas tradicionalmente consideradas como responsables de la gran biodiversidad de la sierra. En este sentido, la incorporación de marcadores moleculares al estudio de la flora permite el desarrollo de esta aproximación a distintos niveles de organización biológica (comunidades, especies, poblaciones). Conocer la historia evolutiva de los táxones (filogenia) permite identificar modelos y tiempos de diversificación que facilita la inferencia de procesos que han generado la biodiversidad de una región. Identificar modelos geográficamente diferenciados de linajes genéticos intraespecíficos o de especies estrechamente relacionadas (filogeografía), permite establecer los factores históricos o contemporáneos que han modelado la distribución actual de las especies e identificar procesos demográficos de expansión/migración poblacional pasados. Documentar los niveles de diversidad genética de las especies y sus poblaciones y cómo se estructura esa diversidad genética (genética poblacional), posibilita conocer los niveles de erosión genética y de conectividad/aislamiento poblacional en las especies. Todas estas aproximaciones permiten el entendimiento de los procesos macro- y microevolutivos que subyacen a la biodiversidad de una región y tienen una marcada implicación en la biología de la conservación de especies.

En Sierra Nevada, hasta hace algo menos de dos décadas no se había realizado ningún estudio molecular implicando alguno de sus táxones y hasta el año 2006 no se publicó ningún estudio que evaluara la importancia de eventos determinantes, como la vicarianza o la dispersión, para el origen y

evolución de su flora (Kropf et al., 2006). Con el presente capítulo pretendemos realizar una recopilación de los estudios a nivel molecular que se han llevado a cabo con la flora de Sierra Nevada y así identificar patrones y procesos que explican su enorme biodiversidad vegetal.

Composición, edad y causas de los ensamblajes de especies en Sierra Nevada: una aproximación filogenética

La gran disponibilidad de datos moleculares y los avances en la metodología de reconstrucción filogenética han propiciado un interés renovado por las filogenias. Actualmente, la información filogenética es un componente crítico de la ecología moderna, en biología de la conservación, ecología de comunidades y macroecología (Tucker et al., 2017). En conservación de la naturaleza uno de los consensos generales es conservar todos los componentes de la biodiversidad (Naciones Unidas, 1992), incluyendo la información evolutiva. La diversidad filogenética, entendida como un término genérico y no como la métrica que lleva este nombre (diversidad filogenética de Faith; Faith, 1992), es una medida de biodiversidad basada en las relaciones evolutivas entre especies y representa uno de los componentes de biodiversidad (Vane-Wright et al., 1991); considerando la diversidad filogenética se puede integrar en conservación la posición filogenética de las especies como un legado de procesos evolutivos. La cuantificación de la diversidad filogenética permite asignar un valor diferencial a los táxones y/o ensamblajes según la rareza filogenética o cantidad de información genética que contienen, de forma que minimizar la pérdida de diversidad evolutiva debería ser una prioridad. La ecología de comunidades y la macroecología usan las relaciones evolutivas para entender los procesos y modelos ecológicos y macroevolutivos observados, tales como ensamblaje de comunidades o gradientes de biodiversidad. Las relaciones filogenéticas entre táxones o entre comunidades ayudan a inferir procesos ecológicos locales, a predecir propiedades de los ecosistemas, o a plantear explicaciones para los modelos de diversidad a gran escala (cf. Tucker et al., 2017).

De particular interés es revelar los fundamentos evolutivos de los linajes localizados en los centros de endemismo y biodiversidad, como Sierra Nevada, para así conocer los niveles y las causas de su diversidad. El gran conocimiento que se tiene actualmente de la flora de Sierra Nevada y del arco Bético-Rifeño en general, junto con la gran heterogeneidad ambiental de la zona y el avance en metodología filogenética y disponibilidad de se-

cuencias de ADN en bases de datos, han permitido en la última década el desarrollo de una serie de estudios sobre los mecanismos ecológicos y evolutivos que generaron y que mantienen los ensamblajes de plantas en Sierra Nevada, muchos de ellos contextualizados en el arco Bético-Rifeño.

Usando secuencias de ADN extraídas de la base de datos GenBank, Molina-Venegas y Roquet (2014) generaron una mega-filogenia a nivel de género, calibrada temporalmente, que incluyó el 99% de los géneros de angiospermas presentes en el punto caliente Bético-Rifeño. Por otro lado, Simón-Porcar et al. (2018) generaron una filogenia, también calibrada temporalmente, a nivel de especie (utilizando cuatro regiones de ADN consideradas como código de barras en plantas), para la flora leñosa de Sierra Nevada que incluyó el 74% de sus especies y 85% de sus géneros. Estas filogenias, junto con la información disponible para distribución de especies, rango de elevaciones, y tipos de sustratos permitió a los autores testar hipótesis concretas sobre cómo se estructura la biodiversidad en Sierra Nevada y en el arco Bético-Rifeño a diferentes escalas espaciales y gradientes ecológicos.

En el contexto del Arco Bético-Rifeño, Sierra Nevada se encuentra entre las ecorregiones del Este, las que presentan menores índices de diversidad filogenética alfa [diversidad filogenética de Faith, (PD; Faith, 1992): suma de todas las longitudes de las ramas del árbol conectando todas las especies del ensamblaje; y distancia filogenética media (MPD; Webb, 2000): distancia evolutiva media, medida como longitud de ramas o conteo de nodos, entre todos los pares de especies del ensamblaje] respecto a las ecorregiones del Oeste (Molina-Venegas et al., 2015a). Este resultado indica una estructuración diferencial de la diversidad filogenética dentro de los ensamblajes considerados, de forma que en los ensamblajes de la zona occidental las especies están menos relacionadas filogenéticamente (ensamblajes con más dispersión filogenética) que las especies de los ensamblajes en la zona oriental, donde se incluye Sierra Nevada, y en los que hay un mayor agrupamiento filogenético (las especies están más relacionadas filogenéticamente). Este modelo de distribución de la diversidad filogenética alfa para el conjunto de angiospermas consideradas, concretamente el estadístico MPD, se correlaciona positivamente con las variables de precipitación; de forma que la dispersión filogenética tiende a ocurrir en las ecorregiones más húmedas al oeste del Arco y tendiendo al agrupamiento filogenético hacia las ecorregiones más secas hacia el este (Molina-Venegas et al., 2015a). Interesantemente, cuando los autores excluyeron del análisis los linajes basales de angiospermas y usaron sólo los táxones de eudicotiledóneas, ninguno de los dos índices usados (PD y MPD) mostró correlación con las variables de precipitación, sino que lo hicieron fuertemente y de forma negativa con las va-

riables de temperatura. En cuanto a la diversidad filogenética beta, es decir el recambio de linajes entre ensamblajes, el recambio en las ramas terminales de la filogenia tiende a ocurrir entre comarcas de regiones diferentes (europea vs. africana), especialmente entre las altas cordilleras Béticas de la zona Este (incluido Sierra Nevada) y Rifeñas separadas por el mar de Alborán; mientras que el recambio en ramas profundas de la filogenia tiende a ocurrir entre comarcas dentro de la misma región (Este-Oeste).

De acuerdo con los autores (Molina-Venegas et al., 2015a), el agrupamiento filogenético en las ecorregiones más secas del Este, como en las de Sierra Nevada, se atribuye a la diversificación *in situ* y reciente de linajes bajo las condiciones típicas del clima Mediterráneo; mientras que la dispersión filogenética en las ecorregiones del oeste reflejan la existencia de linajes relictuales típicos de climas más húmedos y tropicales previos a la aparición del clima Mediterráneo, gracias a que han conservado evolutivamente su nicho ecológico y aquellas ecorregiones mantienen unas condiciones adecuadas para su desarrollo. El recambio de linajes profundos en la filogenia entre Este y Oeste apoyan este modelo general de refugio en zonas del Oeste y radiación reciente en las ecorregiones del Este del Arco Bético-Rifeño. Además, el modelo de recambio de linajes terminales entre las zonas Este del Arco (europea vs. africana) apoya la diferenciación alopátrica de estos linajes recientes y su posterior diversificación paralela a ambos lados del Mar de Alborán; debido probablemente a la última apertura del Estrecho de Gibraltar hacia finales del Mioceno (Molina-Venegas et al., 2015a).

Este modelo es consistente con las medidas de endemismo filogenético realizadas recientemente por Molina-Venegas et al. (2017). Estos autores, utilizando la mega-filogenia realizada para los táxones del Arco Bético-Rifeño calcularon el índice de endemismo filogenético relativo (RPE; Mishler et al., 2014), que permite distinguir entre centros de paleoendemismos y de neoendemismos, y estudiaron su correlación con variables ambientales de precipitación, temperatura y elevación. Sus resultados mostraron la concentración de paleoendemismos en las ecorregiones del Oeste del Arco y de neoendemismos en las ecorregiones del Este. Además, el índice RPE, indicando paleoendemismos, estuvo correlacionado positivamente con las precipitaciones; mientras que bajos valores de RPE (indicando neoendemismos) estuvieron asociados con la elevación, sugiriendo que la diversificación reciente de los linajes de ecorregiones del Este pudo estar ligada a la reciente aparición de las montañas Bético-Rifeñas, como Sierra Nevada. Sin embargo, dentro de Sierra Nevada, la ecorregión Nevada-Filabres (*sensu* Blanca et al., 2009) es una excepción a este modelo general. Esta ecorregión, la que más altura alcanza (llegando hasta los 3482 m), se mostró como un centro de paleoen-

demismos (con valores de RPE elevados) aislado, rodeado de ecorregiones con alta neoendemicidad (Molina-Venegas et al., 2017). Este resultado destaca el papel de Sierra Nevada, a diferencia de otras sierras próximas, como un refugio climático frío de varios paleoendemismos con afinidades boreales y templadas a través de los sucesivos cambios climáticos ocurridos desde el Terciario tardío y las glaciaciones del Cuaternario.

La baja diversidad alfa de las ecorregiones del Este del Arco Bético-Rifeño también se da cuando las Sierras de esta zona son comparadas con el resto de principales sistemas montañosos ibéricos. Loidi et al. (2015), analizando los táxones orófilos habitando por encima de los 1600 m encontró que las sierras Béticas en su conjunto fueron las que menor diversidad filogenética alfa tienen (medida como distintividad taxonómica media, AvTD; Warwick y Clarke, 1995) en comparación con el Sistema Ibérico Norte, Sistema Central, Cornisa Cantábrica y Pirineos (en orden de mayor a menor distintividad taxonómica); a pesar de ser el tercer sistema montañoso con mayor número de táxones orófilos. Sólo el Sistema Ibérico Sur y el Sistema Bético no mostraron distintividad taxonómica mayor a lo esperado por azar (Loidi et al., 2015). Este resultado indica, al igual que los resultados de Molina-Venegas et al. (2015a), fenómenos de diversificación reciente en el Sistema Bético. En este mismo estudio se encontró que la distintividad taxonómica del elemento endémico por encima de 1600 m para el conjunto de sierras Béticas fue baja, a pesar de ser el sistema con mayor número de endemismos. Este resultado vuelve a incidir en la estrecha relación taxonómica entre las especies endémicas Béticas (Loidi et al., 2015), originadas en gran medida por procesos de vicarianza relativamente recientes y por tanto considerables como neoendémicas (Favarger, 1972; Comes y Kadereit, 2003; Loidi et al., 2015; Molina-Venegas et al., 2015a).

Sierra Nevada, debido a su altura (con representación de hasta cinco de los seis pisos bioclimáticos descritos para la Región Mediterránea) y variedad geológica, representa un sistema montañoso ideal para testar hipótesis sobre la distribución de su biodiversidad en función de la elevación y tipo de suelo. Son varios los estudios centrados en Sierra Nevada que tratan de explicar la influencia de la altura y el suelo sobre la distribución de su diversidad filogenética, pero también taxonómica y funcional; sin embargo, dependiendo del área de estudio, del tipo y tamaño del conjunto de táxones y del nivel taxonómico considerados los resultados obtenidos son más o menos contradictorios.

Molina-Venegas et al. (2016), en su estudio con especies leñosas, a nivel de género, demostró que la altitud modela la estructura filogenética y funcional de las comunidades arbustivas de Sierra Nevada. Estos autores obser-

varon que la diversidad filogenética alfa en Sierra Nevada está correlacionada positivamente con la elevación, mientras que la diversidad funcional alfa (en caracteres de altura y periodo de floración) mostró el modelo contrario; por lo que a mayor elevación se reduce el conjunto de caracteres funcionales entre las especies de la comunidad y éstos son compartidos por especies más separadas filogenéticamente. Así, estos resultados sugieren que la elevación provoca un filtrado ambiental que determina, en las comunidades más elevadas, la convergencia de caracteres funcionales en especies de linajes diferentes. La diversidad filogenética alfa incrementada en las zonas más altas de la sierra se contradice con el hecho de que se produzca un filtrado ambiental. Teóricamente, cuando se produce un proceso de filtrado en función de la tolerancia ambiental, como en hábitats estresantes, se espera que la comunidad reduzca su diversidad filogenética (puesto que especies emparentadas tendrán similar tolerancia); sin embargo, los autores lo explican aludiendo a que en ambientes mediterráneos se observa que los fenómenos de adaptación local en ambientes estresantes favorecen la endemidad a partir de familias ampliamente distribuidas (Lavergne et al., 2013) y por extensión la diversidad filogenética. Además, no descartan la interacción entre especies como fenómeno afectando a este resultado. De hecho, la interacción facilitadora entre especies podría resultar en un incremento de la diversidad filogenética a pesar del filtrado ambiental, pues se favorece la agregación espacial entre plantas facilitadoras y facilitadas (Valiente-Banuet y Verdú, 2013). En este sentido Pistón et al. (2016), estudiando comunidades arbustivas de la alta montaña nevadense a lo largo de dos gradientes altitudinales, encontraron que en los lugares más extremos el efecto de la comunidad arbustiva fue positivo sobre la riqueza específica y la diversidad filogenética de la comunidad en su conjunto, independientemente de que el efecto específico de cada especie potencialmente facilitadora variase desde negativo a positivo. En las comunidades de baja altitud estudiadas por Molina-Venegas et al. (2016), en las que las especies están más relacionadas filogenéticamente y dominan especies de unas pocas familias (e.g., Lamiaceae, Cistaceae, Fabaceae), estos autores proponen que son las duras condiciones de la xericidad estival, junto con las características edáficas (suelos poco desarrollados y escasos en nutrientes), los responsables del filtrado ambiental que favorece la aparición de innovaciones clave evolutivamente y que tienden a promover el ensamblaje de especies filogenéticamente relacionadas que comparten estos caracteres.

En un estudio posterior realizado por el mismo equipo investigador y también con la flora leñosa de Sierra Nevada, los autores detectan que,

a diferencia de lo observado por Molina-Venegas et al. (2016), en Sierra Nevada la diversidad filogenética alfa no incrementa con la altitud, sino que lo hace desde el piso altitudinal inferior (que corresponde con el piso bioclimático termomediterráneo) hasta el límite del segundo piso altitudinal (1500 m; mesomediterráneo). A partir de aquí, la diversidad filogenética alfa disminuye significativamente con la altitud (Simón-Porcar et al., 2018). Lo que sí detectan para el piso supramediterráneo, en especial, y hasta el criomediterráneo es que los índices PD (diversidad filogenética; Faith, 1992) y MNTD (distancia media al taxón más próximo; Webb, 2000) indicaron agrupamiento filogenético significativo o casi significativo, mientras que el índice MPD (distancia filogenética media; Webb, 2000) indicó estructura filogenética al azar de los ensamblajes de especies en cada piso. Así pues, de todo esto concluyen que en los pisos supramediterráneos, especialmente, y superiores los ensamblajes lo forman grupos de especies relacionadas taxonómicamente, pero que los grupos en sí no muestran relaciones filogenéticas entre ellos (Simón-Porcar et al., 2018). Estos autores sugieren que esta distribución filogenética se puede deber al origen de estas especies, de forma que fenómenos radiativos originaron especies adaptadas a microhábitats específicos de alta montaña a partir de ancestros con adaptación convergente para colonizar estos hábitats. Respecto al componente endémico, en este último estudio se observa que la diversidad filogenética alfa nunca difiere de lo esperado al azar, por lo que no se relaciona con el incremento en la proporción de táxones endémicos con la altitud. Estos autores también evaluaron la influencia del tipo de sustrato en la distribución de la diversidad y encontraron que los sustratos evaluados (principalmente los derivados de micaesquistos, calizas y dolomías) no determinaron la agrupación filogenética de las especies en los ensamblajes (Simón-Porcar et al., 2018).

Respecto a la diversidad filogenética beta en Sierra Nevada, el estudio realizado por Simón-Porcar et al. (2018) detectó que no hay un reemplazamiento significativo de linajes filogenéticos entre los pisos inferiores (termo- y mesomediterráneo), ni entre los pisos superiores (supra- hasta criomediterráneo), de forma que el límite altitudinal al que se da el reemplazamiento filogenético en la flora leñosa de Sierra Nevada se sitúa en torno al límite entre los pisos bioclimáticos mesomediterráneo y supramediterráneo (aprox. 1500 m). El reemplazamiento de linajes en el componente endémico de la flora leñosa no parece estar determinado por la altitud (Simón-Porcar et al., 2018). Esta distribución de la diversidad filogenética beta contradice en parte el estudio de Molina-Venegas et al. (2015b), en el que la diversidad filogenética beta (también la funcional) mostró una fuerte variación entre

cinturones de elevación dentro de cada una de las ocho sierras andaluzas que estudiaron, mayores incluso que los niveles detectados cuando compararon sierras diferentes (considerando los mismos cinturones de elevación entre sierras); y contradice totalmente los resultados en Molina-Venegas et al. (2016), en los que no se encontró ninguna relación entre la diversidad filogenética beta y la elevación. En cuanto a la influencia del tipo de sustrato sobre la estructura de la diversidad filogenética beta de la flora leñosa de Sierra Nevada, en todos los casos se evidencia que el suelo tiene un papel menor (Molina-Venegas et al., 2016; Simón-Porcar et al., 2018).

Las incongruencias existentes entre distintos estudios parecen deberse a las diferencias en los conjuntos de especies utilizados, filogenias e índices de diversidad beta empleados (Simón-Porcar et al., 2018), y dejan entrever la necesidad de homogeneizar la metodología e índices a emplear en estos estudios cada vez más frecuentes (Tucker et al., 2017).

¿Cuál es el origen de la flora de Sierra Nevada y cómo ha evolucionado?

Una de las metas principales de la biogeografía es explicar la distribución de las especies. En los últimos años, apoyados en el estudio de las variantes genómicas poblacionales de diferentes especies, se han podido inferir patrones históricos de distribución y diversificación de numerosos táxones, así como inferir los procesos evolutivos que han dado lugar estos patrones. Mediante la comparación de los patrones filogeográficos entre táxones con distribuciones geográficas similares, se ha postulado que las glaciaciones del Pleistoceno han modelado la biodiversidad del continente europeo, a través de la diferenciación genética y diversificación de especies, como consecuencia de los desplazamientos realizados tanto en latitud como altitud (Hewitt, 2004); viéndose afectada la estructura genética de numerosas especies de zonas templadas y mediterráneas europeas (Hewitt, 1996, 2000), especies alpinas, árticas y norteamericanas. Los sucesivos ciclos de fragmentación de poblaciones y posterior expansión posiblemente dieron lugar a fluctuaciones demográficas y diferenciación poblacional, además de contactos secundarios o hibridación (Avice, 2000).

El estudio de la estructura genética de especies que presentan distribuciones geográficas similares ha permitido observar patrones comunes en su historia evolutiva (e.g., Schonswetter et al., 2005), no obstante, no suele ser la tendencia habitual, e.g., Taberlet et al. (1998), observaron patrones filogeográficos contrastados al comparar la estructura genética de 10 organismos distribuidos a lo largo del continente europeo. Por otra parte, tam-

bién este tipo de estudios han permitido identificar refugios glaciares muy importantes, principalmente en las penínsulas del sur de Europa (Balcanes, Italia y Península Ibérica), a partir de los cuales numerosas especies han podido “recolonizar” el centro y norte de Europa tras la retirada de los hielos, y que, además, se comportan como puntos calientes de gran importancia filogeográfica (Médail y Diadema, 2009, Nieto-Feliner, 2011).

Sierra Nevada es un paradigma en cuanto a las evidentes diferencias que se han observado en estos patrones. Como ya se ha comentado, su gran diversidad ecológica y la localización estratégica ha permitido el asentamiento de poblaciones de numerosas especies, así como la diversificación de numerosos táxones, por lo que es considerado uno de los puntos calientes de biodiversidad más importante del Mediterráneo, e incluso un importante refugio glaciar (Médail y Diadema, 2009). El que las glaciaciones solo afectaran las altitudes superiores a los 2500 m (Gómez et al., 2001), quedando extensas zonas de la sierra libres de hielos perpetuos, permitió la supervivencia y diversificación de muchas especies alpinas y ártico-alpinas (Kropf et al., 2006). Especies como *Androsace vitaliana* (L.) Lapeyr. (Dixon et al., 2009), *Anthyllis montana* L., *Arenaria tetraquetra* L., *Gentiana alpina* Vill., *Kernera saxatilis* (L.) Sweet, *Saxifraga oppositifolia* L., *Silene rupestris* L. (Vargas, 2003; Kropf et al., 2006), *Veronica alpina* L. (Albach et al., 2006), son un claro ejemplo de la complejidad de los cambios climáticos y geológicos ocurridos a lo largo del Pleistoceno, propiciando migraciones, aislamientos poblacionales, mezcla y extinciones locales (Avice 2000), y de cómo estos cambios han afectado de manera diferencial a estas especies.

Como norma general, se ha postulado que las especies de óptimo alpino de las montañas mediterráneas más meridionales han seguido un patrón de migración altitudinal según los ciclos glaciar-interglaciar: migración hacia zonas menos elevadas durante los máximos glaciares y hacia las zonas más elevadas durante los períodos de calentamiento (Van Andel y Tzedakis, 1996; Hewitt, 2000; Vargas, 2003). Como consecuencia, durante los períodos interglaciares estas poblaciones quedaban aisladas de las localizadas en latitudes superiores, iniciándose así procesos de diferenciación por vicarianza. Así, en especies como *Kernera saxatilis*, *Saxifraga oppositifolia* o *Silene rupestris*, se ha detectado un patrón de vicarianza en el que el aislamiento propiciado por el efecto isla en las cumbres de Sierra Nevada tras la retirada de los hielos ha dado lugar a una elevada diferenciación genética con respecto a las poblaciones pirenaicas y alpinas actuales, entre las que la diferenciación suele ser menos acusada como consecuencia de la más tardía deglaciación (Kropf et al., 2006; 2008). Sin embargo, en otros casos, como por ejemplo *Artemisia umbelliformis* Lam., *Papaver alpinum* L. o *Saxifraga stellaris* L., los estudios filogeográficos no detectan el patrón de vicarianza esperado (según la distribución disyunta de las especies) por el

flujo génico que tiene lugar gracias a eventuales procesos de dispersión a larga distancia posteriores a la retirada de los hielos. Es decir, que han sido capaces de sortear las barreras geográficas y ecológicas quedando emparentadas con otras poblaciones localizadas en los Alpes (Kropf et al., 2008; Sanz et al., 2017).

En algunos casos se han observado patrones filogeográficos diferentes, en los que los cambios climáticos del Pleistoceno no han influido tan claramente en la estructura genética de las poblaciones nevadenses, como ocurre, por ejemplo, en el caso de *Meum athamanticum* Jaqc. Los resultados de Huck et al. (2009) sugieren que las poblaciones actuales del norte y centro europeo no provienen de refugios del Sur de Europa, sino que posiblemente sean fruto de recolonizaciones de refugios situados más al Norte y que las poblaciones del Sur europeo (incluidas las nevadenses) quedaron aisladas del resto posiblemente antes de las glaciaciones.

De acuerdo a Molina-Venegas et al. (2017) los endemismos nevadenses son una mezcla de paleoendemismos (diferenciados de sus ancestros antes del Pleistoceno) principalmente en la parte silíceo más elevada del territorio y neoendemismos (especiados con posterioridad y/o como consecuencia de los ya comentados cambios ambientales del Pleistoceno), fundamentalmente en las zonas calizo-dolomíticas. Sin embargo, a partir de los estudios filogeográficos es difícil conocer el origen de muchas de estas especies, aunque en algunos casos se ha podido determinar que algunas especies de montaña parecen haber diversificado en el Sur ibérico y que tras las glaciaciones han ido colonizando territorios más septentrionales a partir de estas poblaciones, por ejemplo, *Anthyllis montana* (Kropf et al., 2002). Un caso muy interesante es el de *Arenaria tetraquetra* (Vargas, 2003), cuyas poblaciones más antiguas se localizan en el Sur peninsular y ha ido diversificándose en nuevos táxones de rango infraespecífico conforme iba colonizando nuevos territorios más septentrionales, en muchos casos aumentando sus niveles de ploidía, o por ejemplo, en el caso de *Muscari baeticum* Blanca, Ruíz Rejón y Suár.-Sant. (Súarez-Santiago et al., 2007a) o *Paeonia coriacea* Boiss. (Sang et al., 2007). Estos procesos son considerados un modo muy eficaz de diversificación como consecuencia de la adaptación a nuevos hábitats (Madlung, 2013). Por supuesto también se ha observado el patrón contrario, de manera que algunas especies que alcanzan el territorio al parecer tienen su origen en el norte europeo y posteriormente colonizaron estas latitudes más meridionales, como ocurre con *Ranunculus glacialis* L. (Ronikier et al., 2012), *Saxifraga oppositifolia* (Vargas, 2003) y otras especies de distribución ártico-alpina.

En el caso de especies de más amplia distribución, desafortunadamente no se conocen muchos ejemplos relativos al asentamiento de sus poblaciones en el territorio. Un ejemplo interesante es *Cistus albidus* L., en el que

se ha podido observar que el origen de las poblaciones del Sur peninsular está muy relacionado con las del Norte de África, aunque la colonización no transcurrió a través de los corredores que se crearon durante la crisis del Messiniense, sino más recientemente gracias a eventos de dispersión a larga distancia (Guzmán y Vargas, 2009).

Si bien es más que evidente en numerosos estudios el hecho de que muchos táxones que alcanzaron Sierra Nevada quedaron aislados y han llegado a diferenciarse en nuevas entidades taxonómicas, en muchos casos endémicas (Blanca, 1993; Blanca, 1996; Blanca et al., 2001), de nuevo hay pocos ejemplos en la literatura en los que se haya podido confirmar con marcadores moleculares, como por ejemplo *Ranunculus cherubicus* (J.A. Sánchez Rodr., M.J. Elias y M.A. Martín) Fern. Prieto, Sanna, M. Pérez y Cires (Fernández-Prieto et al., 2015), *Carex furva* Webb (Maguilla y Escudero, 2016; Maguilla et al., 2017) o *Erodium* sp. pl. (varias especies incluidas en el subgénero *Barbata*). Este último grupo, que incluye especies montañas como *E. boissieri* Coss., *E. celtibericum* Pau, *E. cheilantifolium* Boiss., *E. paularense* Fern. Gonz. y Izco parece ser que pudo empezar a diversificarse durante las primeras glaciaciones del Pleistoceno (aprox. 0,65 Ma), por aislamiento en refugios glaciares montañosos (Fiz-Palacios et al., 2010). Incluso es plausible que la deriva por aislamiento sea una de las fuerzas que esté actuando en la diversificación de las poblaciones de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis*, tal como sugieren los resultados de Sinclair et al. (1999), que indican que estas poblaciones quedaron aisladas del resto de núcleos ibéricos ya en el Terciario.

Otro fenómeno que conduce a la formación de nuevos táxones y cuya importancia no es desdeñable, la introgresión de genes de una especie en otra mediada por fenómenos de hibridación, tradicionalmente considerada como un evento disruptivo y que produce “ruido” a nivel evolutivo (Wagner, 1969; Wagner, 1970; Hardin, 1975), es hoy en día reconocida como una de las fuerzas evolutivas más importantes en plantas. En la literatura se pueden encontrar numerosas revisiones relativas a la importancia y consecuencias de la hibridación en plantas (e.g., Rieseberg y Wendel, 1993; Arnold, 2006; Goulet et al., 2017). Se supone que hasta un 25% de las especies vegetales actuales son producto de eventos introgresivos (Mallet, 2005). Este fenómeno ha tenido mucha importancia en la diversificación de varios grupos vegetales en Sierra Nevada (y por extensión, en gran parte de la Península Ibérica), en donde las migraciones altitudinales durante glaciaciones pleistocénicas facilitaron el contacto secundario de linajes previamente aislados. El género *Armeria* Willd. y la subsección *Willkommia* (Blanca) García-Jacas, Hilpold, Susanna, y Vilatersana del género *Centaurea* L. son dos ejemplos claros en este sentido (Figura 1). En ambos grupos los táxones presentes en el territorio han sufrido fenó-

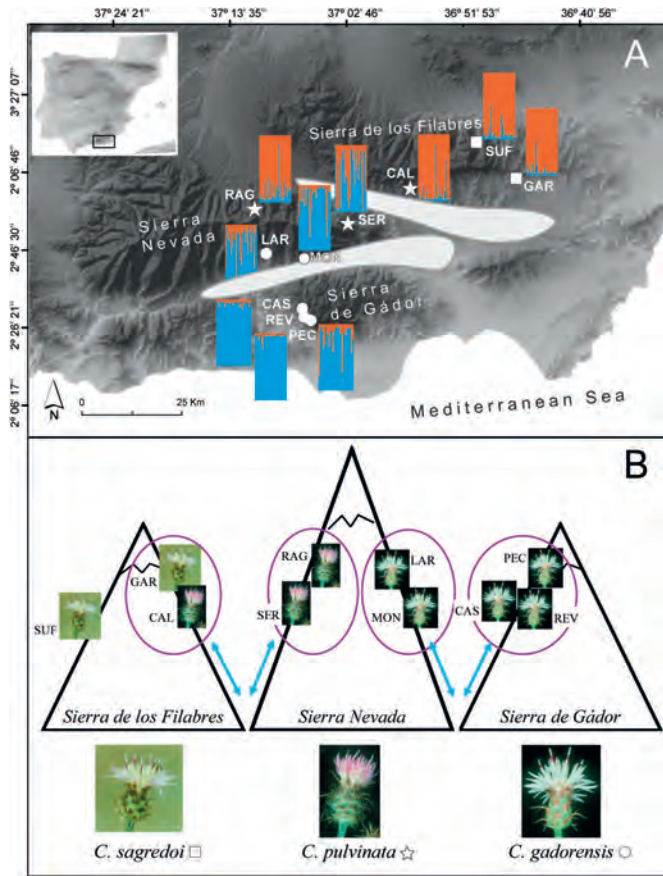


Figura 1. Representación del modelo de evolución reticulada entre tres especies de *Centaurea* subsect. *Willkommia*, *C. gadorensis*, *C. pulvinata* y *C. sagredoii*, favorecido por las migraciones altitudinales durante los ciclos glacial-interglacial del Pleistoceno. A, Distribución de las poblaciones de las tres especies mostrando la asignación de sus individuos a los dos clústeres genéticos obtenidos en el análisis con el programa STRUCTURE. Se observa cómo las tres poblaciones de *C. pulvinata* y las dos de *C. gadorensis* localizadas en Sierra Nevada muestran una elevada mezcla genética de los dos clústeres. En gris se señalan los fondos de los valles como zonas donde pudieron ocurrir los contactos secundarios durante los máximos glaciares. B, Esquema ilustrando la situación disyunta actual de las poblaciones analizadas y la confluencia hacia los fondos de los valles durante los máximos glaciares. La estructura genética obtenida se relaciona significativamente con la orientación de las poblaciones hacia un mismo valle, independientemente de la taxonomía. Tomado de Ben-Menni Schuler et al., (2019).

menos extensivos de hibridación tras periodos de aislamiento, facilitados en gran medida por la pequeña distancia geográfica y altitudinal existente, y que han sido recurrentes durante las diferentes fases glaciario-interglaciario (Gutiérrez-Larena et al., 2002; Nieto-Feliner et al., 2004; Gutiérrez-Larena et al., 2006; Suárez-Santiago et al. 2007b; 2007c; Fuertes-Aguilar et al., 2011; Nieto-Feliner, 2011; Ben-Menni Schuler et al., 2019). Como consecuencia, la diferenciación genética alcanzada durante los periodos de aislamiento tuvo que barajarse durante los periodos de contacto, de forma diferencial según las poblaciones intervinientes, hasta finalmente resultar en los táxones actuales (Figura 1). Los diferentes estudios realizados en los que se observan estos fenómenos de reticulación coinciden en que es prácticamente imposible establecer relaciones filogenéticas claras entre los táxones, quedando en todas las aproximaciones filogenéticas agrupados en clados caracterizados por englobar especies que comparten la distribución geográfica. En este marco, se ha sugerido que algunas de las especies de estos grupos se han comportado siguiendo el modelo de compiloespecie, como *Armeria villosa* Girard (Fuertes-Aguilar et al., 1999) o *Centaurea boissieri* DC. (Suárez-Santiago et al., 2007b), de forma que son capaces de adaptarse a nuevos nichos ecológicos mediante la hibridación con especies próximas e introgresión de variantes génicas ventajosas; algo detectado también en otros grupos vegetales según numerosos autores (e.g., Arnold et al., 2016; Bay y Ruegg, 2017).

Con respecto a estudios filogenéticos en el ámbito de la sistemática molecular y evolución, en la literatura se pueden encontrar un gran número (para el presente capítulo hemos revisado unos 50 trabajos; Tabla 1 descargable en <https://figshare.com/s/6c3e7f79c49e1d50c8a2>), en los que hay implicados táxones endémicos de Sierra Nevada, o poblaciones de especies de más amplia distribución. Sin embargo, están principalmente centrados en un ámbito taxonómico o geográfico a mayor escala (familia, género, sección), y consecuentemente apenas tratan cuestiones relativas a sus patrones histórico-evolutivos, o sobre diversificación.

¿Qué sabemos sobre la diversidad genética de las especies de Sierra Nevada?

Como detalla Blanca et al. (2019), entre la extraordinaria riqueza florística de Sierra Nevada un centenar de táxones son endémicos y 170 no siendo endémicos tienen sus únicas poblaciones andaluzas en la sierra. Desafortunadamente, muchas de estas plantas se encuentran catalogadas con algún grado de amenaza. Actualmente, Sierra Nevada se considera el área

con mayor número de plantas amenazadas de la península ibérica (180; Blanca y Algarra, 2011). Hoy en día está ampliamente reconocida la necesidad de conservar la diversidad genética como uno de los tres niveles fundamentales de biodiversidad. La diversidad genética supone la capacidad de las poblaciones y especies para adaptarse a cambios o perturbaciones en las condiciones del medio y por tanto influye en la viabilidad de las poblaciones y especies (Ellstrand y Elam, 1993). La diversidad genética aumenta con las mutaciones que aparecen en los individuos, se mantiene y expande a través del flujo génico entre individuos y disminuye como consecuencia de la consanguinidad, la deriva genética y los cuellos de botella genéticos (Usher, 1997). Por lo tanto, los programas de gestión deben tratar de minimizar la pérdida de diversidad genética y los niveles de consanguinidad. Dada la gran cantidad de plantas amenazadas en Sierra Nevada, muchas de ellas endémicas, con pocas poblaciones y reducido número de individuos, parece obvio la necesidad de, en primer lugar, documentar sus niveles de diversidad genética y cómo se estructura esta diversidad genética, para posteriormente incluir esta información en los planes de recuperación o conservación; tal y como plantea el “Programa de Actuación del Plan de Recuperación y Conservación de especies de Altas Cumbres de Andalucía” (BOJA nº 100 de 27 de mayo de 2015). Además de todo esto, tal y como se ha desarrollado en el presente capítulo y el llevado a cabo por Blanca et al. (2019), el interés histórico-evolutivo de muchas de las especies presentes en Sierra Nevada aun no estando amenazadas hacen de ellas de gran interés para desarrollar estudios sobre su diversidad genética e inferir procesos que han modelado la biodiversidad vegetal presente en la sierra. Es la población y no la especie la unidad funcional donde deberían centrarse los esfuerzos para la conservación genética y estudios de genética poblacional en general, porque es en ésta donde se producen los cambios genéticos y demográficos fundamentales que determinarán la viabilidad y capacidad adaptativa de las especies. Por lo tanto, para documentar la diversidad genética se requiere de marcadores moleculares lo suficientemente variables como para discernir incluso a nivel interindividual. A lo largo de estas últimas décadas el tipo de marcadores moleculares utilizado ha ido variando, siendo los más utilizados las isoenzimas, RAPDs (*Random Amplification of Polymorphic DNA*), ISSRs (*Intersimple Sequence Repeats*), AFLPs (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), microsatélites y más recientemente SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism*).

Gracias a los trabajos realizados durante las dos últimas décadas del siglo XX, algunos autores realizaron revisiones en las que se establecieron una

serie de premisas y predicciones relativas a la cantidad y distribución de la diversidad genética de las especies vegetales de acuerdo a su tamaño poblacional, al grado de aislamiento de las poblaciones, a su forma vital (perennes/anuales) y al tipo de sistema reproductivo (Hamrick y Godt, 1989; Nybom y Bartish, 2000; Nybom, 2004). Una premisa que se consideraba habitual en este tipo de estudios es que poblaciones con un número efectivo de individuos bajo presentaban bajos niveles de diversidad genética, en comparación con especies emparentadas con poblaciones de mayor tamaño (Ellstrand y Elam, 1993); sin embargo, se ha visto que esto no es la tendencia común (e.g., Cánovas et al. 2017; Gitzendanner y Soltis, 2000; Jiménez y Sánchez-Gómez, 2011). Algunas revisiones relativamente recientes han puesto de manifiesto que más del 50% de los endemismos de distribución restringida de islas (Fernández-Mazuecos et al., 2014) y de montañas mediterráneas (Jiménez-Mejías et al., 2015) presentaban niveles de diversidad genética mayores de los esperados. Forrest et al. (2017) observaron resultados similares; aproximadamente un 40% de los endemismos de islas y montañas mediterráneas que analizaron en su estudio presentaban niveles de diversidad genética moderados o elevados. Entre las razones invocadas destaca el que los grandes sistemas montañosos de las penínsulas mediterráneas no fueron afectados en gran medida por las glaciaciones del Pleistoceno, actuando como refugios climáticamente estables que, junto con la gran heterogeneidad topográfica, facilitó la preservación de la diversidad genética de las especies (Gómez y Lunt, 2007; Carnaval et al., 2009; Harrison y Noss, 2017).

La mayor parte de los estudios sobre diversidad genética en Sierra Nevada se centran en especies localizadas en las zonas más elevadas de la sierra, en los pisos oro- y crioromediterráneo, tanto endémicas, por ejemplo, *Armeria filicaulis* subsp. *nevadensis* Nieto Feliner, Rosselló y Fuertes, *Armeria splendens* (Lag. y Rodr.) Webb, *Chaenorhinum glareosum* (Boiss.) Willk., *Linaria glacialis* Boiss., *Linaria nevadensis* (Boiss.) Boiss. y Reut., etc. (Fuertes-Aguilar et al., 2011; Blanco-Pastor y Vargas, 2013; Blanco-Pastor et al., 2019), como táxones vicariantes de óptimo alpino, e incluso especies localizadas a menor altitud, en ambientes menos extremos (Kropf et al., 2006; Martín et al., 2008; Peredó et al. 2009; Jiménez-Alfaro et al., 2016; Peñas et al., 2016). En general, estos estudios coinciden en la sorprendente elevada diversidad genética de estas especies y una ausencia casi total de estructuración de esta diversidad en el territorio. Esta elevada diversidad sugiere la importancia que ha tenido Sierra Nevada como refugio glacial, que ha permitido la persistencia de poblaciones en diferentes nichos ecológicos (además geográficamente muy próximos) durante las sucesivas glaciaciones del Pleisto-

ceno. Este patrón no es exclusivo de especies de alta montaña. Se ha visto que en especies más mesófilas también se cumple este patrón, como por ejemplo en *Betula pendula* subsp. *fontqueri* (Rothm.) G. Moreno y Peinado (Martín et al., 2008). También se ha observado que, además de la estabilidad climática, la hibridación facilitada por las migraciones altitudinales ha favorecido la acumulación de diversidad genética en especies de Sierra Nevada, como ocurre en *Centaurea gadorensis* Blanca y *C. pulvinata* (Blanca) Blanca entre las que se ha detectado, junto con *C. sagredoii* Blanca (de la cercana Sierra de Filabres), fenómenos de hibridación e introgresión que justifican sus elevados niveles de diversidad genética (Figura 1; Ben-Menni Schuler et al., 2019).

Una excepción a esta tendencia la podemos encontrar en *Armeria*, concretamente en *A. filicaulis* subsp. *nevadensis* y *A. splendens*, táxones en los que se ha observado una disminución de la diversidad genética a lo largo de un gradiente altitudinal (Fuertes-Aguilar et al., 2011), que sugiere que las poblaciones que están a mayor altitud han sufrido cuellos de botella debido a un importante efecto fundador, es decir, son fruto de colonizaciones a partir de pocos individuos, patrón típico en plantas alpinas (Raffl et al., 2006). O también en el caso de *Artemisia umbelliformis*, que presenta unos bajos niveles de diversidad genética, posiblemente debido a procesos de deriva genética y al pequeño tamaño poblacional de la población nevadense (Sanz et al., 2017).

Implicaciones en conservación

El uso de marcadores moleculares aplicados a conservación viene siendo una disciplina muy extendida, que se originó como consecuencia de la necesidad de establecer medidas de conservación en las que se tenían en cuenta los riesgos genéticos sobre las especies, principalmente los centrados en poblaciones con escasa diversidad genética. Ya en los años 90, gracias a los avances en el estudio del ADN y la mejora en los métodos de computación se empezaron a realizar análisis más complejos y fiables, así como establecer protocolos de conservación más eficientes en los que se estudiaba la cantidad y distribución de la diversidad genética de las poblaciones. La diversidad genética está implicada directamente en la viabilidad de una especie. Diversos estudios han puesto de manifiesto que una pérdida de diversidad genética puede dar lugar a un descenso en la viabilidad de las poblaciones, en la capacidad de adaptación a cambios ambientales y en la resistencia a enfermedades (Beardmore, 1983; Fischer y

Matthies, 1998). Es por tanto más importante en especies que presentan un bajo tamaño poblacional efectivo, ya que los efectos de deriva genética y depresión por endogamia pueden tener gran influencia en la cantidad de diversidad genética presente (Foré y Guttman, 1999). Desafortunadamente, la diversidad genética no puede ser inferida con precisión a partir de estudios basados en la demografía, ecología y/o biología reproductiva (Gitzendanner y Soltis, 2000), por lo que es recomendable la obtención de datos moleculares relativos a la estructura genética para mejorar la diagnosis sobre el estado de conservación de una especie (Falk y Holsinger, 1991).

Por tanto, en Sierra Nevada, donde confluyen numerosas especies raras o amenazadas y que en muchos casos presentan poblaciones fragmentadas, este tipo de estudios podría tener gran importancia; tal y como recoge las medidas planteadas en el “Programa de Actuación del Plan de Recuperación y Conservación de especies de Altas Cumbres de Andalucía” (BOJA nº 100 de 27 de mayo de 2015). A partir de los resultados obtenidos en algunos de estos estudios se pueden establecer medidas de conservación adecuadas a cada especie. Un ejemplo lo representa una de las especies de alta montaña (2950-3330 m) más amenazadas de la sierra, *Arenaria nevadensis* Boiss. y Reut., especie anual con sólo dos poblaciones conocidas (una con tres núcleos intrapoblacionales) cada una menor a 1 km² y menos de 2.500 individuos totales. En un estudio sobre su diversidad genética, realizado como una asistencia técnica para la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía (Suárez-Santiago et al., en preparación), se detectó una diversidad total moderadamente elevada pero fuertemente estructurada entre las dos poblaciones (distanciadas a menos de 5 km; Figura 2). Una de sus poblaciones (Veta Grande, VG, en la Figura 2) con una diversidad relativamente baja y la otra (Mulhacén, MU) con mayor diversidad, pero estructurada en dos subpoblaciones (aprox. 700 m de distancia) y con un modelo de aislamiento por distancia entre sus tres núcleos, donde el núcleo más alejado (una de las subpoblaciones) mostró baja diversidad. Ante este escenario parece prioritario la conservación de la población más variable y el reforzamiento de su subpoblación más alejada para evitar cuellos de botella, así como el reforzamiento de la población menos variable a partir de individuos de las dos subpoblaciones de la población que alberga más variabilidad.

La conservación de las especies amenazadas en Sierra Nevada a priori podría parecer una tarea sencilla, ya que gran parte de la sierra está incluida bajo alguna figura de protección y en, estudios previos, se han señalado zonas potenciales de conservación prioritaria debido a su riqueza en

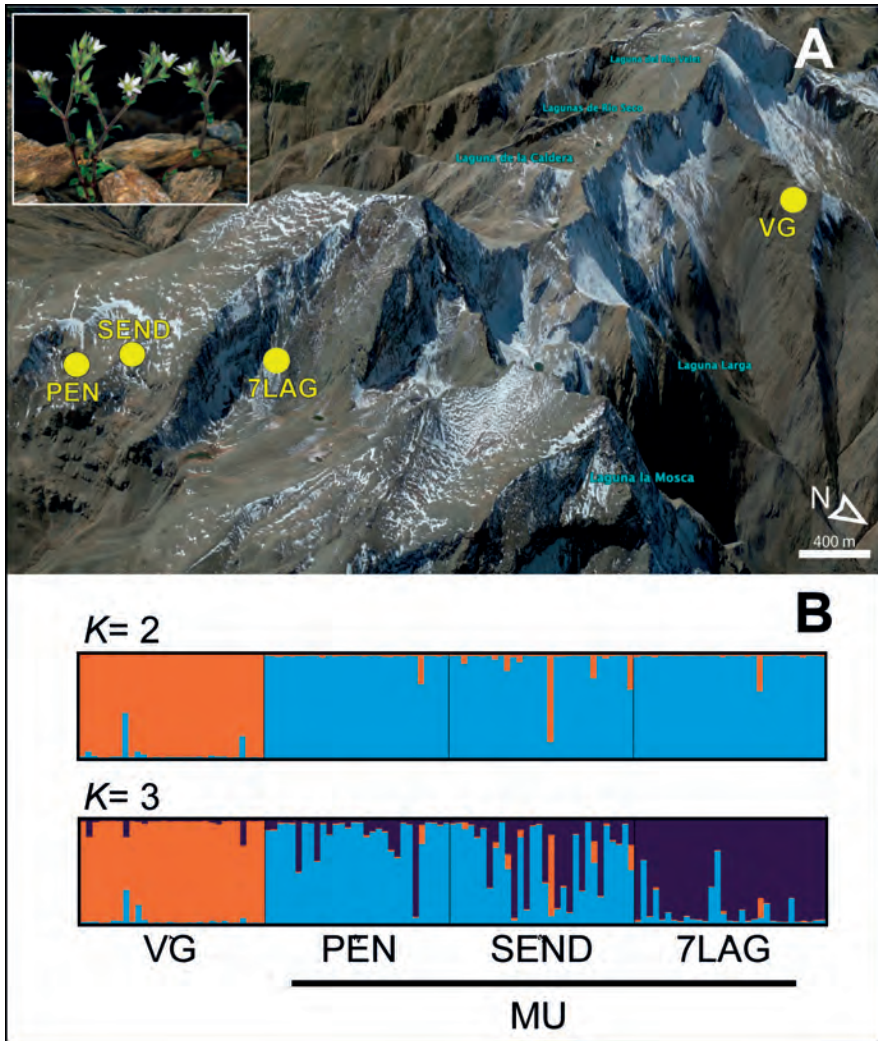


Figura 2. A, Distribución de los cuatro núcleos poblacionales conocidos de *Arenaria nevadensis*. Se considera que PEN, SEND y 7LAG son núcleos intrapoblacionales de una misma población, Mulhacén (MU). B, Análisis de la estructuración de la diversidad genética realizado con el programa STRUCTURE. Se observa una estructuración jerárquica de la diversidad genética. El nivel superior de estructuración ($K=2$) muestra la diferenciación clara entre las dos poblaciones a priori; mientras que cuando $K=3$ se identificó una subestructura dentro de la población MU. Un test de Mantel apoyó que el modelo detectado en MU se corresponde con un aislamiento por distancia. Tomado de Suárez-Santiago et al., (en preparación).

especies (Cañadas et al., 2014), o singularidad y riqueza de linajes (Vargas, 2003). Sin embargo, gran parte de los estudios realizados no incluyen recomendaciones de gestión o conservación de estas especies, al parecer una carencia habitual en los estudios de especies amenazadas en el Mediterráneo (Médail y Baumel, 2018). En su revisión, estos autores enfatizan la importancia de tener en cuenta aspectos como la filogeografía, diversidad genética, fenómenos de adaptación local en poblaciones periféricas, etc., para establecer medidas de conservación adecuadas a largo plazo, en las que no se tenga en cuenta únicamente la distribución de la diversidad genética en las poblaciones, sino también procesos evolutivos que permitan inferir futuros procesos de diversificación o resiliencia frente a cambios ambientales.

Con respecto a Sierra Nevada, como se ha comentado apenas se conocen trabajos en los que se hayan definido estrategias de conservación de las especies estudiadas (e.g., Martín et al., 2008; Blanco-Pastor y Vargas, 2013). Además, la mayor parte de los táxones estudiados exhiben diferentes historias evolutivas, así como niveles de diversidad muy contrastados. Por tanto, es difícil, además de poco operativo, establecer no únicamente una política de conservación unificada para todas las especies objeto de planes de gestión (tal y como se contempla en los decretos de protección en los que se incluyen muchas de ellas), sino, a veces, configurar estrategias compartidas para especies que comparten hábitats o localidades. En este sentido, Vargas et al. (2013) proponen la creación de microrreservas en diversas zonas de la sierra que albergan poblaciones de especies protegidas que en conjunto muestran elevadas concentraciones de diversidad genética, aunque no coincidan con las zonas de mayor biodiversidad del macizo.

Por otra parte, algunas de las predicciones que se han realizado, fundamentalmente para las especies que habitan en las zonas más elevadas de la sierra (pisos oro- y crioromediterráneo), es que en un contexto en el que se espera un calentamiento global acusado estas especies sufrirán una contracción del hábitat óptimo para su asentamiento, con las esperadas consecuencias de extinción local de poblaciones y disminución de su diversidad genética; aunque este último extremo no parece ser una amenaza a corto plazo, ya que se ha observado que suelen presentar cierta resiliencia (Hof et al., 2011; Blanco-Pastor y Vargas, 2013; Blanco-Pastor et al., 2019). En particular, Blanco-Pastor y Vargas (2013) desarrollan un método para predecir posibles disminuciones de diversidad genética en especies protegidas basado en el cálculo del número poblacional efectivo futuro a partir de la utilización combinada de modelos de distribución de especies (SDM; *species distribution modelling*), estimaciones de parámetros de diversidad genética en el hábitat disponible y las tasas de mutación de diferentes loci. Más

recientemente, Blanco-Pastor et al. (2019) realizan una aproximación con tres especies del piso crioromediterráneo (*Chaenorhinum glareosum*, *Linaria glacialis* y *L. nevadensis*), en la que intentan evaluar procesos poblacionales históricos como demografía y rutas de colonización en la distribución y cantidad de diversidad genética, y su correlación con variables ambientales y ecológicas. Sus resultados, de nuevo, indican que es difícil establecer un patrón espacial de la diversidad genética para estas tres especies, aunque sí hay cierta relación entre su diversidad genética y la microtopografía del territorio. Cada especie presenta unas preferencias específicas por determinados nichos que actúan como reservorios muy importantes de diferentes linajes filogenéticos, por lo que proponen que estas zonas de montaña con gran variabilidad microtopográfica sean tenidas en cuenta en conservación.

Conclusiones

Los estudios de diversidad filogenética realizados sobre la flora de Sierra Nevada indican que, en general, ésta es baja en comparación con otras sierras ibéricas, a pesar del elevado número de endemismos presentes y debido a lo reciente de sus procesos de diversificación; que la relación filogenética de las especies en las comunidades es menor en los pisos bioclimáticos inferiores y aumenta con la altura desde el supramediterráneo, y que el recambio de linajes filogenéticos ocurre principalmente entre los pisos meso y supramediterráneos. Por otra parte, el territorio presenta cierta singularidad con respecto a otros sistemas montañosos del Este peninsular, ya que además de ser un centro de concentración de neoendemismos, también presenta una elevada proporción de paleoendemismos en sus zonas más elevadas.

La extrema complejidad ecológica y climática de Sierra Nevada, que ha propiciado su elevada diversidad florística, tiene su reflejo en los complejos patrones biogeográficos de las especies estudiadas. Entre los observados uno de los más importantes, sobre todo en especies de óptimo alpino, es la vicarianza. Además, los marcadores moleculares han permitido identificar la importancia de fenómenos de aislamiento poblacional e introgresión en los procesos de diversificación de algunas especies nevadenses.

Como norma general (siempre con alguna excepción), los estudios genéticos poblacionales de la flora indican unos niveles elevados, o al menos moderados, de diversidad genética intrapoblacional y la ausencia de estructuración de la misma, ya sea debido al importante efecto como refugio glacial de la sierra o a fenómenos puntuales de introgresión.

Tabla 1.

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Androsace vitaliana</i> subsp. <i>nevadensis</i>	filogeográfico	AFLP, ITS y cpDNA	Se observan patrones filogeográficos diferentes entre los marcadores nucleares (AFLP, ITS) y los plastidiales. Los primeros indican un patrón de vicarianza típico, mientras que los plastidiales indican dispersión a larga distancia o retención de pleisiomorfías	Dixon et al., 2009; Vargas, 2003
<i>Anthyllis montana</i>	filogeográfico	ITS, AFLP	Los resultados indican que es una especie originada en las montañas del sur de la P. ibérica y que parece haberse extendido hacia las montañas del norte ibérico, alpes y apeninos posteriormente	Vargas, 2003, Kropf et al., 2002
<i>Antirrhinum hispanicum</i>	filogenético/poblacional	cpDNA	Dos estudios diferentes, el primero poblacional, que indica la existencia de altos niveles de diversidad genética. Se observa que las poblaciones de domías del Trevenque son las que presentan la mayor diversidad genética. El segundo es un estudio filogenético que sugiere ausencia de señal filogenética por introgresión entre diferentes especies del género.	Jiménez et al., 2005; Vargas et al., 2013

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Aquilegia nevadensis</i>	poblacional	microsatélites	Se relacionan estos marcadores con su importancia en la evolución de ciertos caracteres morfológicos	Castellanos et al., 2011
<i>Arenaria armerina subsp. caesia</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Ausencia de señal filogenética debida a procesos de introgresión o incomplete lineage sorting, aunque el sur peninsular parece una zona de refugio glacial y un centro de diversificación importante para el género	Valcárcel et al., 2006
<i>Arenaria tetraquetra</i>	filogeográfico	ITS	Diversificación de la especie desde el sur peninsular hacia el este y norte ibérico, con fenómenos de ploidización	Vargas, 2003
<i>Arenaria tetraquetra subsp. amabilis</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Ausencia de señal filogenética debida a procesos de introgresión o incomplete lineage sorting, aunque el sur peninsular parece una zona de refugio glacial y un centro de diversificación importante para el género	Valcárcel et al., 2006

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Armeria sp. pl.</i> (<i>A. filicaulis</i> subsp. <i>alfacarensis</i> , <i>nevadense</i> y <i>trevaqueana</i> , <i>A. splendens</i> y <i>A. villosa</i> subsp. <i>bernisii</i>)	filogenético, filogeográfico, poblacional, taxonómico	ITS, cpDNA, RAPD	Valores de diversidad genética normales según Nybom 2004. Patrones filogeográficos relacionados con fenómenos de introgresión en contactos entre poblaciones mediados por desplazamientos durante cambios climáticos del Pleistoceno. Los patrones de diversidad también están relacionados con fenómenos diferenciados de desplazamientos, extinciones locales y recolonizaciones. También se observa ausencia de señal filogenética debida a procesos extensivos de introgresión. Se describe una nueva subespecie, <i>A. filicaulis</i> subsp. <i>alfacarensis</i> .	Fuertes-Aguilar y Nieto Feliner, 2003; Fuertes-Aguilar et al., 2011; Gutierrez-Larena et al., 2002; Gutierrez-Larena et al., 2004; Nieto Feliner et al., 2002; Nieto Feliner et al., 2004
<i>Artemisia umbelliformis</i>	filogeográfico	AFLP, cpDNA	Población nevadense con muy pocos efectivos, muy diferenciada genéticamente del resto y con baja diversidad genética intrapoblacional	Sanz et al., 2017

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Astragalus edulis</i>	poblacional	AFLP, cpDNA	A partir de los valores de diversidad genética intrapoblacional, y de la distribución de haplotipos se proponen medidas de conservación ex situ a fin de preservar la mayor cantidad de potencial evolutivo de esta especie	Peñas et al., 2016
<i>Betula pendula</i> subsp. <i>fontqueri</i>	poblacional	RAPD	Valores de diversidad genética intrapoblacional elevados, poblaciones aisladas genéticamente del resto, posiblemente desde antes del LGM, se aportan datos de las implicaciones de los resultados en su conservación	Martin et al., 2008
<i>Brassica repanda</i>	filogenético	cpDNA	Se observa que el género <i>Brassica</i> , junto a otros, es parafilético	Arias y Pires 2012
<i>Bupleurum fruticescens</i> subsp. <i>spinosum</i>	filogenético	ITS	Género monofilético. La población nevadense está relacionada con táxones de ámbito ibérico y balear, junto a otros de ámbito macaronésico y norteafricano	Neves y Watson 2004

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Carex camposii</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Estudio filogenético que demuestra la monofilia del género <i>Schoenoxiphium</i> . En general las especies de <i>Carex</i> muestreadas se agrupan de acuerdo a su taxonomía.	Gehrke et al., 2010
<i>Carex grex. furva</i> (<i>C. furva</i> , <i>C. lucennoiberica</i>)	taxonómico, filogeográfico	ITS, ETS, G3pDH, cpDNA, RADseq	Se describe una nueva especie, <i>C. lucennoiberica</i> a partir de <i>C. furva</i> s.l., por procesos de divergencia por alopatría, quedando éste como endémico de Sierra Nevada, y el anterior con más amplia distribución. En el trabajo posterior (Maguilla et al. 2017), se confirma que la diversificación de <i>C. lucennoiberica</i> se produjo por aislamiento, y que el posterior contacto secundario (posiblemente mediado por las glaciaciones), ha producido poblaciones introgresivas con <i>Carex furva</i> , que conviven en Sierra Nevada con <i>C. lucennoiberica</i>	Maguilla y Escudero 2016; Maguilla et al., 2017
<i>Carex nevadensis</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Las relaciones filogenéticas del agregado de <i>C. viridula</i> no quedan totalmente resueltas, probablemente debido a fenómenos de hibridación	Jiménez-Mejías et al., 2012

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Carex nigra</i>	filogeográfico	AFLP, cpDNA	Las poblaciones del sur ibérico presentan elevada diversidad genética. Los resultados indican que han servido como refugio glaciario, y que durante la recolonización ha habido contactos con otras poblaciones que desdibujan el patrón biogeográfico del grupo	Jiménez-Mejías et al., 2012
<i>Centaurea bombycina</i>	filogenético	ITS, ETS	Ausencia de señal filogenética. Las especies se agrupan de acuerdo a su localización geográfica. Reticulación, modelo de compiloespecie	Suárez-Santiago et al., 2007
<i>Centaurea gado- rensis</i> , <i>C. pulvinata</i>	filogenético / filogeográfico y genética poblacional	ITS, ETS / cpDNA, Microsatélites	Ausencia de señal filogenética. Las especies se agrupan de acuerdo a su localización geográfica. Reticulación, modelo de compiloespecie / Test de evolución reticulada e hibridaciones recurrentes entre <i>C. gado- rensis</i> , <i>C. pulvinata</i> y <i>C. sagredo- i</i> . Estructura genética actual de las tres especies es el resultado del flujo génico histórico durante los contactos secundarios en los periodos glaciares y la retracción en altura y aislamiento en los interglaciares. Los niveles de flujo génico dependen, en gran medida, de la orientación de las laderas sobre las que se encontraban las poblaciones, siendo los valles las áreas de contacto secundario.	Suárez-Santiago et al., 2007 / Ben-Menni Schuler et al., 2019

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Chaenorrhinum glareosum</i>	filogeográfico	cpDNA	Poblaciones con diversidad genética elevada, y ausencia de estructuración. Distribución espacial de la diversidad genética relacionada con la microtopografía	Vargas et al., 2013, Blanco-Pastor et al., 2019
<i>Cistus ladanifer</i>	filogeográfico	ITS, cpDNA	Las poblaciones del sur peninsular (incluidas las nevadenses) parecen tener su origen en eventos de dispersión desde poblaciones del norte de África, lo que las separa de otras más septentrionales	Guzmán y Vargas, 2009
<i>Cistus salviifolius</i>	filogeográfico	ITS, cpDNA	Los resultados, junto al área de distribución de esta especie, indican gran capacidad de dispersión tras la aridificación producida al generarse el clima Mediterráneo.	Guzmán y Vargas, 2009
<i>Convolvulus boissieri</i>	filogeográfico	AFLP, ITS, cpDNA	Se observa un cierto patrón biogeográfico, que indica diferenciación entre las poblaciones situadas al este de la depresión de Guadix-Baza de las localizadas al oeste	Salmerón et al., 2014
<i>Dactylis glomerata</i>	filogeográfico	RFLP, cpDNA	Se indica que las poblaciones macaronésicas han sufrido repetidas introgresiones desde las continentales	Sahuquillo y Lumaret, 1999

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Dactylorhiza elata</i>	filogenético	Chalcone Synthase	Se establecen hipótesis sobre el origen híbrido de esta especie, siendo un alopoliploide de al menos <i>D. foliosa</i> o <i>D. maculata</i> . Serían necesarios muestreos más amplios en el sur europeo para establecer con certeza cuales son los parentales más probables.	Inda et al., 2010
<i>Erodium cheilanthifolium/foetidum</i>	filogenético/filogeográfico	AFLP	Diversidad genética elevada. Se utiliza una población nevadense y se incluye bajo el epíteto específico de <i>E. foetidum</i> .	Alarcón et al., 2012
<i>Erodium sp. pl.</i>	filogenético/filogeográfico	ITS, cpDNA	Se indica que algunos de los táxones ibéricos, especialmente los de montaña se han podido diversificar por fenómenos de alopatria	Fiz-Palacios et al., 2010
<i>Erysimum baeticum subsp. baeticum</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Los resultados no apoyan la clasificación taxonómica de <i>E. grex. nevadense</i>	Abdelaziz et al., 2014

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Erysimum nevadense</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Ausencia de señal filogenética, agrupándose los individuos con respecto a su localización geográfica más que con respecto a sus relaciones filogenéticas, debido posiblemente a fenómenos de introgresión o incomplete lineage sorting	Abdelaziz et al., 2014
<i>Festuca sp. pl.</i> (<i>Festuca clementei</i> , <i>F. frigida</i> , <i>F. iberica</i> , <i>F. indigesta subsp. indigesta</i> , <i>F. nevadensis</i> , <i>F. paniculata var. moleroi</i> , <i>F. plicata</i> , <i>F. pseudeskia</i> , <i>F. rivularis</i> , <i>F. scariosa</i>)	filogenético	ITS, cpDNA, RAPD	Estudios filogenéticos a gran escala de la tribu Lolinae, que apoyan la hipótesis de que el género <i>Festuca</i> es polifilético, apareciendo gran parte de las especies mezcladas con otros géneros de la tribu.	Catalán et al., 2004; Inda et al., 2008; Quintanar et al., 2007; Stammers et al., 1995
<i>Gentiana alpina</i>	filogeográfico	AFLP	Patrón filogeográfico típico de vicarianza	Kropf et al., 2006
<i>Gentiana boryi</i>	filogenético	cpDNA	Representantes de la sección bien encuadrados, elevada tasa de mutación en las especies del grupo	Gielly y Taberlet, 1996
<i>Hedera helix</i>	filogenético	ITS	Estudio filogenético en el que se separan las especies diploides de las poliploides. La especie de Sierra Nevada es diploide y presenta baja tasa de mutación en general	Vargas et al., 1999

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Hieracium castellanum</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Se indica que es un género parafilético, introgrado de antiguo con <i>Pilosella</i> por una parte y con <i>Andryala</i> por otra	Fehrer et al, 2007
<i>Juniperus communis</i>	filogeográfico	AFLP, ITS, cpDNA	Ausencia de diversificación poblacional, posiblemente por fenómenos de colonización relativamente recientes unidos a la capacidad de dispersión de esta especie a larga distancia. Relaciones filogenéticas congruentes con la taxonomía	Adams y Schwarzbach, 2012, Vargas, 2003, van der Merwe et al., 2000
<i>Kernera saxatilis</i>	filogeográfico	AFLP	Patrón filogeográfico típico de vicarianza	Kropf et al., 2006
<i>Leucanthemopsis pectinata</i>	filogenético	ITS, low copy nuclear, cpDNA	Se usa una población de <i>L. pectinata</i> , en un estudio cuya especie central es <i>Castrianthemum debeauxii</i> , y su posición taxonómica y filogenética. La filogenia indica que el género <i>Leucanthemopsis</i> es monofilético.	Tomasello et al., 2014

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Linaria glacialis</i>	poblacional	nuclear y cpDNA	Se observa una inesperada elevada diversidad genética y ausencia de estructuración genética poblacional. En un contexto de calentamiento global se espera que las poblaciones sufran ciertas contracciones aunque la diversidad genética es posible que no disminuya tan acusadamente. Se presenta un método para evaluar la diversidad genética futura en base a ciertos parámetros. Distribución espacial de la diversidad genética relacionada con la microtopografía	Blanco-Pastor y Vargas, 2013; Vargas et al., 2013; Blanco-Pastor et al., 2019
<i>Linaria nevadensis</i>	poblacional	cpDNA	Se observa una inesperada elevada diversidad genética y ausencia de estructuración genética poblacional. Distribución espacial de la diversidad genética relacionada con la microtopografía	Vargas et al., 2013; Blanco-Pastor et al., 2019

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Meum athamanticum</i>	filogeográfico	AFLP	Las poblaciones del sur europeo quedaron aisladas durante las glaciaciones, no habiendo tenido influencia en la posterior recolonización de las del centro y norte de Europa	Huck et al., 2009
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	filogeográfico	nuclear y cpDNA restriction	El origen de las poblaciones del sur peninsular está en poblaciones poliploides que migraron desde el este de Europa y entraron a la península ibérica por Los Pirineos	Koch et al., 1998
<i>Muscari</i> sp. pl. (<i>M. atlanticum</i> , <i>M. baeticum</i> , <i>M. comosum</i> , <i>M. matritensis</i> , <i>M. neglectum</i>)	taxonómico, filogenético	ITS, citogenético	Se describen dos nuevas especies alopoliploides y se establecen las relaciones filogenéticas entre las especies ibéricas del género	Suárez-Santiago et al., 2007
<i>Paeonia broteri</i> , <i>P. coriacea</i>	filogenético	cpDNA	El estudio filogenético que incluye poblaciones de <i>P. broteri</i> y <i>P. coriacea</i> indica que ésta última parece haberse diversificado de <i>P. broteri</i> por ploidización	Sang et al., 1997
<i>Papaver alpinum</i>	filogeográfico	AFLP	Patrón filogeográfico relacionado con eventos de long distance dispersal	Kropf et al., 2006

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Phlomis crinita</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Ausencia de señal filogenética, agrupándose los individuos con respecto a su localización geográfica más que con respecto a sus relaciones filogenéticas, debido posiblemente a fenómenos de introgresión o incomplete lineage sorting	Albaladejo et al., 2005
<i>Phlomis lychnittis</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Ausencia de señal filogenética, agrupándose los individuos con respecto a su localización geográfica más que con respecto a sus relaciones filogenéticas, debido posiblemente a fenómenos de introgresión o incomplete lineage sorting	Albaladejo et al., 2005
<i>Plantago nivalis</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Relaciones filogenéticas congruentes con la clasificación taxonómica. Esta especie se encuadra con especies de la sect. Montana	Ronsted et al., 2002
<i>Prunus ramburii</i>	filogenético	cpDNA	Relaciones filogenéticas bien resueltas, estando emparentado con <i>P. brigantina</i> , especie también de montaña. Se sugiere que <i>P. ramburii</i> está implicado en el origen del tetraploide <i>P. spinosa</i>	Reales et al., 2010

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Pynus sylvestris</i>	filogeográfico (ojo es de BAZA)	mitDNA	Aunque la población estudiada es de la cercana Sierra de Baza, resultados indican que está aislada, posiblemente desde el Terciario, del resto de poblaciones (y presumiblemente las nevadenses también).	Sinclair et al., 1999
<i>Quercus pyrenaica</i>	poblacional	SSR	Diversidad genética intrapoblacional elevada, los datos sugieren que según el tratamiento selvícola de las poblaciones la diversidad genética podría aumentar o disminuir	Valbuena y Gil, 2014
<i>Quercus sp</i>	filogeográfico	cpDNA	baja, linajes de la población nevadense relacionados con uno propio del este peninsular	Grivet et al., 2006
<i>Ranunculus cherubicus subsp. girelai</i>	taxonómico	ITS, cpDNA	Se describe esta nueva especie, y se establecen hipótesis de su relación con <i>R. bupleroides</i> , del que se sugiere que se diferenció por fenómenos de alopatría	Fernández-Prieto et al., 2015

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Ranunculus glacialis</i>	filogeográfico	ITS, cpDNA	Al igual que otras especies artico-alpinas, las poblaciones del sur ibérico están aisladas genéticamente, habiendo sido colonizadas con individuos provenientes de Pirineos, en épocas muy antiguas.	Ronikier et al., 2012
<i>Reseda complinata</i>	filogeográfico	ITS, cpDNA	Las poblaciones de esta especie parecen tener su origen en un ancestro ampliamente distribuido cuyas poblaciones se fragmentaron y divergieron por aislamiento. En el contexto del grex. glaucorreseda, los resultados sugieren incomplete lineage sorting por radiación reciente, más que hibridación, como el mayor factor implicado en las incongruencias filogenéticas existentes.	Martín-Bravo et al., 2009

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Salix hastata</i>	filogeográfico	ISSR	La población granadina presenta niveles altos de diversidad genética, aunque también gran diferenciación genética con las poblaciones cántabras y pirenaicas. Se estima que la pérdida de hábitat por calentamiento global podría dar lugar a una eventual extinción de esta población.	Jiménez-Alfaro et al., 2016
<i>Sarcocapnos speciosa</i>	filogenético	ITS	Relaciones filogenéticas congruentes con la clasificación taxonómica	Salinas et al., 2003
<i>Saxifraga nevadensis</i>	filogenético	ITS	Ausencia de señal filogenética en gran parte del género, posiblemente por fenómenos de introgresión	Vargas, 1999
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	filogeográfico	ITS	Colonización de la especie desde poblaciones septentrionales, característico de especies de óptimo ártico-alpino	Vargas, 2003
<i>Saxifraga trabutiana</i> / <i>Filabres</i>	filogenético	ITS, ISSR	Señal filogenética distorsionada por fenómenos de introgresión entre las poblaciones	García-Maroto et al., 2003
<i>Scorzoneroides microcephala</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Relaciones filogenéticas congruentes con la clasificación taxonómica	Cruz-Mazo et al., 2009

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Scorzoneroideis nevadensis</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Relaciones filogenéticas congruentes con la clasificación taxonómica	Cruz-Mazo et al., 2009
<i>Sempervivum minutum</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Concordante con clasificación taxonómica	Klein y Kade-reit 2015
<i>Senecio boissieri</i>	poblacional, filogeografía	RAPD y cpSSR	Diversidad genética elevada, algo mayor que poblaciones cantábricas. Poblaciones del sur y centro peninsular más estrechamente emparentadas entre sí que con las de la cordillera cantábrica. Hipótesis de diferentes refugios glaciales implicados	Peredó et al., 2009
<i>Senecio nebrodensis</i>	filogenético	RAPD	Se estudian las relaciones filogenéticas de esta especie con <i>S. viscosus</i> , testando la hipótesis de si una deriva de la otra o son táxones con un ancestro común	Purps y Kade-reit, 1998
<i>Silene rupestris</i>	filogeográfico	AFLP	Patrón filogeográfico típico de vicarianza	Kropf et al., 2006
<i>Thlaspi nevadense</i>	filogenético	cpDNA, RFLP	Se indica que esta especie está bien encuadrada con respecto a su taxonomía. Se indica una reciente radiación del grupo debido a baja diversidad en el ADN plastidial	Mummenhoff y Koch, 1997
<i>Triplachne glaciale</i>	filogenético	ITS, cpDNA	Relaciones filogenéticas que indican la parafilia de Aveneae.	Quintanar et al., 2007

Tabla 1. (Cont.)

<i>Especie</i>	TIPO DE ESTUDIO	MARCADOR UTILIZADO	OBSERVACIONES	REFERENCIAS
<i>Veronica alpina</i>	filogeográfico	AFLP, nuclear y cpDNA	Diversidad genética intrapoblacional baja. Los patrones filogeográficos indican posibles fenómenos de long distance dispersal con poblaciones de las montañas del este de Europa	Albach et al., 2006
VARIAS ESPECIES (c. 314)	Diversidad filogenética	ITS, cpDNA	Se aportan datos sobre la estructuración de la biodiversidad de Sierra Nevada según gradientes ecológicos y altitudinales	Simón-Porcar et al., 2018
VARIOS GÉNEROS	Diversidad filogenética		Se estima el tipo de endemismos de Sierra Nevada, neoendemismos en zonas medias y bajas, y paleoendemismos en las zonas más elevadas. Sierra Nevada, en comparación con el resto de sierras bético-rifeñas más occidentales presenta valores más bajos de diversidad filogenética alfa. Además se aportan datos sobre la influencia del sustrato y la elevación en los valores de diversidad filogenética alfa.	Molina-Venegas y Roquet, 2014; Molina-Venegas et al., 2015a; Molina-Venegas et al., 2015b; Molina-Venegas et al., 2016; Molina-Venegas et al., 2017

Los suelos de Sierra Nevada, su relación con la litología y la vegetación

Francisco J. Martín Peinado¹, M. Noelia Jiménez Morales²
y Emilia Fernández Ondoño¹

Resumen

En Sierra Nevada aparecen algunas de las tipologías de suelos especialmente sensibles y de gran importancia por su elevado interés ecológico y para la conservación. Los diferentes tipos de suelos presentes están condicionados por una serie de factores abióticos característicos del área, entre los que destaca el clima (con variaciones importantes en función de la orientación y altitud), un variado relieve y su diversidad litológica, además de la acción biológica relacionada con los diferentes tipos de vegetación existente. Los diferentes factores formadores del Parque, han permitido el desarrollo de tipologías de suelos muy contrastadas y, en algunos casos, exclusivas de este ámbito geográfico, lo que contribuye en gran medida a una gran diversidad de comunidades vegetales de este peculiar ecosistema. En este sentido, se destaca la presencia de suelos dístricos (fuertemente condicionados por el incremento de las precipitaciones con la altitud), suelos con horizonte gleyco (en zonas de encharcamiento temporal o permanente), suelos de morfología poligonal y estriada, típicos de un dominio morfoclimático periglacial y de un subdominio periglacial de tundra y que son excepcionales en la península ibérica.

Palabras clave: Geología, factores formadores, suelo, vegetación.

Introducción

La formación del suelo está condicionada por cinco factores: roca madre, clima, relieve, organismos y tiempo. Las distintas combinaciones entre ellos generan una enorme diversidad de tipos de suelos, que se hace más acu-

1. Departamento de Edafología y Química Agrícola, Universidad de Granada
 2. Departamento de Botánica, Universidad de Granada
- Autor para correspondencia: mnoelia@ugr.es

sada en zonas geomorfológicamente variadas. En el caso de Sierra Nevada, la variabilidad litológica, la diversidad de formas del relieve y los acusados contrastes climáticos, relacionados con la presencia de las mayores cumbres de la geografía peninsular, da lugar a importantes variaciones en los pisos bioclimáticos, que presentan a su vez diferentes tipos de vegetación (Valle et al., 2004), generando una gran variabilidad de suelos.

Sierra Nevada tiene una estructura geológica de domo anticlinal de trazado E-W, parcialmente dismantelado por la erosión, en la que afloran las capas internas o más antiguas y el resto de capas aparece como una orla alrededor del relieve principal (Martín et al., 2008). En líneas generales, el macizo de Sierra Nevada se asienta fundamentalmente sobre el dominio del complejo geológico Nevado-Filábride (en su núcleo central), rodeado por materiales del complejo Alpujárride, con altitudes que superan los 2000 m en algunas áreas; en zonas bajas se encuentran presentes las formaciones más recientes del Neógeno-Cuaternario. Estos tres conjuntos de materiales geológicos, que aparecen apilados o superpuestos, se pueden describir de la siguiente manera (Díaz de Federico, 1980; Aldaya et al., 1979):

1. Complejo Nevado-Filábride (del Paleozoico y más antiguo, >250 Ma). Constituido principalmente por rocas metamórficas del tipo micaesquistos, pizarras y cuarcitas. Se organiza en apilamientos de diferentes mantos tectónicos entre los que destacan los mantos del Veleta y del Mulhacén.
2. Complejo Alpujárride (fundamentalmente de edad Triásica, 240-210 Ma), dispuesto alrededor del núcleo central. Está constituido por varios mantos de corrimiento compuestos por una mezcla de materiales de diversa naturaleza, entre los que destacan los micaesquistos, filitas y las rocas carbonatadas (principalmente calizas y dolomías).
3. Neógeno-Cuaternario (desde unos 20 Ma hasta la actualidad). Constituido por materiales recientes de naturaleza detrítica procedentes de la erosión de los complejos anteriores y que rellenaron las depresiones y cuencas fluviales generadas tras el levantamiento de Sierra Nevada.

El clima de Sierra Nevada presenta unas peculiaridades propias del clima regional de tipo mediterráneo y del clima de áreas de montaña. Entre sus rasgos más peculiares podemos citar las grandes variaciones de temperaturas y precipitaciones relacionadas con los cambios altitudinales y de orientación, así como la existencia de microclimas relacionados con cier-

tos caracteres del relieve (Delgado et al, 1993). Desde el punto de vista del suelo, se utiliza el término edafoclima, y se clasifica en función de los diferentes regímenes de humedad y temperatura (USDA, 2014). El régimen de temperatura está condicionado por la altitud, siendo *térmico* por debajo de los 790 m, *mésico* entre 790 y 2030 m, *frígido* entre 2030 y 2160 m y *criico* por encima de los 2160 m. En cuanto al régimen de humedad, en Sierra Nevada domina el carácter *xérico*, aunque aparecen suelos concretos con régimen ácuico en determinadas posiciones fisiográficas asociadas a presencia permanente de agua. En general, el régimen *xérico* se caracteriza por un déficit natural de agua, ya que la relación entre evapotranspiración y la precipitación anual genera balances negativos en el perfil del suelo todos los años.

En cuanto al relieve, la característica más acusada del macizo montañoso es, obviamente, la gran variación altitudinal, que oscila desde los 120 m en el curso medio del río Guadalfeo, hasta los 3482 m en el Mulhacén. El relieve está caracterizado por una asimetría de sus vertientes, condicionada por la morfología en domo y la estructura del sustrato rocoso. En este sentido, la vertiente sur, con planos de esquistosidad paralelos a la superficie, se caracteriza por pendientes más o menos inclinadas, mientras que la vertiente norte, con planos de esquistosidad perpendiculares a la superficie, está dominada por escarpes o pendientes abruptas en sus partes más elevadas y por una gran variedad de depósitos sedimentarios en las partes inferiores (Ortiz-Bernad, 2001). En los relieves que rodean el núcleo de Sierra Nevada (Complejo Alpujárride), el paisaje es también bastante escarpado, predominando formas caóticas y desordenadas asociadas a fenómenos de erosión y depósito. En estas zonas, la red de drenaje presenta una mayor densidad y configura barrancos más pronunciados con pendientes escarpadas de forma dominante. En áreas relativamente extensas predominan los materiales sueltos (dolomías kakiritizadas) que dan lugar a un paisaje ruñiforme, aunque dependiendo del grado de consolidación de los materiales presentes, las formas del paisaje aparecen como conos de deyección, depósitos aluviales o incluso *bad-lands*.

Los procesos geomorfológicos han estado muy relacionados con las variaciones climáticas ocurridas durante el Cuaternario y han sido responsables en gran medida de la actual morfología de Sierra Nevada (Aguilar et al., 1986). Las formas asociadas a procesos periglaciares son comunes y vigentes en la actualidad, mientras que las formas glaciares antiguas son heredadas (García-Rossell y Pezzi, 1979). Sin embargo, la influencia antrópica unida a la presencia de determinadas litologías ha generado graves problemas de erosión que siguen afectando a grandes sectores del macizo montañoso.

Tipologías y características de los suelos y vegetación de Sierra Nevada

En este apartado se describen los diferentes tipos de suelos y su vegetación asociada (Valle y Lorite, 2001), agrupándolos en las tres grandes unidades estructurales en las que se divide este macizo montañoso y que han sido descritas con anterioridad. Los distintos tipos de suelos que aparecen en la bibliografía consultada se han actualizado de acuerdo con la Base Referencial de los Suelos del Mundo (IUSS, 2014).

SUELOS SOBRE MATERIALES DEL COMPLEJO NEVADO-FILÁBRIDE

Se trata de suelos que han evolucionado a partir de un material silíceo (dominado por esquistos, micaesquistos y cuarcitas) y en los que las fuertes pendientes y los procesos erosivos han jugado un papel determinante en su formación.

Leptosoles: Son suelos que presentan una roca dura continua a menos de 25 cm de profundidad o son muy pedregosos, es decir, contienen menos del 20 % de tierra fina (fracción menor de 2 mm) en una profundidad de 75 cm. No son tan abundantes como era de esperar en esta área montañosa y especialmente en estos materiales debido fundamentalmente a su carácter tectonizado y origen coluvial (Delgado et al., 1988). Frecuentemente aparecen en pendientes superiores al 30%, presentan abundantes fragmentos rocosos y están sometidos a una erosión hídrica laminar severa (Aguilar et al., 1986). Sobre micaesquistos y cuarcitas, se han descrito *Leptosoles distrícos*, poco desarrollados y con menos del 50% de saturación en bases y *Leptosoles úmbricos*, cuando presentan un alto contenido en materia orgánica, están desaturados en bases y tienen un pH inferior a 6. Suelen ser pobres en otros nutrientes como fósforo y potasio, lo que unido al escaso desarrollo del perfil, condiciona el escaso desarrollo de la vegetación.

Sobre estos suelos suelen aparecer diferentes comunidades silicícolas de matorrales fruticosos y pastizales vivaces dado el escaso desarrollo del perfil edáfico. No obstante, podemos encontrar estas comunidades en suelos más potentes o evolucionados debido a procesos de degradación de otras comunidades vegetales, causados por perturbaciones naturales o antrópicas. Estas comunidades vegetales tienen composición y fisionomía diferente en función de la climatología donde se encuentren este tipo de suelos. Así,

en el termotipo oromediterráneo se pueden encontrar pastizales vivaces dominados por *Festuca indigesta* Boiss., *Poa ligulata* Boiss., *Koeleria crassipes* Lange, etc., o tomillares oromediterráneos con especies como *Arenaria pungens* Lag., *Sideritis glacialis* Boiss., *Thymus serpylloides* Bory subsp. *serpylloides*, etc. En el termotipo supramediterráneo podemos encontrar jarales, donde es frecuente la presencia de especies como *Halimium umbellatum* subsp. *viscosum* (Willk.) O. Bolòs y Vigo y *Cistus laurifolius* L. En suelos con menor pedregosidad aparecen lastonares, que son formaciones de gramineas vivaces (*Festuca scariosa* (Lag.) Asch. y Graebn., *Koeleria crassipes*, *Dactylis glomerata* L. subsp. *hispanica* (Roth) Nyman, *Festuca elegans* Boiss., etc.), con fuertes sistemas radiculares fasciculados, que probablemente son las responsables del carácter úmbrico de estos suelos. Cuando aumenta la xericidad y en termotipo mesomediterráneo, las formaciones anteriores son sustituidas por bolinares dominados por *Genista umbellata* (L' Hér.) Dum. Cours. y *Lavandula stoechas* L., o en ocasiones espartales en los que domina *Macrochloa tenacissima* (L.) Kunth. Cuando el suelo es muy poco desarrollado pueden aparecer pastizales-tomillares y tomillares nitrófilos, con presencia de especies como *Artemisia campestris* subsp. *glutinosa* (Besser) Batt., *Helichrysum italicum* subsp. *serotinum* (Boiss.) P.Fourn., *Santolina rosmarinifolia* L., *Eryngium campestre* L., *Thymus zygis* L., etc. Cuando la escasez de suelo útil para las plantas es muy elevada podemos encontrar comunidades vegetales especializadas tales como comunidades rupícolas, de pedregales y de fisuras horizontales, que variarán dependiendo del contexto climático en que nos encontremos.

Umbrisoles: Son suelos que tienen una importante acumulación de materia orgánica y una baja saturación en bases (inferior al 50%). Sobre estos materiales, se han descrito dos tipos más frecuentes. Por un lado, los *Umbrisoles hísticos*, son los suelos que aparecen en los borreguiles de Sierra Nevada, y están caracterizados por contenidos en carbono orgánico superiores al 10% en más del 40% del perfil y con valores superiores al 20% en superficie (Fernández-Ondoño et al., 2010). El contenido en nitrógeno también es alto, por lo que la relación C/N es ligeramente superior a 10. Algunos horizontes, sobre todo los superficiales, están cercanos a la saturación en bases, pero en general el grado de saturación en bases es inferior al 50% y el pH inferior a 6. Presentan texturas franco arenosas y contenidos en grava inferiores al 20%. Se ubican en la zona de cumbres, y su formación está estrechamente relacionada con la vegetación. En los pisos oro- y criomediterráneos, sobre suelos algo húmedos, se desarrolla el borreguil seco dominado por un pastizal de elevada cobertura, donde encontramos *Armeria*



Figura 1. Piornal sobre *Umbrisol gleico*.

splendens (Lag. y Rodr.) Webb, *Agrostis nevadensis* Boiss., *Ranuncullus acetosellifolius* Boiss., etc. En suelos hidromorfos y profundos se desarrollan los borreguiles húmedos con especies como *Nardus stricta* L., *Plantago nivalis* Boiss., *Ranunculus demissus* DC, *Campanula herminii* Hoffmanns. y Link, etc.

Por otro lado, aparecen *Umbrisoles gleicos*, también con altos contenido en carbono orgánico en los horizontes superficiales, superior al 6%, situados en pendientes en ocasiones superiores al 20% y con hidromorfía en profundidad. Estos suelos de alta montaña deberían presentar una formación vegetal de enebrales-piornales (Figura 1), con dominancia de especies como *Juniperus communis* L., *Juniperus sabina* L., y en menor medida, *Genista versicolor* Boiss. y *Cytisus galianoi* Talavera y Gibbs, entre otras. Sin embargo, por el manejo tradicional de esta comunidad, que consistía en la quema de enebrales y piornales para conseguir pastos vivaces de alto interés ganadero, esta comunidad se ha transformado en buena parte del Parque. Este manejo, frecuente hasta la década de 1970, está actualmente restringido, y los parches o zonas de pastos están siendo completamente invadidos por



Figura 2. *Gleysol úmbrico* localizado en un borreguil.

piornales de menor diversidad biológica, mientras que el enebro tiene grandes dificultades para su regeneración. El uso ganadero y la pendiente han modificado el perfil del suelo generando diversas discontinuidades litológicas, que afectan a todos los horizontes del suelo y que se identifican por la irregular distribución del porcentaje en gravas. Los pastos vivaces y tomillares están dominados por especies como *Festuca indigesta*, *Poa ligulata*, *Avenella flexuosa* subsp. *iberica* (Rivas Mart.) Valdés y H. Scholz, *Koeleria crassipes*, *Plantago holosteum* Scop., *Thymus serpyllodes* subsp. *serpyllodes*, etc.

En Sierra Nevada son raras las condiciones que permiten la existencia de turberas, puesto que son escasas las zonas encharcadas permanentemente, de aguas remansadas y que mantienen el nivel de humedad hasta el otoño, para provocar las condiciones de anoxia característica de las turberas. No obstante, se encuentran turberas incipientes restringidas a pequeñas zonas. Estos suelos se clasificarían como *Gleysols* úmbricos, que son frecuentes, pero en pequeñas extensiones, sobre rocas ácidas impermeables y con abundante agua. Estas condiciones podrían favorecer la presencia de

comunidades vegetales caracterizadas por la presencia de ciperáceas como *Carex nigra* (L.) Reichard, *C. echinata* J.A. Murray, *C. lepidocarpa* Tausch., *Eleocharis quinqueflora* (Hartm.) O. Schwarz, junto a otras especies como *Festuca frigida* (Hack.) K. Richt. o *Juncus articulatus* L.. Estas comunidades ricas en ciperáceas, tienen su óptimo en la región Eurosiberiana boreal, siendo más raras en las altas montañas mediterráneas, donde están restringidas a pequeños enclaves encharcados casi todo el verano. En fuentes y cursos de agua nacientes encontramos una comunidad vegetal (Figura 2) dominada por *Saxifraga stellaris* subsp. *robusta* (Engl.) Gremli, *Veronica nevadensis* (Pau) Pau, *Sedum melanantherum* DC., *Festuca rivularis* Boiss. y diferentes especies de briófitos.

Phaeozems: Son suelos caracterizados por presentar un alto contenido en carbono orgánico y estar saturados en bases. Presentan como horizontes de diagnóstico un epipedon mólico en superficie y en ocasiones un horizonte cámbico o un horizonte lúvico en subsuperficie. Se desarrollan sobre pendientes superiores al 30% y con abundantes afloramientos rocosos (Aguilar et al., 1986).

Las tipologías más frecuentes son los *Phaeozems háplicos* y *lúvicos*. Son suelos muy ricos en carbono orgánico y en nitrógeno, presentan también altos contenidos en fósforo y potasio y elevada capacidad de retención de agua. Sobre estos suelos potencialmente podrían desarrollarse bosques (Figura 3), tanto encinares (*Quercus rotundifolia* Lam.) en zonas con mayor xericidad y de topografías desfavorables, como robledales de roble melojo (*Quercus pyrenaica* Willd., donde también habitan especies raras, como *Rhamnus cathartica* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *S. hybrida* L., *S. latifolia* (Lam.) Pers., etc.), allí donde las precipitaciones son mayores y/o los suelos están un poco más desarrollados, permitiendo mayor disponibilidad hídrica especialmente en los meses estivales. Debido a la actividad antrópica, estos bosques han desaparecido frecuentemente de sus áreas potenciales y en su lugar aparecen matorrales y pastizales seriales, similares a los descritos en los suelos de tipo *Leptosol dístrico* y *úmbrico*, si ha habido una degradación fuerte del bosque y en especial del suelo, o espinales y escobonales, si la degradación del bosque no ha ido de la mano de una fuerte degradación edáfica. En los espinales dominan especies de arbustos caducifolios, a veces espinosos, como *Prunus ramburii* Boiss., *Crataegus monogyna* Jacq., *Berberis hispanica* Boiss. y Reut., *Lonicera arborea* Boiss., etc., y en los escobonales especies como *Adenocarpus decorticans* Boiss., *Cytisus scoparius reverchonii* (Degen y Hervier) Rivas Goday y Rivas Mart. o *Genista cinerea* (Vill.) DC.



Figura 3. Encinares y robledales sobre suelos tipo *Phaeozem*.

Acrisoles: Estos suelos son consecuencia de procesos de periglacialismo. El periglacialismo en Sierra Nevada tiene una enorme importancia como agente modelador del paisaje, ya que participa en la creación de formas propias o remodela las ya existentes, incluyendo las de origen glaciar. Las morfologías creadas aparecen en toda Sierra Nevada de forma generalizada por encima de los 2500 metros de altitud (Gómez et al., 2002). En los niveles más altos de Sierra Nevada aparecen superficies de crioplanación que se labraron durante los períodos fríos pleistocenos por la acción combinada de la crioclastia, que eliminó los resaltes rocosos, y de la gelifluxión, que extendió los productos liberados a lo largo y ancho de la planicie preexistente; ello explica el mar de cascajos (*mer de roches*) que tiende a recubrir el suelo. Las figuras geométricas, se producen asociadas a estas superficies de crioplanación del Pleistoceno y forman configuraciones ordenadas cerradas (suelos poligonales) o abiertas (suelos estriados) de acuerdo con el valor de la pendiente sobre la que aparecen. Este tipo de morfologías presentan características diferentes en función de su localización dentro del ma-

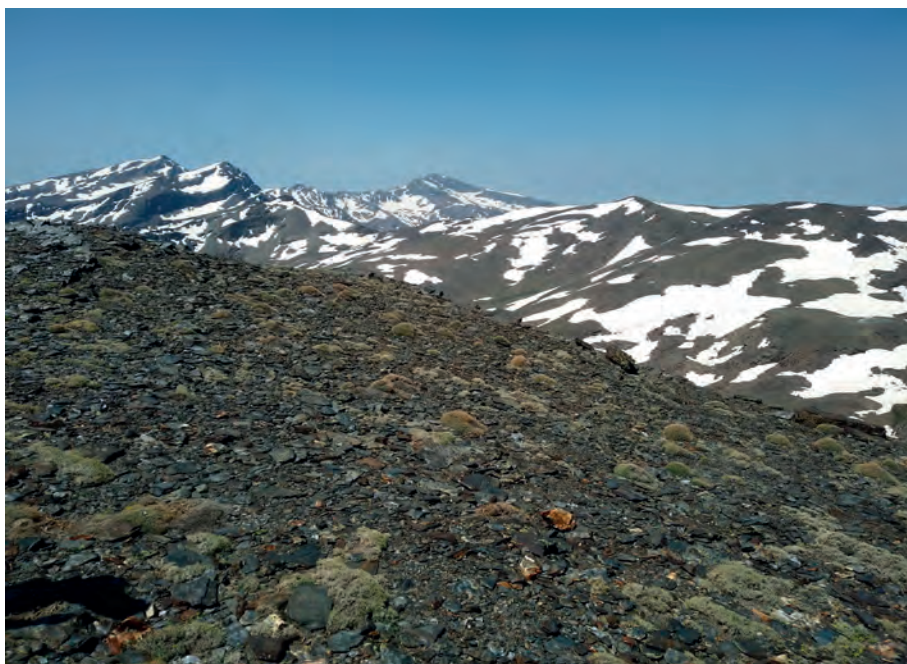


Figura 4. Suelos afectados por periglaciario (Acrisol háptico).

cizo montañoso (Simón et al., 1994). Por encima de los 3000 m en el valle de Lanjarón, los polígonos o estrías tienen un tamaño métrico y están inactivos; mientras que por debajo de los 2800 m en el valle del Mulhacén, estas configuraciones son actuales y tienen tamaño centimétrico (Martín-Peinado et al., 2010).

Los suelos desarrollados en esta zona suelen ser del tipo *Acrisol háptico abruptico crómico* y presentan una textura gruesa, con un escaso contenido en arcilla y un elevado contenido en grava. Presentan una clara ondulación de sus horizontes, conservando con claridad la línea base del horizonte Bw, lo que parece indicar que la deformación se ha producido a partir del empuje de un frente de hielo extendido uniformemente por todo el suelo, es decir, un permafrost. La ondulación del frente de permafrost podría relacionarse con la actuación de las células de convección de Rayleigh mediante una desigual transmisión de calor a la superficie del frente de hielo (Ray et al., 1983). El suelo localizado debajo de los bordes y estrías de piedras presenta una clara disminución de la ar-

cilla y el hierro libre en relación al suelo del centro del polígono y al situado entre las estrías.

Todas estas características originan que la comunidad vegetal corresponda a un pastizal psicroxerófilo (Figura 4) dominado por gramíneas vivaces y pequeños matorrales donde abundan las especies endémicas (*Artemisia granatensis* Boiss., *Festuca clementei* Boiss., *Nevadensia purpurea* (Lag. y Rodr.) Rivas Mart., *Gentiana alpina* Vill., *Papaver lapeyrousianum* Guterm., etc.). Las especies dominantes en estos pastizales son muy variadas, dependiendo de que aparezcan entremezclados los esquistos con materiales ricos en bases como mármoles, calcoesquistos, anfibolitas o peridotitas, sean suelos con importantes afloramientos rocosos o suelos más profundos. Cuando las pendientes son muy pronunciadas con pedregales sueltos aparece la vegetación típica de canchales que incluye especies de bajo porte y cobertura, con raíces largas y serpenteantes para alcanzar el suelo (*Linaria glacialis* Boiss., *Viola crassiuscula* Bory, *Chaenorrhinum glareosum* (Boiss. Willk). También es de destacar sobre este tipo de suelos la comunidad vegetal que aparece sobre zonas donde el periodo de innivación es prolongado (ventisqueros), dominada por *Sedum candollei* Raym.-Hamet, *Gnaphalium supinum* L., *Epilobium alsinifolium* Vill., etc.).

Cambisoles: Son suelos que presentan un horizonte de diagnóstico cámbico (Bw) y un horizonte superficial generalmente pobre en materia orgánica. El carácter *dístrico* o *eútrico* está directamente relacionado con la altitud, ya que el grado de desaturación en bases se relaciona con las precipitaciones y el lavado que éstas producen en el suelo. Los *Cambisoles dístricos* son dominantes por encima de los 1800 m de altitud, suelen ser pedregosos pero con pocos afloramientos rocosos. La vegetación, cuando no están cultivados o proceden de cultivos abandonados, suele ser un piornal. Presentan una capacidad de retención de agua muy alta y también un contenido medio/bajo de carbono orgánico y de nitrógeno en el horizonte superficial. Están desaturados en bases con cantidades equivalentes de Ca y Mg. El pH está comprendido entre 5 y 6. Algunos autores (Delgado et al., 1988) han asociado la presencia de estos suelos en Sierra Nevada a procesos degradativos de la vegetación, al estar asociados a cultivos de montaña implantados en otros tipos de suelos tales como *Phaeozems* o *Cambisoles húmicos*. Sobre *Cambisoles dístricos*, al igual que sobre suelos de tipo *Phaeozem*, potencialmente se pueden desarrollar encinares y robledales dependiendo de la disponibilidad de agua y la altitud, y matorrales de degradación (espinales, escobonales/retamales, jarales, lastonares, pastizal-tomillar).

SUELOS SOBRE MATERIALES DEL COMPLEJO ALPUJÁRRIDE (ORLA CARBONATADA)

Las rocas que forman los suelos de este Complejo son básicamente calizas y dolomías triásicas, en ocasiones muy mezcladas entre sí. Cuando predomina la caliza los suelos son más profundos y las texturas son arcillosas, siendo frecuentes horizontes de diagnóstico *mólico* y *cámbico*, al tiempo que predominan colores pardos (por la mezcla de la materia orgánica), o rojos (consecuencia de la alteración y liberación de hierro). Si predominan las dolomías, los suelos son más someros y las texturas son arenosas, llegando a cumplir las condiciones para ser clasificados como *Arenosoles*. Los colores suelen ser grises, a menudo muy claros, llegando a valores de 2.5Y 7/2 (Delgado et al., 1988). Frecuentemente, cuando están situados en pendiente, el material se va alterando y se va desprendiendo, dando lugar a característicos paisajes ruiformes. Todos los suelos de esta orla carbonatada están saturados en bases y presentan pH básico. En algunos casos presentan lavado y acumulación secundaria de carbonato cálcico. Los suelos más frecuentes sobre estos materiales son *Leptosoles*, *Arenosoles*, *Regosoles* y *Cambisoles*.

Leptosoles: Son los más abundantes del macizo de Sierra Nevada y aparecen muy representados sobre estos materiales, tanto sobre calizas como dolomías poco o nada meteorizadas. Si predomina claramente uno de los dos materiales se pueden denominar como *Leptosoles dolomíticos* o *Leptosoles calcáricos*, o incluso utilizar ambos términos para cuando, como ocurre muy frecuentemente, los materiales estén muy mezclados entre sí. En general son suelos muy poco profundos, a veces presentan menos de 10 cm de profundidad, por lo que también se pueden clasificar como *Leptosoles líticos*. Pueden presentar un alto contenido en carbono orgánico en los primeros centímetros. Frecuentemente se sitúan en zonas escarpadas y están sometidos a fuertes procesos erosivos. El calcio satura el complejo de cambio. Los *Leptosoles* desarrollados sobre dolomías, al presentar texturas arenosas, tienen una escasa capacidad de retención de agua y una menor resistencia a la erosión.

Sobre estos suelos poco evolucionados y pedregosos dominan comunidades vegetales de porte bajo diversas, que en el termotipo mesomediterráneo son de tipo matorral bajo como los romerales (*Rosmarinus officinalis* L., *Ulex parviflorus* Pourr., *Cistus clusii* Dunal, *Lavandula lanata* Boiss., *Thymus zygis* subsp. *gracilis* (Boiss.) R. Morales,...), o salviares en el termotipo supramediterráneo. En esta última comunidad podemos encontrar *Salvia*

lavandulifolia subsp. *vellerea* (Cuatrec.) Rivas Goday y Rivas Mart., *Lavandula lanata*, *Echinospartum boissieri* (Spach) Rothm., *Erinacea anthyllis* Link subsp. *anthyllis*, *Bupleurum spinosum* Gouan, *Genista scorpius* (L.) DC., etc. Cuando existe pastoreo, incendios u otro tipo de alteraciones pueden aparecer pastizales o tomillares cuyas especies representativas son: *Thymus zygis* subsp. *gracilis*, *Helianthemum cinereum* (Cav.) Pers., *Phlomis lychnitis* L., *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., *Teucrium similatum* T. Navarro y Rosúa, *Artemisia campestris* subsp. *glutinosa* (Besser) Batt., *Santolina rosmarinifolia* subsp. *canescens* (Lag.) Nyman, etc. En zonas oromediterráneas carbonatadas podemos encontrar piornales formados por caméfitos de porte almohadillado y espinosos (*Astragalus granatensis* Lam., *Erinacea anthyllis* subsp. *anthyllis*, *Vella spinosa* Boiss., *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Küpfer, *Bupleurum spinosum* Gouan, *Arenaria armerina* Bory, etc. Si hay actividad ganadera podemos encontrar pastizales hemicriptófitos dominados por *Festuca hystrix* Boiss., *Poa ligulata*, *Koeleria vallesiana*, *Jurinea humilis* (Desf.) DC., *Macrosyringion longiflorum* (Vahl) Rothm., etc.

Arenosoles: Son básicamente los suelos desarrollados sobre dolomías, que aparecen en lugares protegidos de la erosión y desarrollan perfiles con horizontes A - C, muy arenosos. Se denominan *Arenosoles* ya que tienen una textura arenosa-franca o más gruesa en todo el perfil. Como calificadores se podrían describir como *Arenosoles dolomíticos* o como *Arenosoles álbricos*, haciendo referencia este último al color claro de estos suelos. Cuando se sitúan en pendientes están muy erosionados, presentando rasgos microtopográficos relacionados con la reptación del suelo (creeping) como camellones de hasta 3 cm. El contenido en carbonatos supera en muchas ocasiones el 70%, por lo que el pH es frecuentemente mayor de 8,7. En el complejo de cambio los dos cationes dominantes y prácticamente únicos, son el Ca y el Mg, que saturan el complejo de cambio, ya que son muy abundantes y la capacidad de intercambio catiónico es muy baja. Estos suelos son un ejemplo de cómo la diversidad edáfica condiciona la biodiversidad de Sierra Nevada.

El desarrollo de la vegetación está muy ralentizado en estos medios, ya que son suelos pobres en nutrientes, con colores muy claros y con muy escasa capacidad de retención de agua, es decir, son suelos secos. Sin embargo desde el punto de la vegetación tienen un enorme interés, existiendo gran cantidad de comunidades vegetales y especies exclusivas sobre este tipo de suelos en función de su mayor o menor desarrollo, disponibilidad hídrica, climatología, antropización, etc. Así, pueden aparecer pastizales dolomíticos de elevada cobertura, matorrales de escasa cobertura y bajo porte do-



Figura 5. Arenosoles desarrollados sobre dolomías del Complejo Alpujárride.

minado por caméfitos, y nanocaméfitos tomentosos (Figura 5), muchos de ellos con especies endémicas (*Santolina elegans* Boiss., *Lomelosia pulsatilloides* (Boiss.) Greuter y Burdet subsp. *pulsatilloides*, *Erodium boissieri* Coss., *Thymus granatensis* Boiss., *Rothmaleria granatensis* (Boiss.) Font Quer, etc.) y pastizales formados por hemicriptófitos de escaso tamaño y cobertura, como *Trisetum velutinum* Boiss., *Brachypodium phoenicoides* subsp. *boissieri* (Nyman) Romero García, *Koeleria vallesiana*, *Arenaria armerina* subsp. *caesia* (Boiss.) C. Díaz, C. Morales, F. Valle, etc.

Regosoles: Son suelos muy abundantes en esta orla carbonatada de Sierra Nevada. Pueden ser suelos poco desarrollados, por el material original o por la pendiente (por ejemplo, suelos calizo-dolomíticos, con predominio de dolomía en pendientes superiores al 20%) o bien suelos degradados al eliminar la vegetación natural. La característica común de estos suelos es su escaso desarrollo, solo horizontes A - C, sobre materiales no consolidados, sin horizontes *mólico* ni *úmbrico* y que no cumplen los requisitos

para ser considerados *Leptosoles* (pocos fragmentos rocosos), *Arenosoles* o *Fluvisoles*. Aguilar et al., (1986) describieron diversos tipos de *Regosoles* en la zona, destacando los siguientes: *Regosoles lépticos*, sobre diferentes materiales (calizas, dolomías, mezcla de caliza/dolomía/filita, o incluso sobre peridotitas en el collado de la Gabiarra, 2305 m, o Cerro del Almirez). Generalmente en pendientes superiores al 25%. A pesar de que presentan buena humificación, con contenidos en carbono orgánico y nitrógeno medios, sin embargo, son pobres en fósforo y potasio, además de poseer una escasa capacidad de retención de agua. Estas características condicionan una cobertura vegetal en general de porte bajo y abierta, muy variable de unos puntos a otros. *Regosoles calcáricos*, como los suelos más característicos de esta zona de la Sierra. Están desarrollados sobre calizas y dolomías en distintas proporciones y con pendientes variables, aunque siempre por encima del 20%. Medianamente profundos, con espesores comprendidos entre 40 y 80 cm, presentan una mayor capacidad de retención de agua, acorde con esta profundidad, y permiten el desarrollo potencial de encinares calizos meso- y supramediterráneos donde hay más profundidad de suelo o mayor capacidad de retención de agua, o pinares sobre dolomías de *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Aiton, y *P. nigra* subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco, en condiciones de mayor xericidad y/o pendiente o menor espesor de suelo útil para las plantas. Cuando estos bosques están degradados y sobre todo en los claros, aparecen sobre calizo-dolomías matorrales seriales heliófilos de tipo espartal donde se encuentran especies como *Macrochloa tenacissima*, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl. y C. Presl., *Avenula bromoides* (Gouan) H. Scholz, etc., romeral en el termotipo mesomediterráneo, o salviar en el termotipo supramediterráneo. Sobre materiales dolomíticos es frecuente encontrar especies que son típicamente silicícolas o viven en sustratos descalcificados, tales como *Pinus pinaster*, *Cistus laurifolius* L., o *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.

Cambisoles: Son muy frecuentes en esta orla carbonatada, en laderas con tendencia a la concavidad, correspondientes a áreas coluviales bastante estabilizadas y acumulativas (Delgado et al., 1988). La característica que los define es la presencia de un horizonte cámbico, caracterizado por presentar una o más de estas características: un desarrollo de colores rojos o pardos, formación de estructura, aumento del porcentaje de arcilla y lavado de carbonatos. Los suelos dominantes son los *Cambisoles calcáricos* y cuando predomina la dolomía se denominarían como *Cambisoles dolomíticos*. Presentan carbonato cálcico entre 20 y 100 cm de la superficie del suelo y aunque pueden presentar carbonatos secundarios (lavado y acumulación)

no son suficientes como para tener un horizonte de diagnóstico *cálcico*. De acuerdo con Aguilar et al. (1986), se desarrollan en pendientes que oscilan entre el 20 y el 40% con buen drenaje, pero con erosión laminar y en surcos de moderada a intensa. Sus propiedades y constituyentes presentan mejores características que los suelos precedentes ya que tienen una textura franca y una estructura en bloques subangulares. Además presentan un contenido en carbono orgánico, nitrógeno y fósforo, medio-alto. Como consecuencia del espesor del perfil y del contenido en arcilla, la capacidad de retención de agua es muy alta.

Las características son mejores cuando predomina la caliza sobre la dolomía y queda reflejado en el desarrollo de la vegetación. Potencialmente podemos encontrar encinares meso- y supramediterráneos en zonas con mayor xericidad, acerales-quejigares en lugares más húmedos, con menos insolación o mayor disponibilidad de agua para las plantas y pinares-sabinares en el termotipo oromediterráneo. Estos pinares-sabinares están dominados por *Pinus sylvestris* L., *Juniperus sabina* L., *Daphne oleoides* Schreb., *Juniperus communis* subsp. *hemisphaerica* (K. Presl) Nyman, etc. Los cultivos en la Sierra son mayoritarios en este tipo de suelos. Cuando se abandona la actividad agraria, la vegetación predominante varía en función del piso bioclimático y va desde escobonales y retamales a tomillares/pastizales si existe actividad ganadera. En cualquier caso, si no han perdido al menos parte de sus características iniciales, pueden volver a ser recolonizados y volver a albergar bosques. Además, la mayor parte de las repoblaciones forestales que han tenido más éxito en supervivencia y desarrollo, se han realizado sobre estos suelos (Rojo et al., 2011).

SUELOS SOBRE MATERIALES NEÓGENO – CUATERNARIOS

Son suelos desarrollados sobre derrubios de todos los materiales que constituyen Sierra Nevada (micaesquistos, cuarcitas, filitas, calizas, dolomías, etc.). Se sitúan siempre por debajo de los 2000 metros, por lo que el régimen de temperatura pasa a ser *frígido* y en ocasiones *mésico*. Presentan una cierta variabilidad y suelen estar representados por suelos jóvenes tipo *Regosol* y *Fluvisol*. Sin embargo, sobre estos materiales aparece una tipología de suelos muy particulares, característicos de las regiones mediterráneas y que reflejan condiciones climáticas pasadas. Estos suelos son los *Luvisoles* y se describen como los suelos más evolucionados para la combinación de factores formadores que existe en esta zona (clímax). Son suelos antiguos y profun-

dos que en algunos casos, a pesar de proceder de materiales carbonatados, han sufrido procesos de lavado que han liberado de calcio la mayor parte del perfil, por lo que tienen vegetación diferente a la presente en suelos calizos. Presentan un horizonte de diagnóstico árgico dentro de los 100 primeros cm desde la superficie. Son frecuentes las pendientes entre el 15 y el 45%, lo que junto a un espesor frecuentemente superior a 100 cm, los hacen buenos suelos forestales. Los más comunes son los *Luvisoles crómicos*, denominados así por el color pardo fuerte a rojo del horizonte árgico, aunque también se han descrito *Luvisoles endocalcáricos* cuando presentan carbonato cálcico entre 50 y 100 cm a partir de la superficie (Ortiz-Bernad et al., 2010). Estos suelos han sido fuertemente transformados por el hombre. La eliminación de la vegetación natural para obtener carbón, o la puesta en cultivo de los mismos, han generado una degradación de los horizontes, perdiéndose el horizonte árgico y transformándose en *Cambisoles* o *Regosoles*. En muchos casos han estado sometidos a intensos procesos erosivos quedando cercano a la superficie el horizonte de acumulación de carbonato cálcico y originando así *Calcisoles*.

Potencialmente, sobre estos suelos podemos encontrar bosques que dependerán de los procesos de lavado y de la naturaleza del material original, fundamentalmente si éste es de naturaleza carbonatada o silíceo (encinares, acerales-quejigares, robledales, pinares-sabinas de montaña) y la disponibilidad de agua para las plantas, que va a depender de factores como la orientación, la altitud, climatología, capacidad de retención, profundidad del suelo.

OTROS SUELOS

Asociados a cauces fluviales (Fluvisoles): Aparecen en los márgenes de los ríos que cruzan la zona y están sometidos a aportes periódicos de los materiales arrastrados por los mismos. Presentan una secuencia de horizontes A - C, frecuentemente sin ningún horizonte de diagnóstico y con una distribución irregular de los constituyentes y las propiedades en profundidad, especialmente del contenido en gravas y el contenido en carbono orgánico. Delgado et al. (1988) identifican *Fluvisoles calcáricos* por debajo de la orla carbonatada y *Fluvisoles eútricos* en los ríos encajados en el núcleo de Sierra Nevada. En todos ocupan superficies pequeñas y por tanto son difíciles de incluir en la cartografía disponible. Sobre estos suelos se desarrollan las comunidades de ribera tanto calcícolas como silícícolas. Sobre sustrato silíceo, en los pisos meso y supramediterráneos, la primera franja arbórea

está dominada por una saucedaliseda donde encontramos *Salix alba* L. y *S. pedicellata* Desf., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.; de forma puntual puede aparecer *Betula pendula* subsp. *fontqueri* (Rothm.) G. Moreno y Peinado en barrancos profundos y frescos. En el lecho de inundación aparece una fresneda en la que dominan: *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Acer opalus* subsp. *granatense* (Boiss.) Font Quer y Rothm., *Sorbus aria* (L.) Crantz, etc. Cuando estos bosques se degradan encontramos un zarzal-espinal (*Rubus ulmifolius* Schott, *Rosa corymbifera* Borkh., *Prunus ramburii* Boiss., *Crataegus monogyna* Jacq. etc.). Sobre sustrato calizo, la saucedal está dominada por especies como *Salix atrocinerea* Brot., *S. alba*, *Rubus ulmifolius*, *Clematis vitalba* L., *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. y Schult., etc. Sobre suelos que se desecan y se inundan periódicamente se desarrollan choperas (*Populus alba* L., *Salix alba*, *S. triandra* subsp. *discolor* (Wimm. y Grab.) Arcang., *Rubus ulmifolius*, *Rubia tinctorum* L., *Bryonia dioica* Jacq., etc. Sobre suelos llanos que se inundan de tarde en tarde, se desarrollan olmedas dominadas por *Ulmus minor* Mill. Cuando estos bosques se degradan podemos encontrar zarzales, carrizales, siscales, juncuales o herbazales.

Asociados a materiales peridotíticos (Regosoles, Cambisoles): Las peridotitas son rocas plutónicas de origen profundo provenientes del manto superior. Son muy poco frecuentes y su interés radica justamente en su rareza y en su composición química, dominada por altas concentraciones de magnesio y metales pesados. Sobre estos materiales aparecen *Regosoles eútricos*, con un grado de saturación en bases superior al 50%, una capacidad de cambio baja, un complejo de cambio dominado por magnesio y un contenido en arcilla frecuentemente menor del 10%. También se encuentran *Cambisoles crómicos* caracterizados por presentar un matiz más rojo que 7,5YR con un chroma mayor de 4. En general, son suelos bien drenados, con texturas franco arenosas o franco arcillo arenosa y estructuras fuertes en bloques subangulares y pH neutro o ligeramente alcalino. La capacidad de retención de agua es baja debido a la pobreza en arcilla y/o al escaso espesor. La vegetación más frecuente presenta un pobre desarrollo, predominando un pastizal, aunque también han sido repoblados de pinos sin mucho éxito, como es frecuente en estos materiales ricos en magnesio y otros elementos como níquel.

Asociados a actividad antrópica (Anthrosoles, Technosoles): A pesar de ser un espacio natural protegido (Parque Nacional y Natural), la presión antrópica ha modificado profundamente las características de algunos suelos en épocas anteriores al endurecimiento de las condiciones de uso y manejo de

los suelos de la zona. Como ejemplo se presenta la restauración de una escombrera procedente de un vertido ilegal en la zona de Collado de las Sabinas y que formó parte de uno de los itinerarios del IV Congreso Ibérico de la Ciencia del Suelo (Fernández-Ondoño et al., 2010). El suelo se clasificó como *Technosol*, por estar constituido por materiales extraídos de otro lugar y transportados y acumulados por el hombre y, *ekránico*, por la presencia de materiales duros a partir de los primeros cinco centímetros de la superficie. En 1994 se prepararon las pistas de la Estación Invernal de Sierra Nevada para la celebración de la Copa del Mundo de esquí Alpino. Durante estos trabajos se movilizaron toneladas de materiales procedentes del complejo Nevado Filábride, micaesquistos principalmente, que fueron vertidos ilegalmente sobre una zona de materiales Alpujárrides (calizas y dolomías). El impacto ambiental fue enorme ya que, además, se sepultó parte de la población de una de las especies más raras de Sierra Nevada, *Odontites viscosus* (L.) Clairv. Con motivo de la concesión a la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, de un Proyecto Life cofinanciado por la Unión Europea, en otoño de 2001 se realizó una remediación de la zona afectada por este vertido. Se llevó a cabo una plantación con distintas especies de matorral almohadillado, así como una hidrosiembra con distintas especies de pastizal y piornal. En un primer periodo se desarrollaron junto a las especies introducidas otras espontáneas y colonizadoras como cardos (*Cirsium odontolepis* Boiss.). Siguió una invasión de *Artemisia campestris*. Poco a poco estas especies fueron desapareciendo y empezaron a desarrollarse especies típicas de la vegetación de sabinar-piornal de calizas o del enebro-piornal silíceo como *Festuca indigesta*, *F. hystrix*, *Astragalus granatensis*, *Vella spinosa*, *Poa ligulata*, *Genista versicolor*, *Acinos alpinus* (L.) Moench, *Helianthemum apenninum* (L.) Mill., *Hormathophylla spinosa*, *Dactylis glomerata* subsp. *juncinella* (Bory) Stebbins y Zohary, *Koeleria crassipes* o *Jurinea humilis*. Durante los años 2001, 2002, 2003, 2006 y 2010 se realizaron seguimientos de los suelos y la vegetación, en los que se apreció una evolución positiva, tanto de los suelos, como de la vegetación.

Conclusiones

Como se ha visto en este capítulo, la diversidad de suelos en el macizo de Sierra Nevada es muy elevada, aunque predominan grupos de suelos de escaso desarrollo o poco espesor, asociados generalmente a procesos de degradación. En este sentido, es esencial que las acciones de gestión de este espacio natural se centren en la restauración ecológica de zonas degrada-

das y en la conservación de aquellos suelos de especial interés. Entre estos últimos podemos mencionar los suelos de los borreguiles de Sierra Nevada (*Umbrisoles hísticos*) y las turberas de alta montaña (*Gleysoles úmbricos*), al ser considerados auténticos relictos sobre los que poder estudiar las variaciones climáticas de nuestra región a lo largo del Holoceno. También hay que prestar especial atención a aquellos suelos con mayor grado de desarrollo, caracterizados por una mayor profundidad y en los que se han incrementado propiedades físico-químicas esenciales que han permitido la preservación de comunidades singulares como los robledales, que se han podido mantener en estas zonas debido a la mayor disponibilidad hídrica que permiten estos suelos, especialmente en los meses estivales. Finalmente, destacamos aquellos suelos asociados a litologías especiales como las dolomías o peridotitas, en las que se desarrollan suelos con una elevada sensibilidad frente a la erosión (especialmente los *Arenosoles* sobre dolomías) que deben ser protegidos ya que soportan comunidades vegetales de enorme interés asociadas a la singularidad geoquímica y edáfica de estas zonas.

Catálogo Delphi de la flora edafoendémica de los blanquizales dolomíticos béticos: bases para su conocimiento y conservación

**Juan F. Mota, Esteban Salmerón-Sánchez, Francisco Pérez-García,
Fabián Martínez-Hernández, Antonio Mendoza-Fernández,
José Miguel Medina-Cazorla y M. Encarna Merlo**

Resumen

La investigación sobre plantas vasculares asociadas a suelos especiales ha atraído desde hace mucho tiempo el interés de botánicos y ecólogos. La flora asociada a sustratos ultramáficos (serpentinitas y otras rocas relacionadas) ha sido una de las más investigadas, probablemente por su riqueza en endemismos, adaptaciones muy marcadas y la posibilidad de emplear algunas especies metalófilas (acumuladoras de metales pesados) como fitorremediadoras. Durante los últimos tiempos el estudio de la gipsofilia (preferencia casi exclusiva de algunas plantas por el yeso) ha seguido los pasos de lo que algunos autores han denominado “serpentinofilia”. Muy al contrario que estos 2 tipos de edafismos (interacciones recíprocas entre la topografía, geomorfología, litología y suelos con la flora y la vegetación), la relación de muchas especies de plantas con las dolomías, en especial las fuertemente tectonizadas o cataclasitas, solo ha sido abordada de manera puntual. Sobre este tipo de roca son también muy abundantes las especies endémicas, con marcadas adaptaciones a un ambiente hiperxérico y con desequilibrios iónicos (Ca/Mg) acentuados en el suelo. Experiencias previas han demostrado que dar a conocer este tipo de fenómenos geobotánicos a través de catálogos que recojan la riqueza de esta flora, así como las localidades en las que son más reconocibles, ha estimulado su investigación. Sin embargo, la elaboración de esos catálogos no es fácil por la dificultad de establecer el vínculo especial entre el suelo y la planta de forma fehaciente.

CECOUAL, Universidad de Almería
Autor para correspondencia: jmota@ual.es

ciente. Una posibilidad, previamente empleada para superar este reto, es recurrir al método Delphi o criterio experto. Aplicando esta metodología a la flora vascular de las dolomías béticas, mediante encuestas a 10 expertos que evaluaron 184 especies candidatas según una escala preestablecida, se obtuvo un catálogo de 61 especies que pueden considerarse dolomitófilas.

Introducción

Serpentinas y yesos tienen en común que dan lugar a suelos con notables desequilibrios iónicos, con grandes constricciones físicas y complejas interacciones bióticas. A estos sustratos especiales podemos sumar las dolomías tectonizadas o cataclasitas (Mota et al., 2017). Sin embargo, a diferencia de las rocas ultramáficas (serpentinicas y rocas relacionadas) y el yeso, este tipo de sustrato ha recibido muy poca atención por parte de botánicos y ecólogos (Mota et al., 2008). Esto está en clara discordancia con el hecho de que las dolomías van asociadas a reconocidos centros diversidad vegetal como las cordilleras Béticas (España), la Madonie (Sicilia, Italia), Talassemtane (en el Rif, Marruecos) o las White Mountains (California, EEUU). El estudio de la flora y vegetación dolomitícola forma parte de la Geoecología (Kruckeberg, 2002), que estudia el fenómeno geodáfico o edafismo (Font-Quer, 1953). Este enfoque geobotánico se ocupa de las interacciones recíprocas entre la topografía, geomorfología, litología y suelos con la flora y la vegetación. A pesar del interés que ha despertado este fenómeno entre los científicos, es innegable que no es fácil establecer un catálogo de plantas vinculadas inequívocamente a un tipo de roca o suelo. La dificultad estriba en fijar un criterio que permita delimitar a las diferentes especies como edafoendemismos. Mota et al. (2016) discuten sobre este aspecto relacionando la existencia de plantas sobre yeso (igualmente aplicable a las de serpentinas y dolomías) con las propias de suelos salinos y la halofilia. En el caso de las denominadas “plantas halófilas” o “halófitas” existe una base de datos (*eHALOPH, Haplophytes Database* <https://www.sussex.ac.uk/affiliates/halophytes/index.php>) que fija un criterio objetivo para considerar a una planta como tal. Ese criterio consiste en que una especie sea capaz de soportar concentraciones salinas superiores a $7,8 \text{ dS m}^{-1}$. Parece imposible establecer un criterio similar, relacionado con la tolerancia a un factor ecológico, para las plantas propias de serpentinas y yesos, y aún más para las propias de las dolomías kakiritizadas o cataclasitas. Una mirada a la Tabla 1 basta para aclarar que es difícil establecer un factor ecológico o criterio único para explicar los diferentes tipos de eda-

Tabla 1. Factores ecológicos que ayudan a comprender los diferentes tipos de edafismo y su grado de influencia. Se serpentinas, Do dolomías, Ye yeso; Influencia ***alta, **moderada, *baja, – nula, ? sin evidencias.

Factores			Se	Do	Ye
Factores físicos del suelo 	Relaciones hídricas	Suelos esqueléticos	***	***	*
		Suelos muy drenados, con predominio de grava y arena	**	***	–
		Suelos con porosidad irregular y mal aireados	–	–	**
		Baja conductividad hídrica	–	–	***
	Costras e impedimentos físicos	Costras edáficas y horizontes del suelo cementados	–	*	***
		Sellado de costras biológicas (principalmente líquenes)	–	–	***
		Meteorización lenta y predominio de los procesos erosivos	**	***	*
	Factores formadores del suelo y topografía	Relieves desfavorables, crestas empinadas y expuestas	**	***	***
		Presencia de yeso	–	–	***
		Disponibilidad limitada de macronutrientes (P > N >> K)	**	**	***
Factores químicos del suelo 	Relación Ca/Mg	Antagonismo Ca/Mg	***	**	*
		Deficiencia en Ca	***	*	–
		Deficiencia en Mg	–	–	*
		Exceso de Mg (toxicidad)	***	**	–
	Toxicidad	Presencia de metales pesados (Ni > Cr > Cd)	***	–	–
		Exceso de S y Ca	–	*	***
Factores biológicos 	Trayectoria evolutiva y filogenia	Preadaptación y tolerancia cruzada	**	*	***
		Procesos biológicos lentos y reducidos	***	***	***
	Edafogénesis	Micorrizas, diazotrofia	**	**	*
		Competencia interespecífica relajada y fuerte resistencia a especies invasoras	**	***	***
	Simbiosis de la raíz	Facilitación (plantas nodrizas)	*	?	*
		Alelopatía	?	?	*
	Interacciones planta-planta	Fertilidad y estabilidad del suelo mejoradas por biopelículas microbianas	*	*	***
	Biofilms				

fismo, a pesar de que puedan existir algunos candidatos “primarios”. En el caso de la gipsofilia (preferencia exclusiva o casi por el aljez), podría ser el propio contenido de yeso del suelo. Sin embargo, como señalan Mota et al. (2016) la cifra “mágica” del 25% que ha impregnado todas las publicaciones hasta fecha reciente, queda muy por debajo de 50-65% de yeso que suele presentarse como valores promedio para los suelos con presencia de vegetación inequívocamente gipsófila. Para las serpentinas podrían ser factores candidatos la presencia de metales pesados o la abundancia del Mg (también la deficiencia de Ca) en el suelo o en su complejo de cambio. Sin embargo, todos estos criterios son imprecisos si se tiene en cuenta que las especies que se consideran gipsófilas o serpentínófilas no se presentan nunca solas, *i.e.*, están acompañadas de otras especies eurióicas que, con frecuencia, llegan a ser predominantes sobre estos tipos de suelos. Este es un punto clave que diferencia a este tipo de floras de la halófila, ya que sólo las especies capaces de tolerar niveles elevados de salinidad, los halófitos, son capaces de prosperar en este tipo de suelos. En este caso se puede hablar de una flora especializada, con adaptaciones morfoanatómicas, fisiológicas y metabólicas evidentes, mientras que no ocurre lo mismo en los otros casos mencionados.

No es raro, por lo tanto, que el principal criterio al que se recurra para establecer el carácter como edafoendemismos de las plantas de yesos, serpentinas o dolomías sea el inductivo (Mota et al., 2016), claramente enunciado por Johnston (1941) para los gipsófitos “*Plant taxa found only on soils containing gypsum have been referred to as obligate gypsophiles*”, recogido después por Parsons (1976) “*The widespread occurrence of plant species confined to gypsum soils*”. Incluso empleando este criterio, en el caso de la flora dolomitícola hay que afrontar una dificultad añadida con respecto a la flora de las serpentinas o la de los yesos. Mientras que el yeso o las rocas ultramáficas pueden reconocerse en la cartografía geológica, las dolomías y los mármoles dolomíticos necesitan casi siempre estar muy tectonizados para ejercer una clara influencia sobre la vegetación (Mota et al., 2008; 2017). De esta manera, a la hora de localizar afloramientos que puedan alojar plantas dolomitófilas los mapas geológicos son de ayuda, pero nunca definitivos. A pesar de esta dificultad, las Floras que se han ocupado de las plantas vasculares ibéricas (Castroviejo et al., 1986-2018) o andaluzas (Blanca et al., 2009) cuando describen la estación ecológica de las especies dolomitófilas mencionan claramente su vínculo con las dolomías, algo que sucede también con las especies gipsófilas y el yeso.

La peculiaridad de la vegetación sobre las dolomías kakiritizadas nevadenses ya fue detectada por Quézel (1953) cuando describió la asociación

fitosociológica *Convolvulo-Andryaetum*, si bien empleó el término “*marnes*” (margas) para referirse a las características del sustrato, tal vez influido porque los paisajes ruñiformes de las dolomías recuerdan a los *badlands* de las margas. Este antecedente pone de manifiesto que los matorrales nanocamefíticos propios de las dolomías, además de los pastizales efímeros de terófitos y los lastonares, han sido reconocidos como unidades de vegetación peculiares (e.g., Molero-Mesa y García-Martínez, 1981; Mota et al., 1993). Sin embargo, son muy escasas las publicaciones que se ocupan de manera específica del vínculo geobotánico suelo-planta o edafismo de dolomías (Mota et al., 2017). De manera que, parafraseando con cierta libertad a Drohan y Merkler (2009) es posible plantearse ¿qué es un verdadero dolomitófito?

De acuerdo con Mota et al. (2011) pueden emplearse hasta ocho criterios para tratar de responder a esta pregunta, aunque la mayoría de ellos son de naturaleza inductiva y están claramente relacionados con los formulados por Johnston (1941) y Parsons (1976). El enfoque inductivo consiste básicamente en acumular una gran cantidad de observaciones sobre las distintas especies y relacionarlas con el tipo de suelo sobre el que crecen. La Ciencia, en general, se basa en gran medida en este planteamiento inductivo-deductivo. Los otros dos enfoques son de tipo deductivo, dado que perseguirían inferir la naturaleza de la dolomitofilia o bien a partir de adaptaciones de diferente índole (morfoanatómicas, fisiológicas, metabólicas, ...) o bien de reconocer linajes evolutivos promovidos por la selección adaptativa a estos suelos (clados dolomitófilos con base filogenética). De acuerdo con estos dos enfoques, sería ideal reconocer en los dolomitófitos, por ejemplo, una o varias rutas metabólicas especiales para enfrentarse a los excesos de Mg en el suelo que fuesen el resultado de la expresión genética.

El método Delphi

Dado que estamos todavía muy lejos de poder recurrir a los criterios deductivos, es inevitable recurrir al enfoque inductivo basándose en la opinión experta de botánicos familiarizados con la flora dolomitófila (Mota et al., 2008). Además, parece también inevitable que para alcanzar un planteamiento deductivo haya que contar primero con una base observacional inductiva en la que apoyarse. El enfoque inductivo que se emplea aquí coincide en mucho con el denominado “*Delphi method*” (Figura 1). Básicamente se trata de un método para tratar un problema complejo sobre el que no hay datos disponibles o, si existen, pueden ser muy discutibles. La técnica Delphi (Eycott et al., 2011) comprende dos o más rondas de cuestionarios estructurados, cada



Figura 1. Esquema del método Delphi empleado.

uno seguido por la agregación de respuestas y comentarios anónimos a los participantes (generalmente expertos). El método Delphi (o Delfos) ha evolucionado considerablemente y se considera particularmente adecuado para abordar problemas polifacéticos, especialmente cuando la información es limitada o conflictiva. La técnica Delphi es una encuesta estructurada, anónima e iterativa a un panel de “expertos” o participantes. Suele ser utilizado para generar consenso sobre temas controvertidos, en este caso el carácter dolomitófilo o el grado de dolomitofilia de una especie.

Para que el método funcione es esencial la figura del facilitador. En un primer paso, el facilitador produjo una primera lista de especies (*checklist*) candidatas a ser consideradas dolomitófitas. Esta lista inicial se creó a partir de referencias encontradas en diferentes fuentes (artículos y floras, sobre todo). Para que una especie fuese incluida en esa lista bastó con que al describir su hábitat o ecología se mencionara la dolomía.

Tras este primer paso, la lista se le envió por primera vez al grupo de expertos a los que se les pidió que añadieran nuevas especies candidatas si lo consideraban oportuno. Luego, el facilitador amplió la lista inicial con todas las nuevas propuestas formuladas de manera independiente por cada uno de los expertos para crear una lista final en la que cada especie fue sometida de nuevo a juicio sobre su grado de preferencia por las do-

Tabla 2. Escala empleada para expresar el grado de dolomitofilia.

Valor	Descriptor	Tipología
5	Taxón que no vive fuera de la dolomía (salvo de manera muy ocasional)	Dolomitófito estricto
4	Taxón que vive preferentemente en la dolomía y que de manera ocasional se encuentra fuera de este sustrato	Dolomitófito preferente
3	Taxón que vive preferentemente sobre la dolomía, aunque puede hacerlo también sobre otros sustratos, en general muy relacionados, como las calizas	Sub-dolomitófito
2	Taxón que se presenta en las dolomías, pero es igualmente frecuente o más sobre otro tipo de sustratos	Dolomitóvago o indiferente
1	Taxón que vive sobre otros sustratos de manera preferente	Accidental

lomías. Esta valoración debía basarse exclusivamente en la experiencia de campo directa. La escala empleada para expresar el grado de dolomitofilia figura en la Tabla 2.

Un aspecto original y novedoso de este procedimiento consistió en que el facilitador, incluyó 13 especies “blanco” o “control”, i.e., no consideradas como candidatas a ser tenidas como dolomitófitos por ninguno de los encuestados. Se trataba de especies fácilmente reconocibles y ampliamente distribuidas por España. La idea era obtener una medida de la capacidad discriminante de los expertos. La lista final o *checklist* incluyó 184 especies y fue evaluada por 10 expertos: Alfredo Benavente (Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas), Gabriel Blanca, Julio Peñas y Juan Lorite (Universidad de Granada), Andrés Pérez Latorre (Universidad de Málaga), Juan Mota y José Miguel Medina-Cazorla (Universidad de Almería), Francisco Bruno Navarro (Instituto de Investigación Agraria y Pesquera de Andalucía), Pedro Sánchez Gómez (Universidad de Murcia) y Juan Antonio Torres (Universidad de Jaén).

Resultados y casos estudiados

En total los expertos emitieron 1.125 evaluaciones con un promedio de 112,5 (61,1 %) táxones por experto. Sólo 10 táxones fueron valorados por los 10 expertos, entre ellos los “ultradolomitófilos” *Pterocephalus spathula-*

tus (Lag.) Coult. y *Convolvulus boissieri* Steud. Curiosamente, 3 de las especies utilizadas como blancos *Erinacea anthyllis* Link, *Macrochloa tenacissima* (L.) Kunth y *Rosmarinus officinalis* L., también fueron evaluadas por los 10 expertos y 2 de ellas, *Salvia lavandulifolia vellerea* (Cuatrec.) Rivas Goday y Rivas Mart., y *Lavandula latifolia* Medic., por 9 (Apéndice 1). En total, 10 especies obtuvieron valores de la mediana y media de 5, aunque ninguna de ellas fue valorada por más de 8 expertos.

A partir de estas valoraciones se puede responder con una cifra a la pregunta ¿cuántos dolomitófitos hay en las cordilleras Béticas? O, mejor ¿cuántos dolomitófitos hay en las cordilleras Béticas de acuerdo con los 10 expertos consultados? En este caso y empleando un umbral para la mediana comparable, 4 en la escala de 1-5, unas 61 especies (Apéndice 1) podrían ser consideradas como dolomitófilas, una cifra muy próxima (57) a la ofrecida por Mota et al. (2008).

Pero ¿es fiable el método Delphi? ¿Pueden considerarse expertos a los expertos? La valoración de las especies blanco aportó información a este respecto. De hecho, estas especies fueron evaluadas por 8,1 expertos por término medio mientras que las demás fueron evaluadas por 5,9 expertos. Algo lógico, dado que la distribución de las especies blanco es muy amplia mientras que muchas de las otras son endemismos locales sobre las que no todos los expertos tenían experiencia. Por otra parte, en el ranking de los 184 táxones considerados el que se situó más arriba, con valores para la mediana y la media de 2 y 1,94 respectivamente, fue *Salvia lavandulifolia* Vahl. subsp. *vellerea* (Cuatrec.) Rivas Goday y Rivas Mart. A continuación, se situó *Lavandula latifolia* Medic. (2 y 1,56). El resto de las especies control obtuvieron valores para la mediana de 1 y casi siempre por debajo de 1,30 para la media. En ningún caso se obtuvo un valor para la mediana superior a 2. Además, la prueba W de Mann-Whitney (Wilcoxon) para comparar medianas obtuvo diferencias significativas entre las medianas de las especies candidatas (3) y la de las especies control (1) con $p < 0,05$.

Dejando aparte los análisis formales, la cuestión es ¿en qué nos puede ayudar un listado? ¿Para qué sirve un inventario de la flora dolomitófila? Para tratar de responder a esta pregunta pueden presentarse varios casos de estudio relacionados con la conservación de la flora vascular de dolomías de las cordilleras Béticas en los que la información recogida en el listado es fundamental.

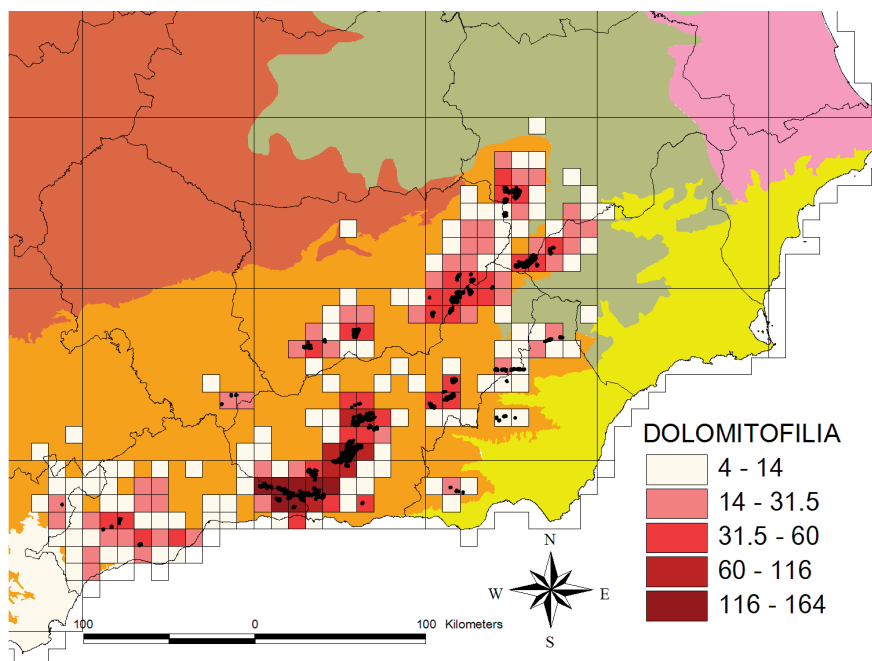


Figura 2. Grado de dolomitofilia por cuadrículas 10x10 km de lado en las cordilleras Béticas. Los colores del fondo se corresponden con diferentes unidades biogeográficas según Rivas-Martínez et al. (2014). El color naranja se corresponde con la provincia corológica Bética. En negro aparecen los diferentes afloramientos en los que se son frecuentes las dolomías fuertemente tectonizadas (cataclasitas). En algunas de las cuadrículas UTM no están reflejados estos afloramientos por no tener entidad cartográfica de acuerdo con la escala empleada.

LOCALIZACIÓN DE ÁREAS IMPORTANTES PARA LA FLORA DOLOMITÓFILA BÉTICA

Si volcamos la distribución de las 61 especies consideradas como dolomitófitos en el inventario y las ponderamos en función de su grado de dolomitofilia, se puede construir un mapa, empleando cuadrículas UTM de 10x10 km de lado, como el de la Figura 2. Como se puede apreciar, Sierra Nevada es uno de los puntos calientes para la flora dolomitófila bética, junto a las sierras de Tejeda y la Almajara, en el límite provincial entre Granada y Málaga, con valores cercanos o superiores a 100 para la dolomitofilia y

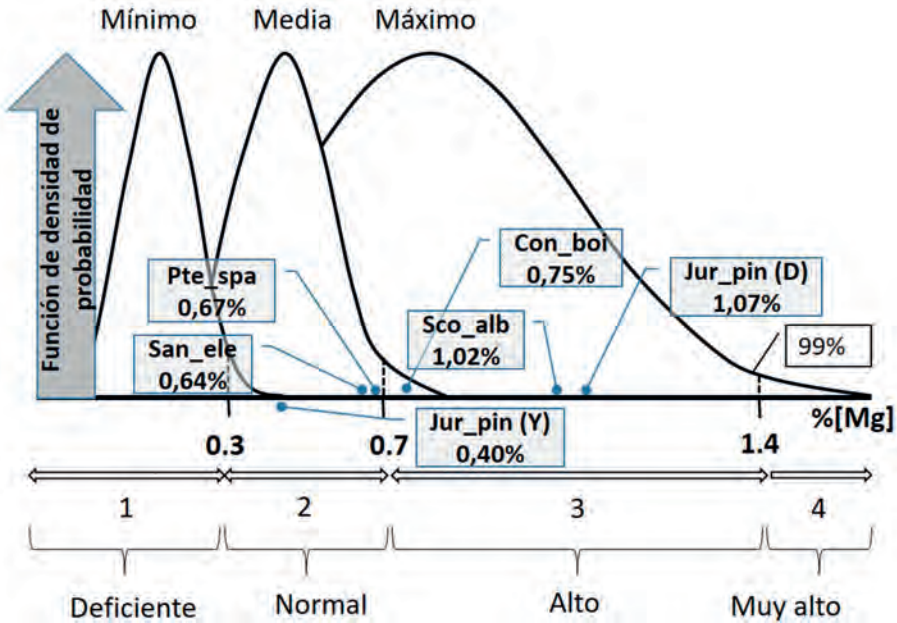


Figura 3. Contenidos foliares de Mg para 4 especies dolomitófilas (Pte_spa = *Pteroccephalus spathulatus*; San_ele = *Santolina elegans*; Sco_alb = *Scorzonera albicans*; Con_boi = *Convolvulus boissieri*) y una sub-dolomitofila (Jur_pin = *Jurinea pinnata*). Todas las muestras proceden de suelos dolomíticos, excepto las de esta última especie que fue muestreada tanto en dolomías (D) como en yesos (Y).

con más de 25 especies localizadas allí. Otras cuadrículas con valores elevados de este parámetro se encuentran en la S^a del Pozo (Pico Cabañas) y las sierras de Las Cabrillas-La Empanada-Buitre-Castril, en la provincia de Jaén y en el límite de esta con Granada. Estas localidades son puntos calientes para la flora de las dolomías béticas y deberían concentrar la atención tanto de los investigadores, como de los organismos dedicados a gestión y conservación de la biodiversidad.

ESTEQUIOMETRÍA

El crecimiento de las plantas, y también su desarrollo, requieren la incorporación de elementos minerales o nutrientes. La Teoría de la Estequiometría Biológica (TEB) implica el estudio de los balances de múltiples elementos

químicos presentes en los seres vivos (Elser y Hamilton, 2007). En el caso de plantas que crecen en sustratos especiales muchas de estas relaciones estequiométricas pueden ser muy importantes. Por ejemplo, en las plantas que crecen sobre yesos es conocida la capacidad de algunas de ellas para almacenar Ca, Mg y S (*e.g.*, Merlo et al., 2019), elementos muy abundantes en el suelo. A diferencia de lo que ocurre con la flora gipsófila o la vinculada a rocas ultramáficas, se han publicado pocos datos sobre la composición mineral de las plantas que crecen sobre dolomías. Hasta ahora, la única excepción es el artículo de Salmerón-Sánchez et al. (2014a) que incluye datos sobre *Jurinea pinnata* (Lag.) DC. A priori, cabe esperar que los altos contenidos en Mg de este tipo de suelos queden reflejados en la composición mineral de algunos dolomitófilos. La Figura 3 adelanta algunos datos de las investigaciones que se están llevando a cabo y, como cabía esperar, esos contenidos son altos para este tipo de plantas. En general los valores se sitúan por encima del límite 0,6-0,7%, por encima del cual las concentraciones se consideran elevadas (Merlo et al., 2019). De hecho, en las raíces de 2 especies (*Scorzonera albicans* Coss. y *Rothmaleria granatensis* (Boiss.) Font Quer) algunos de los valores obtenidos para el Mg se pueden considerar muy altos por superar el 1,4% (datos no mostrados).

SELECCIÓN DE POBLACIONES PARA LA CONSERVACIÓN *EX SITU* DE *CONVOLVULUS* *BOISSIERI* STEUD. (A PARTIR DE SALMERÓN- SÁNCHEZ ET AL., 2014B)

De la *checklist* elaborada se desprende que *Convolvulus boissieri* es un buen modelo para el estudio genético de endemismos magnesícolos, dado su grado de dolomitofilia (ver Apéndice 1) y su amplia distribución por todas las cordilleras Béticas. Además, esta especie está catalogada como DD (Datos Insuficientes; Cabezudo et al., 2005) y amenazada por la explotación minera (Medina-Cazorla et al., 2007), por lo que puede ser necesario adoptar algunas medidas de protección para ella. Una estrategia apropiada podría basarse en la diversidad genética de sus poblaciones.

De acuerdo con esta estrategia, los descriptores de la variabilidad genética de las poblaciones silvestres pueden ser utilizados para establecer un orden de prioridad para seleccionar aquellas con una mayor representación del acervo genético de la especie, tanto para la conservación "*in situ*", como para la selección de fuentes de semillas en la conservación "*ex situ*". Autores como Caujapé-Castells y Pedrola-Monfort (2004) han desarrollado he-

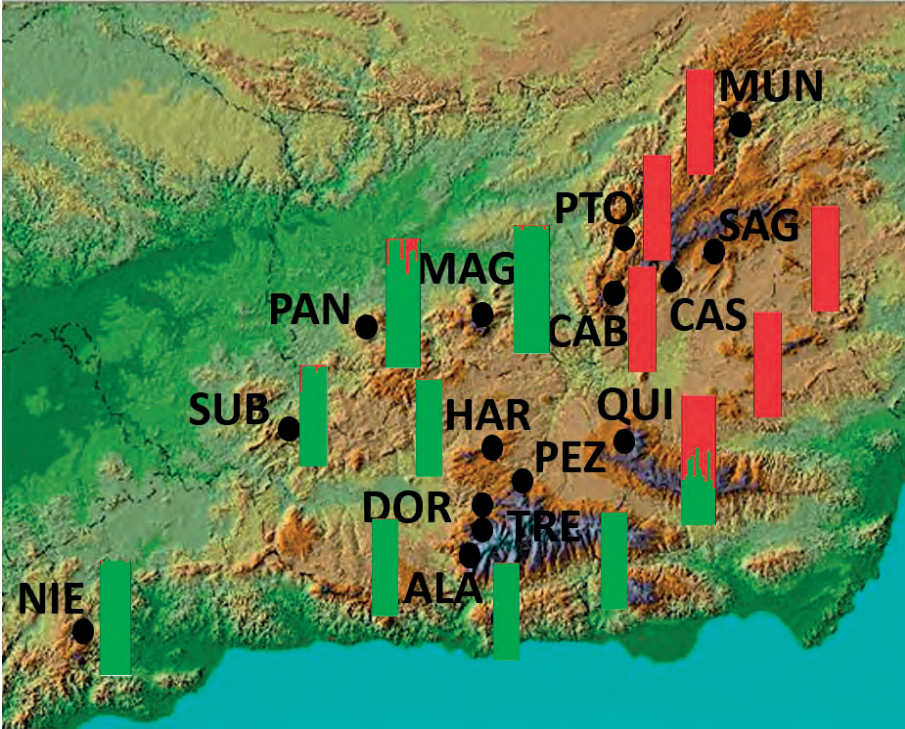


Figura 4. Estructura genética de las 15 poblaciones de *C. boissieri* analizadas. Los gráficos próximos a cada población indican la asignación proporcional de los individuos en los grupos genéticos I (rojo) y II (verde) como se detectó en un análisis de “*admixture*” con frecuencias no correlacionadas de los datos AFLP realizados con el programa STRUCTURE.

ramientas para mejorar las estrategias de recolección de cara a optimizar la diversidad genética representada en las muestras de semillas.

De forma previa a la realización de una selección de poblaciones a muestrear es necesario establecer la consistencia de las subdivisiones operativas a priori a partir de los parámetros genéticos. En el caso de *C. boissieri*, dado que en Salmerón-Sánchez et al. (2014b) se incluye el análisis genético mediante marcadores moleculares tipo AFLP, la aplicación de métodos bayesianos permite determinar el número de unidades genéticas a partir del polimorfismo detectado. Los investigadores se sirven de los algoritmos del programa STRUCTURE (Pritchard et al., 2000), que asumen que todo el ma-

terial genético de los individuos muestreados procede de un número indeterminado de K poblaciones no observadas (Figura 4).

Este análisis permitió distinguir dos grandes grupos, separados por la depresión intrabética de la hoya de Guadix-Baza: uno oriental (NE) con seis poblaciones, y otro occidental (W-SE), con nueve poblaciones. Los datos genético-poblacionales para esta especie refuerzan este criterio, al estimar que las poblaciones occidentales (F_{ST} : 0,274) están genéticamente más cohesionadas que las orientales (F_{ST} : 0,391).

La detección de suficientes niveles de variación genética en el taxón de interés daría una respuesta cuantitativa a cuestiones que se consideran cruciales para la conservación *ex situ* (Bacchetta et al., 2008), como sería la necesidad de establecer un orden de prioridad en la selección de las localidades a la hora de proponer medidas de conservación.

Llegados a este punto la cuestión es ¿cuántas poblaciones deberían muestrearse intensivamente para capturar un porcentaje significativo de la variación genética de una especie? Pérez Collazos et al. (2008), en el caso de *Boleum asperum* Desv., parten de los datos AFLP para identificar Unidades Genéticas Relevantes para la Conservación (Ciofi et al., 1999), estimando el número de poblaciones que deberían ser seleccionadas para preservar un porcentaje dado de la variabilidad genética de una especie. Así pues, mediante la ecuación modificada de Ceska et al. (1997), $P = 1 - G_{ST}^n$, es posible estimar n , el número de poblaciones a muestrear para representar una proporción dada P (sería recomendable que el muestreo capture al menos el 99%; Hamrick, 1983) de la diversidad genética presente. Aplicando esta fórmula, resultan valores de n para NE de $4,91 \approx 5$, para W-SE de $3,56 \approx 4$ y para la especie en su conjunto de $4,96 \approx 5$.

Para incorporar la información que ofrecen los alelos raros (con una frecuencia $\leq 0,1$, y presentes en menos del 20% de las poblaciones) al diseño del muestreo, se le aplicó la noción de probabilidad de pérdida alélica L (probabilidad de que una muestra poblacional de tamaño N no contenga un alelo con frecuencia poblacional p) (Caujapé-Castells y Pedrola-Monfort, 2004), que se puede estimar mediante la expresión de Bengtsson et al. (1995), $L = (1 - p)^{2N}$, donde (p) representa la frecuencia alélica (frecuencia de la banda si se usan AFLPs; Pérez-Collazos et al., 2008) y N , el número de poblaciones en las que un alelo raro se encuentra presente.

A partir de los valores L es posible estimar el valor de representatividad R , que indica la proporción de bandas raras capturadas por el muestreo de una población. Este valor puede ser calculado a partir del cociente entre la pendiente de la regresión lineal obtenido a partir los logaritmos decimales de los valores de L_e (esperada) frente a los de L_o (observada), represen-

Tabla 3. Población, código de población (Cod.), coordenadas (Coor.), altitud (Alt.), nº de fragmentos totales (Frag_{tot}), nº de fragmentos polimórficos ($\text{Frag}_{\text{poly}}$), número de fragmentos raros (Frag_{rar}) (*aquellos que o son exclusivos o cuyo valor de L_o es menor que la de la otra área), Diversidad genética de $\text{Nei}(H_D)$, y valores F_{ST} para los dos grupos poblacionales detectados y la especie en su conjunto, Ribotipos (R) y Haplotipos (H) detectados.

Poblaciones	Cod.	Coor. (N/O)	Alt.	Frag_{tot}	$\text{Frag}_{\text{poly}}$	Frag_{rar}	H_D	F_{ST}	R	H
GRUPO W-SE						81(69*)		0,274		
Los Alayos	ALA	37°03'/3°31'	1709	231	125	12	0,123		1,2	4,11
Dornajo	DOR	37°07'/3°26'	2043	238	134	16	0,127		1,2	11
Sa. de Harana	HAR	37°19'/3°29'	1819	234	134	15	0,123		1,2	11,12
Sa. de Magina	MAG	37°41'/3°27'	1474	227	111	10	0,110		1,2	4,11,12
Sa. de las Nieves	NIE	36°42'/4°59'	1652	221	122	12	0,117		1,2,6	11
Sa. la Pandera	PAN	37°38'/3°48'	1471	249	142	27	0,120		1,2	1,4
Sa. de Huétor	PEZ	37°15'/3°21'	1250	222	106	10	0,105		1,2	7
Sub. Cordobesa	SUB	37°23'/4°14'	1406	208	96	9	0,099		1,2	10
Trevenque	TRE	37° 3'/ 3°31'	1850	212	112	11	0,114		1,2,6	1,2,3
GRUPO NE						39(33*)		0,391		
Quintana	QUI	37°24'/2°52'	1902	211	101	9	0,095		2,4	5
Pico Cabañas	CAB	37°48'/2°57'	1885	212	105	13	0,099		2,3,4	13,14,15
Castril	CAS	37°52'/2°49'	1904	203	80	4	0,079		2,4	8
Calar Mundo	MUN	38°27'/2°22'	1581	195	75	11	0,075		2,5	13
Pto. del Tejo	PTO	37°54'/2°58'	1582	207	88	8	0,086		2,4	6
La Sagra	SAG	37°57'/2°33'	2141	179	35	3	0,033		2,4	9
TOTAL				362	314	102	0,162	0,395		

tados en relación con la frecuencia media de cada alelo (Bengtsson et al., 1995; Caujapé-Castells y Pedrola-Monfort, 2004). En el caso de *C. boissieri*, el valor de R es 0,152, insuficiente para el objetivo de mantener los máximos niveles de diversidad.

Del total de 102 marcadores raros encontrados, el 67,6% (69) estuvo presente en el área W-SE o su L_o fue menor que la de NE. Mientras que en el caso del área NE, el resultado fue del 32,3% (33) (ver Tabla 3). Teniendo en cuenta estas proporciones, y considerando que el número de poblacio-

nes a muestrear, para la especie en su conjunto es de 5, tendríamos como resultado que el número de poblaciones seleccionadas en NE sería de 1,62 y de 3,38 en W-SE. Dado que muestreando solo la localidad de la PAN (Figura 4), sería posible captar más del 40% del total de marcadores de W-SE, finalmente lo aconsejable sería adoptar la estrategia de seleccionar dos localidades para NE y tres localidades para W-SE.

Por último, habría que establecer qué poblaciones deberían tenerse en cuenta. Para resolver esta cuestión, sería aconsejable considerar el valor de la heterocigosidad esperada (H_d ; Tabla 3), de manera que aquellas poblaciones con mayor valor tendrían mayor importancia en el muestreo.

Considerando el valor de F_{ST} de la especie, las poblaciones seleccionadas, atendiendo al conjunto de criterios mencionados, serían: DOR, ALA y PAN (su inclusión atendería al criterio de una alta presencia de alelos raros; Figura 4) en W-SE y CAB y QUI en NE. En este caso sería necesario seleccionar 1/3 de las poblaciones originalmente muestreadas. La selección de dichas localidades también permitiría la recuperación de la mayor parte de ribotipos (4 de 6) y de la mitad de haplotipos (7 de 15).

Una alternativa menos restrictiva, sería la selección de poblaciones teniendo en cuenta las subdivisiones consideradas, y los valores de F_{ST} de las mismas, así como el orden de prelación. En este caso, las localidades seleccionadas serían: cuatro para el área W-SE (DOR, ALA, HAR, PAN y NIE) y 5 localidades para el área NE (CAB, QUI, PTO, CAS y MUN). Con este planteamiento, sería necesario seleccionar 2/3 de las poblaciones originalmente muestreadas. La selección de dichas localidades también permitiría la recuperación de todos los ribotipos (6 de 6) y de la mayor parte de haplotipos (11 de 15).

Conclusiones

Los 3 casos expuestos ponen claramente de manifiesto que el catálogo de la flora dolomitófila bética tiene un enorme valor heurístico. Si se examinan otras *checklist* previamente publicadas (e.g., Mota et al., 2008, 20 citas en SCOPUS; Mota et al., 2009, 45; Mota et al., 2011, 57, Musarella et al., 2018, 3) y los artículos en los que han sido citadas, puede decirse que este tipo de documentos proporcionan un catálogo en el que basar investigaciones sobre:

1. Biogeografía y áreas de endemismo.
2. Especiación, filogeografía, evolución de linajes y conservación de la diversidad genética.

3. Ecofisiología del estrés hídrico, estequiometría y adaptaciones a suelos con desequilibrios iónicos.
4. Bioindicadores vegetales y fitorremediación.
5. Factores ecológicos que influyen sobre el edafismo, tanto de naturaleza abiótica como biótica.
6. Sucesión vegetal, prevención de reforestaciones inadecuadas y restauración ecológica de canteras de áridos.
7. Relaciones especies-área (por afloramiento) y ecología de islas continentales o edáficas.
8. Propuestas de conservación *in situ* y *ex situ* de flora con cuatro niveles de rareza (geográfica, de hábitats, poblacional y filogenética), selección de reservas y diseño redes de espacios protegidos en “archipiélago”.
9. Conservación y gestión de hábitats (prioritarios) de la UE.
10. Estudios comparativos con otros tipos de edafismo.
11. Distribución global y macroecología de cada uno de los edafismos. comparando diferentes biorregiones y bioclimas. Efectos del cambio global.
12. Costras biológicas, microbiomas (biofilms, endolitos, ...) y búsqueda de análogos terrestres.

Agradecimientos

Esta investigación ha sido auspiciada por el proyecto GYPWORLD, A *global initiative to understand gypsum ecosystem ecology*, financiado por el Programa Horizon2020, dentro de la convocatoria. H2020-MSCA-RISE-2017.

Apéndice 1.

TAXON	VALORACIONES	MEDIANA	MEDIA
<i>Pterocephalus spathulatus</i>	10	5	4,80
<i>Convolvulus boissieri</i>	10	5	4,70
<i>Santolina elegans</i>	9	5	4,83
<i>Rothmaleria granatensis</i>	8	5	5,00
<i>Hippocrepis eriocarpa</i>	8	5	4,75
<i>Thymus granatensis granatensis</i>	8	5	4,75
<i>Thymus granatensis micranthus</i>	8	5	4,63
<i>Glandora nitida</i>	8	5	4,56
<i>Pseudoscabiosa grosii</i>	8	5	4,56
<i>Erodium astragaloides</i>	7	5	5,00
<i>Erodium boissieri</i>	7	5	5,00
<i>Helianthemum pannosum</i>	7	5	5,00
<i>Lomelosia pulsatilloides pulsatilloides</i>	7	5	4,57
<i>Anthyllis tejedensis tejedensis</i>	7	5	4,43
<i>Armeria filicaulis trevenqueana</i>	6	5	5,00
<i>Centaurea bombycina xeranthemoides</i>	6	5	5,00
<i>Helianthemum apenninum estevei</i>	6	5	5,00
<i>Helianthemum viscidulum raynaudii</i>	6	5	5,00
<i>Anthyllis tejedensis plumosa</i>	6	5	4,83
<i>Chamaespartium undulatum</i>	6	5	4,83
<i>Centaurea boissieri funkii</i>	6	5	4,33
<i>Centaurea bombycina bombycina</i>	6	5	4,17
<i>Arenaria delaguardiae</i>	5	5	5,00
<i>Reseda paui almijarensis</i>	5	5	5,00
<i>Armeria filicaulis alfacarensis</i>	5	5	4,80
<i>Linaria amoi</i>	5	5	4,80
<i>Eryngium grosii</i>	5	5	4,60
<i>Arenaria racemosa</i>	5	5	4,40
<i>Helianthemum viscidulum viscidulum</i>	5	5	4,40
<i>Chaenorhinum rubrifolium raveyi</i>	5	5	4,20

Apéndice 1. (Cont.)

TAXON	VALORACIONES	MEDIANA	MEDIA
<i>Thymus funkii sabulicola</i>	5	5	4,20
<i>Jasione penicillata</i>	4	5	4,25
<i>Brassica repanda latisiliqua</i>	3	5	4,50
<i>Trisetum velutinum</i>	6	4,75	4,42
<i>Brachypodium boissieri</i>	8	4,5	4,50
<i>Silene germana</i>	8	4,5	4,50
<i>Leucanthemopsis pallida spathulifolia</i>	7	4,5	4,29
<i>Ulex parviflorus rivasgodayanus</i>	6	4,5	4,17
<i>Linaria salzmännii</i>	4	4,5	4,00
<i>Moehringia intricata tejedensis</i>	6	4,25	4,00
<i>Andryala agardhii</i>	10	4	3,95
<i>Scorzonera albicans</i>	9	4	4,39
<i>Erysimum myriophyllum</i>	9	4	3,94
<i>Silene psammitis lasiostyla</i>	8	4	4,13
<i>Echium albicans albicans</i>	8	4	4,06
<i>Pinus pinaster acutisquama</i>	8	4	3,75
<i>Genista longipes viciosoi</i>	7	4	4,43
<i>Andryala ragusina ramosissima</i>	7	4	4,00
<i>Galium erythrorrhizon</i>	7	4	3,50
<i>Sideritis stachydioides</i>	7	4	3,36
<i>Jasione crispa segurensis</i>	6	4	4,17
<i>Linaria saturejoides</i>	6	4	4,17
<i>Thymelaea angustifolia</i>	6	4	3,92
<i>Helictotricum filifolium velutinum</i>	6	4	3,17
<i>Arenaria armerina caesia</i>	5	4	4,40
<i>Arenaria tomentosa</i>	5	4	4,00
<i>Anthyllis rupestris</i>	5	4	3,50
<i>Hedysarum boveanum costaetalentii</i>	5	4	3,50
<i>Arenaria arundana</i>	4	4	3,88
<i>Galium baeticum</i>	3	4	3,33
<i>Allium rouiyi</i> (= <i>A. crysonemum</i>)	1	4	4,00

Las formaciones vegetales de Sierra Nevada y su conservación

Carlos Salazar Mendías¹ y Francisco Valle Tendero²

Resumen

Analizamos las comunidades vegetales de Sierra Nevada que contienen los 138 táxones de flora amenazada de este espacio, encuadrándolas en los tipos de vegetación a los que pertenecen, su afinidad fitosociológica y su correspondencia con hábitats de interés comunitario. Se describen aquellas comunidades más relevantes con flora amenazada (tomillares dolomíticos, vegetación rupícola y glerícola, formaciones higrófilas, vegetación forestal caducifolia y pastizales psicroxerófilos) destacando las amenazas y presiones que sufren y las medidas de conservación in situ más adecuadas.

Palabras clave: Vegetación, fitocenosis, Fitosociología, Hábitats de interés comunitario, flora amenazada.

Introducción

Son muchas la obras que han descrito la vegetación y el paisaje de Sierra Nevada en las últimas tres décadas (Martínez Parras et al., 1987; Pérez Raya et al., 1990; Molero Mesa et al., 1992; Molero Mesa, 1999; Lorite, 2001; Blanca et al., 2001; Valle y Lorite, 2001; Lorite et al., 2003; Molero Mesa et al., 2007). En ellas se registran o describen cerca de 175 fitocenosis pertenecientes a más de 40 clases de vegetación: desde los pastizales psicroxerófilos de las altas cumbres nevadenses, hasta los matorrales semiáridos de la Sierra Nevada almeriense, pasando por la vegetación de riberas y humedales, los bosques caducifolios y los ricos matorrales y tomillares dolomíticos.

No todas las formaciones vegetales de Sierra Nevada tienen la misma importancia desde el punto de vista de la conservación de la flora, ni tienen

1. Departamento Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén
 2. Departamento Botánica, Universidad de Granada
- Autor para correspondencia: csalazar@ujaen.es

la misma tasa de endemidad. Con objeto de analizar estas formaciones vegetales y relacionarlas con su flora amenazada, tomamos como base el catálogo florístico de Sierra Nevada elaborado por Lorite (2016) con pocas salvedades. Este catálogo contiene 2.353 táxones, entre los que se encuentran 84 especies endémicas y 11 subendémicas (especies que alcanzan las vecinas sierras de Baza, Filabres y Gádor).

138 táxones de Sierra Nevada (52 de ellos endémicos y subendémicos) se encuentran amenazados en diferentes categorías, a saber: 17 «en peligro crítico» (CR) (10 endémicos y 1 subendémico), 18 «en peligro de extinción» (EN) (5 endémicos y 2 subendémicos) y 103 «vulnerables» (VU) (31 endémicos y 3 subendémicos) (Tabla 1).

La nomenclatura y autorías de los táxones siguen el criterio de Flora Vascular de Andalucía Oriental (Blanca et al., 2011), y en lo referente a sin-taxonomía se sigue la obra de Rivas Martínez et al. (2001).

Tabla 1. Tipos de vegetación, afinidad fitosociológica y Hábitats de Interés Comunitario de las comunidades vegetales con flora amenazada de Sierra Nevada. (*) Hábitat prioritario. Categoría amenaza IUCN (2001): CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable.

Tipo de vegetación	Clase fitosociológica	HIC	Taxones	Categoría amenaza	Endemidad
2b. Vegetación lacustre, fontinal y turfófila	<i>Isoeto-Littorelletea</i>	3110	<i>Sparganium angustifolium</i>	CR	
	<i>Montio-Cardaminetea</i>	6230*	<i>Rorippa pyrenaica</i>	VU	
	<i>Scheuchzerio-Caricetea</i>	6230*	<i>Agrostis canina</i> subsp. <i>granatensis</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Festuca frigida</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Pedicularis verticillata</i> subsp. <i>caespitosa</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Pinguicula nevadensis</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Scorzoneroides microcephala</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Eleocharis quinqueflora</i>	VU	
		6230*	<i>Pinguicula grandiflora</i>	VU	
		6230*	<i>Thalictrum alpinum</i>	VU	

Tabla 1. (Cont.) Tipos de vegetación, afinidad fitosociológica y Hábitats de Interés Comunitario de las comunidades vegetales con flora amenazada de Sierra Nevada. (*) Hábitat prioritario. Categoría amenaza IUCN (2001): CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable.

Tipo de vegetación	Clase fitosociológica	HIC	Taxones	Categoría amenaza	Endemicidad
4a. Vegetación casmofítica	<i>Asplenietea trichomanis</i>	8210	<i>Athamanta vayredana</i>	VU	
		8210	<i>Galium ephedroides</i>	VU	
		8210	<i>Geranium cataractarum</i>	VU	
		8210	<i>Kernera boissieri</i>	VU	
		8210	<i>Phyteuma charmelii</i>	VU	
		8210	<i>Prangos trifida</i>	VU	
		8210	<i>Valeriana apula</i>	VU	
		8220	<i>Moehringia fontqueri</i>	EN	Endémica
		8220	<i>Artemisia umbelliformis</i>	EN	
		8220	<i>Erodium rupicola</i>	VU	Subendémica
		8220	<i>Centranthus nevadensis</i>	VU	
		8220	<i>Draba dubia</i> subsp. <i>laevipes</i>	VU	
		8220	<i>Saxifraga trabutiana</i>	VU	
	<i>Petrocoptido-Sarcocapnetea</i>	8220	<i>Sarcocapnos speciosa</i>	VU	Endémica
4b. Vegetación casmocomofítica y glerícola	<i>Phagnalo-Rumicetea</i>	8130	<i>Centaurea bombycina</i> subsp. <i>xeranthemoides</i>	VU	Endémica
		8130	<i>Erysimum myriophyllum</i>	VU	
		8130	<i>Iberis grosii</i>	VU	
		8130	<i>Pimpinella espanensis</i>	VU	
	<i>Thlaspietea rotundifolii</i>	8130	<i>Arenaria nevadensis</i>	CR	Endémica
		8130	<i>Dryopteris thyrrina</i>	CR	
		8130	<i>Iberis carnosa</i> subsp. <i>embergeri</i>	EN	Endémica
		8130	<i>Papaver lapeyrousianum</i>	EN	
		8130	<i>Ranunculus glacialis</i>	EN	

Tabla 1. (Cont.) Tipos de vegetación, afinidad fitosociológica y Hábitats de Interés Comunitario de las comunidades vegetales con flora amenazada de Sierra Nevada. (*) Hábitat prioritario. Categoría amenaza IUCN (2001): CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable.

Tipo de vegetación	Clase fitosociológica	HIC	Taxones	Categoría amenaza	Endemidad
		8130	<i>Sibbaldia procumbens</i>	EN	Endémica
		8130	<i>Alyssum nevadense</i>	VU	
		8130	<i>Linaria glacialis</i>	VU	
		8130	<i>Pimpinella procumbens</i>	VU	
		8130	<i>Reseda complicata</i>	VU	
		8130	<i>Senecio nevadensis</i>	VU	
		8130	<i>Thlaspi nevadense</i>	VU	
		8130	<i>Dryopteris submontana</i>	VU	
		8130	<i>Hieracium baeticum</i>	VU	
		8130	<i>Lactuca singularis</i>	VU	
		8130	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	VU	
		8130	<i>Senecio quinquerradiatus</i>	VU	
		8130	<i>Vicia pyrenaica</i>	VU	
		3250	<i>Forsskaolea tenacissima</i>	VU	
		3250	<i>Senecio flavus</i>	VU	
5a. Vegetación antropógena	<i>Artemisietea vulgaris</i>	-	<i>Cynara baetica</i>	VU	
	<i>Polygono-Poetea</i>	-	<i>Hohenackeria exscapa</i>	VU	
5b. Vegetación de lindero de bosque y megafórbica	<i>Mulgedio-Aconitetea</i>	6430	<i>Gentiana lutea</i>	CR	Endémica
		6430	<i>Tephrosieris elodes</i>	EN	
		6430	<i>Pedicularis comosa</i> subsp. <i>nevadensis</i>	VU	
		6430	<i>Aconitum burnatii</i>	VU	
		6430	<i>Aquilegia vulgaris</i> subsp. <i>nevadensis</i>	VU	
		6430	<i>Knautia nevadensis</i>	VU	

Tabla 1. (Cont.) Tipos de vegetación, afinidad fitosociológica y Hábitats de Interés Comunitario de las comunidades vegetales con flora amenazada de Sierra Nevada. (*) Hábitat prioritario. Categoría amenaza IUCN (2001): CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable.

Tipo de vegetación	Clase fitosociológica	HIC	Taxones	Categoría amenaza	Endemicidad
6b. Vegetación orófila silicícola mediterránea occidental	<i>Festucetea indigestae</i>	6160	<i>Artemisia granatensis</i>	CR	Endémica
		6160	<i>Trisetum antoni-josephii</i>	EN	Endémica
		6160	<i>Androsace vitaliana</i> subsp. <i>nevadensis</i>	VU	Endémica
		6160	<i>Avenula levis</i>	VU	Endémica
		6160	<i>Erigeron frigidus</i>	VU	Endémica
		6160	<i>Festuca clementei</i>	VU	Endémica
		6160	<i>Nevadensia purpurea</i>	VU	Endémica
		6160	<i>Trisetum glaciale</i>	VU	Endémica
7a. Pastizales terofíticos	<i>Helianthemetea guttati</i>	6220*	<i>Draba lutescens</i>	VU	
		6220*	<i>Linaria oligantha</i>	VU	
7b. Pastizales y prados vivaces xerofíticos y mesofíticos	<i>Festuco-Ononidetea</i>	6170	<i>Odontites viscosus</i> subsp. <i>granatensis</i>	CR	Endémica
		6170	<i>Artemisia alba</i> subsp. <i>nevadensis</i>	EN	Subendémica
		6170	<i>Adonis vernalis</i>	VU	
		6170	<i>Ononis cristata</i>	VU	
		6170	<i>Thymus pulegioides</i>	VU	
	<i>Lygeo-Stipetea</i>	6220*	<i>Centaurea pulvinata</i>	VU	Endémica
		6220*	<i>Helictotrichon sarracenorum</i>	VU	
	<i>Sedo-Scleranthetea</i>	8230	<i>Sempervivum tectorum</i>	EN	
7c. Herbazales y praderas higrófilas	<i>Nardetea strictae</i>	6230*	<i>Alchemilla fontqueri</i>	CR	Endémica

Tabla 1. (Cont.) Tipos de vegetación, afinidad fitosociológica y Hábitats de Interés Comunitario de las comunidades vegetales con flora amenazada de Sierra Nevada. (*) Hábitat prioritario. Categoría amenaza IUCN (2001): CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable.

Tipo de vegetación	Clase fitosociológica	HIC	Taxones	Categoría amenaza	Endemicidad
		6230*	<i>Arabis margaritae</i>	CR	Endémica
		6230*	<i>Salix hastata</i> subsp. <i>sierrae-nevadae</i>	CR	Endémica
		6230*	<i>Gentiana sierrae</i>	VU	Subendémica
		6230*	<i>Armeria splendens</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Gentiana pneumonanthe</i> subsp. <i>depressa</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Phleum brachystachyum</i> subsp. <i>abbreviatum</i>	VU	Endémica
		6230*	<i>Antennaria dioica</i>	VU	
		6230*	<i>Botrychium lunaria</i>	VU	
		6230*	<i>Gentiana alpina</i>	VU	
		6230*	<i>Gentiana boryi</i>	VU	
	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	6420	<i>Narcissus nevadensis</i> subsp. <i>nevadensis</i>	CR	Subendémica
		6420	<i>Ophioglossum vulgatum</i>	CR	
		6420	<i>Epilobium angustifolium</i>	EN	
		6420	<i>Primula elatior</i> subsp. <i>lofthousei</i>	VU	Subendémica
		6420	<i>Allium schoenoprasum</i>	VU	
		6420	<i>Centaurea nevadensis</i>	VU	
		6420	<i>Gymnadenia conopsea</i>	VU	
		6420	<i>Potentilla hispanica</i>	VU	
8a. Vegetación serial sufruticosa	<i>Rosmarinetea officinalis</i>	4090	<i>Erodium astragaloides</i>	CR	Endémica
		4090	<i>Teucrium oxylepis</i>	CR	
		4090	<i>Armeria filicaulis</i> subsp. <i>trevenqueana</i>	EN	Endémica
		4090	<i>Helianthemum raynaudii</i>	EN	

Tabla 1. (Cont.) Tipos de vegetación, afinidad fitosociológica y Hábitats de Interés Comunitario de las comunidades vegetales con flora amenazada de Sierra Nevada. (*) Hábitat prioritario. Categoría amenaza IUCN (2001): CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable.

Tipo de vegetación	Clase fitosociológica	HIC	Taxones	Categoría amenaza	Endemicidad
		4090	<i>Armeria filicaulis</i> subsp. <i>nevadensis</i>	VU	Endémica
		4090	<i>Chamaespartium undulatum</i>	VU	Endémica
		4090	<i>Erodium boissieri</i>	VU	Endémica
		4090	<i>Helianthemum appeninum</i> subsp. <i>estevei</i>	VU	Endémica
		4090	<i>Helianthemum pannosum</i>	VU	Endémica
		4090	<i>Hippocrepis nevadensis</i>	VU	Endémica
		4090	<i>Rothmaleria granatensis</i>	VU	Endémica
		4090	<i>Andryala agardhii</i>	VU	
		4090	<i>Centaurea boissieri</i> subsp. <i>funkii</i>	VU	
		4090	<i>Centaurea gadorensis</i>	VU	
		4090	<i>Centaurea monticola</i>	VU	
		4090	<i>Erodium daucoides</i>	VU	
		4090	<i>Genista longipes</i> subsp. <i>viciosoi</i>	VU	
		4090	<i>Hippocrepis eriocarpa</i>	VU	
		4090	<i>Santolina elegans</i>	VU	
		4090	<i>Teucrium bicoloreum</i>	VU	
		5330	<i>Lavatera oblongifolia</i>	VU	
		5330	<i>Salsola papillosa</i>	VU	
		5330	<i>Salvia candelabrum</i>	VU	
		5330	<i>Vella bourgaeana</i>	VU	
		1520*	<i>Coris hispanica</i>	VU	
8b. Vegetación serial arbustiva y de margen de bosque	<i>Rhamno-Prunetea</i>	-	<i>Rhamnus catharticus</i>	EN	
		-	<i>Prunus ramburii</i>	VU	

Tabla 1. (Cont.) Tipos de vegetación, afinidad fitosociológica y Hábitats de Interés Comunitario de las comunidades vegetales con flora amenazada de Sierra Nevada. (*) Hábitat prioritario. Categoría amenaza IUCN (2001): CR = En peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable.

Tipo de vegetación	Clase fitosociológica	HIC	Taxones	Categoría amenaza	Endemicidad
9b. Vegetación climatófila y edafófila potencial		-	<i>Ribes alpinum</i>	VU	
		-	<i>Ribes uva-crispa</i>	VU	
		-	<i>Viburnum lantana</i>	VU	
	Pino-Junipere- retea	5120	<i>Hippocrepis prostrata</i>	CR	Endémica
		9530*	<i>Pinus sylvestris</i> subsp. <i>nevadensis</i>	EN	Subendémica
		4090	<i>Ononis rotundifolia</i>	VU	
	Quercetea ilicis	9340	<i>Laserpitium longiradium</i>	CR	Endémica
		9340	<i>Arceuthobium oxycedri</i>	VU	
		9340	<i>Delphinium emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i>	VU	
	Querc-Fagetea	9230	<i>Laserpitium latifolium</i> subsp. <i>nevadense</i>	CR	Endémica
		9230	<i>Sorbus hybrida</i>	CR	
		9180*	<i>Betula pendula</i> subsp. <i>fontqueri</i>	EN	
		9180*	<i>Salix caprea</i>	EN	
		91E0*	<i>Dryopteris affinis</i>	VU	
		91E0*	<i>Dryopteris filix-mas</i>	VU	
		9340	<i>Neottia nidus-avis</i>	EN	
		9340	<i>Ilex aquifolium</i>	VU	
		9580*	<i>Taxus baccata</i>	VU	

Tipos de vegetación con flora amenazada

Siguiendo la clasificación tipológica de Rivas Martínez et al. (2001), en Sierra Nevada se distinguen 7 grandes tipos de vegetación, que a su vez incluyen 12 subtipos (Tabla 1).

Sin duda, sobresale en primer lugar por su alta tasa de flora amenazada la vegetación rupícola y saxícola con hasta 38 táxones (27,5% del total). En segunda posición, destaca la vegetación serial (30 táxones, 21,7%) formada por diversos romerales y tomillares, seguida en tercer lugar por la vegetación pratense y pascícola que contiene hasta 29 especies de flora amenazada (21%) en pastizales terofíticos, vivaces xerófilos y mesofíticos, así como los herbazales y prados higrófilos.

Una tasa menor puede hallarse en el cuarto tipo: la vegetación climatofila y edafófila potencial mediterránea y eurosiberiana (15 táxones, 10,9%) donde se incluyen los pinares y sabinares-enebrales de alta montaña, junto a los bosques esclerófilos (encinares) y caducifolios (melojares, alisedas, fresnedas, abedulares, etc.).

Un quinto tipo lo constituye la vegetación lacustre, fontinal y turfófila, que contiene 10 especies de flora amenazada (7,2%), todas ellas propias de las turberas nevadenses, a excepción de una especie acuática extremadamente rara en las lagunas de alta montaña que forma parte del elemento boreo-alpino (*Sparganium angustifolium* Michx.).

Sensiblemente inferior en su tasa de flora amenazada es el sexto tipo, el de la vegetación antropógena, megafórbica y de lindero de bosque (8 táxones, 5,8%), entre la que destaca la vegetación megafórbica con 6 especies.

Por último, el séptimo tipo de vegetación corresponde con la vegetación orófila silicícola mediterránea occidental (en este caso pastizales psicroxerófilos), que posee igualmente 8 táxones de flora amenazada (5,8%).

Afinidad fitosociológica de la flora amenazada

Un análisis pormenorizado de los 138 táxones de flora amenazada de Sierra Nevada revela su amplitud en cuanto a afinidad fitosociológica (Tabla 1), que nos lleva a encuadrarlos en 22 clases (algunas de ellas muy marginales). Se ha tenido en cuenta fundamentalmente la información aportada por Rivas Martínez et al. (2002) para gran parte de las especies, salvo algunas excepciones basadas en nuestra observación. En caso de no hallarse incluidas en dicho trabajo, se ha optado por consultar la información de

diversas obras que tratan con flora amenazada (Blanca et al., 2001; Bañares et al., 2003).

25 táxones (algo más de un 18%) presentan afinidad por la clase *Rosmarinetea officinalis*, que engloba matorrales basófilos de diverso tipo (romerales y tomillares oromediterráneos, gipsícolas, dolomitícolas, semiáridos, etc.) entre los que sin duda sobresalen los tomillares dolomitícolas del orden bético *Convolvuletalia boissieri*.

Le sigue en importancia la clase *Thlaspietea rotundifolii*, que comprende las formaciones glerícolas y presenta hasta 20 especies de flora amenazada (más de un 14% del total). La mayor parte de ellas pertenecen a la alianza silicícola *Holcion caespitosi*, que representa los canchales endémicos de las altas cumbres de Sierra Nevada.

Un menor porcentaje, que supera el 9%, se halla representado en la clase rupícola *Asplenietea trichomanis*, con 13 especies que se dividen entre el orden basófilo *Potentilletalia caulescentis*, en el territorio occidental de Sierra Nevada, y el orden silicícola *Androsacetalia vandellii*, en el núcleo central. Dentro de este orden destaca especialmente la alianza endémica nevadense *Saxifragion nevadensis*.

Cerca de un 8% de la flora amenazada (11 especies) se encuadran en la clase *Nardetea strictae*, a la que pertenecen los prados húmedos de los borreguiles nevadenses. La mayoría de ellas pertenecen a la alianza endémica *Plantaginion nivalis*.

Unas 9 especies (6,5%) se encuadran en el estrato herbáceo que acompaña a los bosques caducifolios de *Quercus-Fagetea*, principalmente presentes en barrancos y laderas con orientación norte en Sierra Nevada. Principalmente se ubican en melojares, abedulares y encinares húmedos en los que abundan especies caducifolias.

Mención especial merecen los pastizales psicroxerófilos cacuminales, que albergan 8 especies (un 5,8%) dentro de la clase *Festucetea indigestae*, íntegramente incluidas en la alianza endémica nevadense denominada *Ptilotrichion purpurei*.

Idéntica tasa y número de especies se hallan incluidas en las clases *Molinio-Arrhenatheretea* (juncuales y herbazales) y *Scheuchzerio-Caricetea* (vegetación turfófila de los borreguiles). De especial interés en esta última son las especies que pertenecen a *Festucion frigidae*, alianza endémica de Sierra Nevada.

Unas 6 especies (algo más del 4%) se encuadran en la clase de óptimo eurosiberiano *Mulgedio-Aconitetea*, que comprende las formaciones megafórbicas propias de medios húmedos (arroyos algo nitrificados). La práctica totalidad pertenece a la alianza endémica nevadense *Cirsion flavispinae*.

Tasas inferiores a las descritas corresponden ya a las clases de los pastizales secos orófilos de *Festuco-Ononidetea* y los espinales de *Rhamno-Prunetea* (5 especies, 3,6% cada una), la vegetación de derrubios y taludes de *Phagnalo-Rumicetea* (4 especies, 2,9%), los pinares, enebrales-sabinares y piornales de alta montaña de *Pino-Juniperetea* y los bosques esclerófilos de *Quercetea ilicis* (3 especies, 2,2% respectivamente), o los pastizales anuales de *Helianthemetea gutatti* y los vivaces de *Lygeo-Stipetea* (2 especies, 1,4% cada una).

Finalmente, las clases menos representadas entre la flora amenazada de Sierra Nevada son las formaciones nitrófilas de *Artemisietea vulgaris* y *Polygono-Poetea*, las comunidades acuáticas de *Isoeto-Littorelletea*, las formaciones fontinales de *Montio-Cardaminetea*, la vegetación rupícola de extraplomos de *Petrocoptido-Sarcocapnetea* y la vegetación rupícola suculenta de *Sedo-Scleranthetea* (todas ellas con una sola especie, 0,7% respectivamente).

Principales comunidades vegetales con flora amenazada

Como ha podido observarse, la inmensa mayoría de la flora amenazada de Sierra Nevada pertenece a comunidades vegetales que ocupan biotopos muy precisos, y en general tienen una representación espacial muy puntual. Por tanto, una de las principales amenazas de esta vegetación es su especificidad ecológica y su estenocoria, lo que a menudo se traduce en escasas poblaciones, y en muchos casos, un bajo número de efectivos.

ROMERALES Y TOMILLARES

Desde el punto de vista fisionómico-ecológico podemos diferenciar en Sierra Nevada las siguientes comunidades de la clase *Rosmarinetea officinalis*:

a) Romerales y salviares-esplégares, que corresponden a las comunidades que se localizan desde el termo- al supramediterráneo con ombrotipos de semiárido a subhúmedo (alianzas *Anthyllido-Salsolion papillosae*, *Genisto-Phlomidion almeriensis* y *Lavandulo-Echinopartion boissieri*); las especies amenazadas que presentan son todas catalogadas como VU, y destacamos a *Centaurea gadorensis* Blanca, *C. monticola* Boiss., *Lavatera oblongifolia* Boiss., *Salsola papillosa* Willk., *Salvia candelabrum* Boiss. y *Vella bourgaeana* (Coss.) Warwick y Al-Shehbaz. Se localizan en las zonas medias y bajas de Sierra



Foto 1. 1a) Vegetación de la Sierra Nevada calizo-dolomítica: pinares edafoxerófilos, matorrales y tomillares dolomíticos, ricos en flora endémica amenazada. 1b) Tomillares dolomíticos del orden *Convolvuletalia boissieri*.

Nevada, por lo que sus amenazas están relacionadas con la ocupación del suelo o la recolección incontrolada de plantas aromático-medicinales.

b) Piornales-erizales: matorrales propios de alta montaña mediterránea de porte hemisférico, almohadillado o pulvinular, con tallos áfilos y espinosos (alianza *Xeroacantho-Erinaceion*). Al igual que en el caso anterior abundan táxones catalogados como VU: *Centaurea boissieri* subsp. *funkii* (Willk.) Dos-tál, *Genista longipes* subsp. *viciosoi* Talavera y Cabezudo, *Hippocrepis neva-densis* (Hrabetová) Talavera y E.Domínguez y *Teucrium bicoloreum* Pau, junto a *Teucrium oxylepis* Font Quer, considerado CR. Durante mucho tiempo, la quema del matorral para extender los pastos fue su principal amenaza, pero hoy día esta actividad está muy controlada.

c) Tomillares dolomíticos, que se desarrollan sobre rocas ricas en magnesio (dolomías), frecuentemente kakiritizadas, con una alta xericidad (orden *Convolvuletalia boissieri*, alianzas *Andryalion agardhii* y *Lavandulion lanatae*). Presentan numerosos táxones endémicos como *Chamaespartium undulatum* Schousb. ex Willd., *Erodium boissieri* Coss., *Helianthemum pannosum* Boiss., *H. appeninum* subsp. *estevei* (Peinado y Mart.Parras) G.López y *Rothmaleria granatensis* (Boiss.) Font Quer (todos ellos catalogados como VU) o *Armeria filicaulis* subsp. *trevenqueana* Nieto Fel. (EN) y *Erodium astragaloides* Boiss. y Reut. (CR). Son también frecuentes endemismos béticos: *Andryala agardhii* DC., *Erodium dauroides* Boiss., *Hippocrepis eriocarpa* (Boiss.) Boiss. y *Santolina elegans* Boiss. (VU) o *Helianthemum raynaudii* Ortega Oliv., Romero García y C. Morales (EN). La obtención de áridos para construcción puso en grave amenaza estas especies, pero en la actualidad la declaración del Parque Nacional y el exhaustivo control sobre las canteras de dolomías ha eliminado casi por completo las amenazas sobre estos ecosistemas (Fotos 1a y 1b).

COMUNIDADES RUPÍCOLAS Y GLERÍCOLAS

La vegetación que puebla los roquedos, paredones y cornisas (clases *Asplenietea trichomanis* y *Petrocoptido-Sarcocapnetea*) (Foto 2) junto con la de pedregales, guijarrales, canchales y gleras (*Phagnalo-Rumicetea* y *Thlaspietea rotundifolii*) tiene una escasa cobertura y talla, que contrasta con una composición florística en la que abundan las especies endémicas, raras y amenazadas. Las duras condiciones de vida bajo las que prosperan, justifican la extrema rareza de muchas de sus especies. Las presiones y amenazas a las que se hallan sometidas van desde su reducido areal y especificidad del biotopo hasta la herbivoría silvestre y doméstica, pasando por los deportes al aire libre (senderismo y escalada), el pisoteo, y en el caso de la flora de altas cumbres, el



Foto 2. Comunidades rupícolas de extraplomos presididas por el endemismo nevadense *Sarcocapnos speciosa* Boiss.

cambio climático global. Entre las especies más amenazadas destacan: *Arenaria nevadensis* Boiss. y Reut. y *Dryopteris thyrrena* Fraser-Jenk. y Reichst. (ambas CR), junto a *Iberis carnosa* subsp. *embergeri* (Serve) Moreno, *Papaver lapeyrousianum* Guterm., *Ranunculus glacialis* L. y *Sibbaldia procumbens* L. (EN).

COMUNIDADES HIGRÓFILAS

La vegetación herbosa que tapiza los bordes de las lagunas, arroyos y fuentes de Sierra Nevada tiene su representación más característica en los famosos borreguiles: turberas y prados que se desarrollan en verano asociados al deshielo de las nieves de las altas cumbres (clases *Scheuchzerio-Caricetea* y *Nardetea strictae*) (Foto 3). Pero además, abundan los herbazales megafórbicos (*Mulgedio-Aconitetea*) y los juncal-herbazales (*Molinio-Arrhenatheretea*).



Foto 3. Vegetación turfófila e higrófila de desarrollo estival en Sierra Nevada, formaciones conocidas como los «borreguiles» de alta montaña.

Además de su especificidad ecológica y reducido areal (de tipo lineal y muy localizado), sufre las presiones de la herbivoría silvestre y doméstica (que en exceso resulta negativa, pero cuya eliminación también puede producir serios desequilibrios). Como toda vegetación higrófila, se halla amenazada por las alteraciones hídricas (desvíos de agua y sobreexplotación), así como por un exceso de turismo estival que causa pisoteo y nitrificación. A buen seguro es una de las formaciones que más han sufrido por la creación de pistas de esquí en Sierra Nevada. Por último, es una vegetación muy sensible al cambio climático, en tanto depende de las precipitaciones en forma de nieve y de las bajas temperaturas invernales. Entre la flora más amenazada de estas formaciones destacan especies CR como *Alchemilla fontqueri* Rothm., *Arabis margaritae* Talavera, *Gentiana lutea* L., *Narcissus nevadensis* Pugsley subsp. *nevadensis*, *Ophioglossum vulgatum* L. y *Salix hastata* subsp. *sierrae-nevadae* Rech. f., o EN como *Tephrosieris elodes* (Boiss.) Holub.

BOSQUES Y ARBUSTEDAS

A pesar de la fuerte presión que han sufrido las zonas medias y bajas de Sierra Nevada debido al pastoreo, la tala de los bosques o las ocupaciones del suelo (zonas agrícolas y urbanas), aún podemos encontrar lugares donde los bosques de las clases *Querco-Fagetea* y *Quercetea ilicis* (melojares y encinares) se encuentran en un aceptable grado de conservación, y podemos encontrar especies amenazadas como *Laserpitium latifolium* subsp. *nevadense* Mart.-Liro, Molero Mesa y Blanca y *L. longiradiatum* Boiss., ambas endémicas y catalogadas como CR. Entre las especies de corología más amplia destacan *Sorbus hybrida* L. (CR), *Betula pendula* subsp. *fontqueri* (Rothm.) G. Moreno y Peinado, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. y *Salix caprea* (EN) y *Delphinium emarginatum* subsp. *nevadense* (Kunze) C. Blanché y Molero, *Ilex aquifolium* L. y *Taxus baccata* L. (VU). Aunque la legislación andaluza protege hoy día a estos táxones, existe la amenaza de los incendios forestales, las actividades silvícolas y el cambio climático global que puede aumentar las sequías.

Los espinales son comunidades arbustivas que se localizan tanto en suelos ácidos como básicos, pero siempre que tengan cierto desarrollo, y sean húmedos y frescos en verano (clase *Rhamno-Prunetea*, alianzas *Prunetalia spinosae* y *Lonicero-Berberidion hispanicae*). Dominan las especies espinosas de hoja caduca que forman la orla y primera etapa de sustitución de los bosques caducifolios (quejigales-acerales y melojares) o esclerófilos (encinares). En Sierra Nevada se localizan en zonas medias o de alta montaña, donde las precipitaciones suelen ser mayores y las temperaturas estivales algo más frescas. Entre las especies amenazadas destacamos: *Rhamnus catharticus* L. (EN), y *Prunus ramburii* Boiss., *Ribes alpinum* L., *R. uva-crispa* L. y *Viburnum lantana* L. (VU).

Por último, los enebrales, sabinares y piornales de alta montaña (clase *Pino-Juniperetea*) se localizan en el termotipo oromediterráneo, y representan el primer estadio de degradación de los bosques aciculifolios de la alta montaña mediterránea, si bien al subir en altitud y en laderas pedregosas y venteadas, constituyen la vegetación más desarrollada posible. Se asientan tanto sobre suelos ácidos como básicos y presentan portes arbustivos y baja cobertura. Al tratarse de comunidades muy abiertas, se entremezclan los enebrales y sabinares con los piornales y pastizales, que aparecen en un mosaico de manchas más o menos dispersas. Destacamos entre su flora amenazada a *Hippocrepis prostrata* Boiss. (CR) y *Ononis rotundifolia* L. (VU).

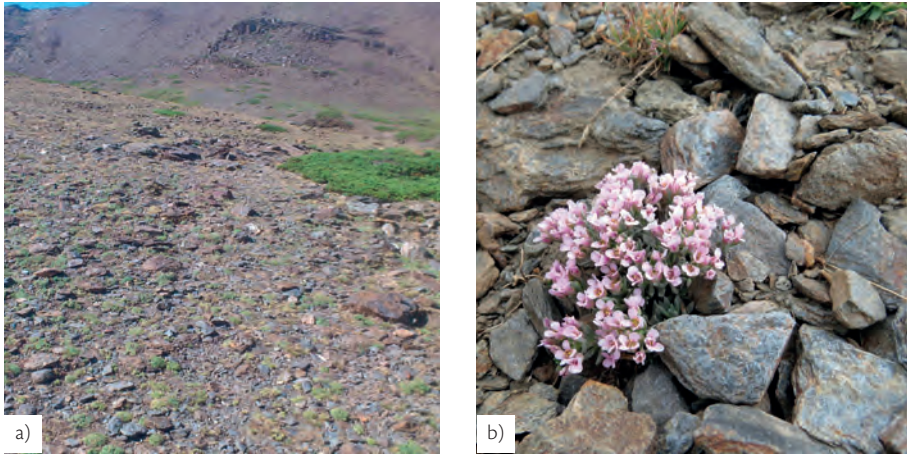


Foto 4. 4a) Pastizales psicroxerófilos en las altas cumbres de Sierra Nevada, alternando con restos de los enebrales-sabinars, en el límite del termotipo crioromediterráneo. 4b) *Nevadensia purpurea*, macroendemismo que caracteriza los pastizales psicroxerófilos de la alianza *Ptilotrichion purpurei*.

PASTIZALES PSICROXERÓFILOS

Incluimos aquí las comunidades que se presentan en el termotipo crioromediterráneo, exclusivas de las cumbres del macizo nevadense. Se trata de pastizales que soportan el frío invernal y la sequía del verano, y suponen la vegetación más desarrollada por encima de los 2850 metros de altitud. La mayoría de sus especies son endémicas de Sierra Nevada y catalogadas como VU; *Avenula levis* (Hack.) Holub, *Erigeron frigidus* Boiss., *Festuca clementei* Boiss., *Nevadensia purpurea* (Lag. y Rodr.) Rivas Mart., *Trisetum glaciale* (Bory) Boiss., o CR como *Artemisia granatensis* Boiss. Los lugares donde viven estos táxones están ubicados en el Parque Nacional de Sierra Nevada por lo que gozan de las medidas restrictivas propias de esta figura de protección. Es importante señalar dos amenazas que se ciernen sobre estos lugares pese al cuidado de la administración central y autonómica: por una parte la expansión del deporte de esquí y por otra la posible recolección de la «manzanilla real» (*Artemisia granatensis*) con el fin de comercializarla. Asimismo, la herbivoría por parte de ungulados silvestres, el pisoteo debido al turismo (senderistas) y el cambio climático, son presiones que afectan negativamente a estas plantas de las zonas cacuminales (Foto 4a y 4b).

La conservación in situ en Sierra Nevada

Sin duda, la estrategia más efectiva para la conservación a largo plazo de la flora amenazada tanto a un nivel específico como fitocenótico es la conservación in situ de los hábitats naturales que acogen a las comunidades y poblaciones de estas plantas (Salazar, 2005). De esta manera es posible conservar una diversidad genética que difícilmente podría conservarse de otro modo. La principal medida de conservación in situ de la que goza la vegetación de Sierra Nevada es el hecho de estar amparada por dos figuras de protección que conforman el Espacio Natural de Sierra Nevada, tanto el Parque Natural (desde 1989) como el Parque Nacional (1999).

Una parte de la flora más amenazada se encuentra incluida en catálogos y listados de protección legal desde el nivel autonómico (Andalucía) hasta el internacional (Europa), y desde 2012 forman parte del Plan de Recuperación y Conservación de Especies de Altas Cumbres de Andalucía que actúa sobre especies, poblaciones y hábitats.

Las estrategias de conservación in situ pueden ser indirectas (como las ya referidas) o directas, y deben entenderse como un conjunto de acciones emprendidas sobre el hábitat natural con el fin de asegurar la supervivencia de las especies amenazadas y su futura expansión. Las medidas directas suelen basarse en la vigilancia, control o supresión de actividades humanas y otros impactos que ponen en peligro a las plantas amenazadas. Ha de tenerse en cuenta que medidas drásticas como la prohibición de la actividad humana o animal pueden ser en ocasiones negativas para especies que necesitan ciertas perturbaciones que les favorezcan en procesos de competencia frente a otras, o les proporcionen determinados nutrientes (caso de las comunidades higrófilas de los borreguiles).

La eliminación o control de la presión de los ungulados domésticos y silvestres mediante vallados o exclusiones es conveniente, y de hecho se ha realizado por ejemplo para garantizar las poblaciones de *Odontites viscosus* subsp. *granatensis* (Boiss.) Bolliger. La vigilancia de los recursos hídricos es especialmente importante para la vegetación ligada al agua (lagunas de alta montaña, borreguiles, arroyos y ríos). La prohibición y correcta vigilancia de la colecta de plantas útiles o con potencial uso evitarían casos como el de la manzanilla de Sierra Nevada (*Artemisia granatensis*), y la adecuada supervisión de los tratamientos silvícolas permiten la conservación de especies forestales y del sotobosque. Por último, Sierra Nevada es un espacio en el que se llevan a cabo numerosas actividades relacionadas con el turismo y los deportes al aire libre (desde el esquí y la escalada hasta el senderismo). El control de la carga turística que el es-

pacio puede soportar vendría a mejorar el estado de la vegetación que es atravesada por senderistas, entre los que destacan por ejemplo las comunidades higrófilas y los pedregales.

Finalmente, destacamos la labor de la Red Andaluza de Jardines Botánicos y Micológico en Espacios Naturales, que desempeña un importante papel para la divulgación de los valores de la flora y vegetación de Sierra Nevada en los jardines de «Hoya de Pedraza» y «La Cortijuela». No en vano, una de las medidas de conservación a más largo plazo y que debe ser continua en el tiempo es la concienciación social sobre el valor de la flora y vegetación amenazadas.

FORMACIONES VEGETALES INCLUIDAS EN LA DIRECTIVA HÁBITATS

37 Hábitats de Interés Comunitario (HICs) están presentes en Sierra Nevada (Tabla 2), atendiendo a la información y denominación (no siempre coincidente) contenida en Bartolomé et al. (2005); VV.AA. (2009) y Junta de Andalucía (2019). De todos ellos, se han seleccionado los 22 HICs que contienen flora amenazada (Tabla 1).

Casi un 37% de la flora amenazada (51 táxones) corresponden con HICs del tipo 6 (formaciones herbosas naturales y seminaturales), entre los que destaca el HIC 6230 (formaciones de *Nardus*) con 20 táxones, seguidos de los HICs 6160 (8 especies), 6420 (8), 6430 (6), 6170 (5) y 6220 (4).

Por otra parte, casi un 27% (37 táxones) forman parte de HICs del tipo 8 (hábitats rocosos y cuevas), la mayor parte del HIC 8130 (22 especies), seguido de los 8210 (7), 8220 (7) y 8230 (1).

Un 15% de la flora (21 táxones) está representado en el tipo 4 (brezales y matorrales de zona templada), todos ellos más concretamente pertenecientes al HIC 4090 (matorrales pulvinulares orófilos europeos meridionales).

Una proporción sensiblemente inferior, 13 táxones que suponen algo más de un 9%, se encuadran en el tipo 9 (bosques), concretamente en los HICs con carácter más mesofítico: 91E0 (2 especies), 9180 (2), 9230 (2), 9340 (5), 9530 (1) y 9580 (1).

Apenas un 3,6% (5 especies) forman parte del tipo 5 (matorrales esclerófilos), concretamente los HICs: 5120 (1 especie) y 5330 (4).

Por último, tan solo 3 táxones (2,1%) se hallan en el tipo 3 (hábitats de agua dulce): 3110 (1 especie) y 3250 (2), y una sola especie en el tipo 1 (hábitats costeros y vegetación halófila), concretamente el HIC 1520 (vegetación gipsícola) en la porción semiárida almeriense.

Tabla 2. Hábitats de interés comunitario presentes en Sierra Nevada. (*) = Hábitats prioritarios (Directiva 92/43/CEE del Consejo, de 21 de mayo de 1992, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres).

1 HÁBITATS COSTEROS Y VEGETACIÓN HALÓFILA
14 Marismas y pastizales salinos mediterráneos y <i>termoatlánticos</i>
1410 Pastizales salinos mediterráneos (<i>Juncetalia maritimae</i>)
1430 Matorrales halonitrófilos (<i>Pegano-Salsoletia</i>)
15 Estepas continentales halófilas y gipsófilas
1520 Vegetación gipsícola mediterránea (<i>Gypsophiletalia</i>) (*)
3 HABITATS DE AGUA DULCE
31 Aguas estancadas
3110 Aguas oligotróficas con un contenido de minerales muy bajo (<i>Littorelletalia uniflorae</i>)
3150 Lagos eutróficos naturales con vegetación <i>Magnopotamion</i> o <i>Hydrocharition</i> .
3170 Lagunas y charcas temporales mediterráneas (*)
32 Aguas corrientes
3250 Ríos mediterráneos de caudal permanente con <i>Glaucium flavum</i>
3270 Ríos de orillas fangosas con vegetación de <i>Chenopodion rubri p.p.</i> y <i>Bidention p.p.</i>
3280 Ríos mediterráneos de caudal permanente del <i>Paspalo-Agrostidion</i> con cortinas vegetales ribereñas de <i>Salix</i> y <i>Populus alba</i>
4 BREZALES Y MATORRALES DE ZONA TEMPLADA
4060 Brezales alpinos y boreales
4090 Matorrales pulvinulares orófilos europeos meridionales
5 MATORRALES ESCLERÓFILOS
51 Matorrales submediterráneos y de zona templada
5120 Formaciones montanas de <i>Cytisus purgans</i>
52 Matorrales arborescentes mediterráneos
5210 Matorral arborescente con <i>Juniperus spp.</i>
53 Matorrales termomediterráneos y preestépico
5330 Matorrales termomediterráneos y pre-estépico

Tabla 2. (Cont.) Hábitats de interés comunitario presentes en Sierra Nevada. (*) = Hábitats prioritarios (Directiva 92/43/CEE del Consejo, de 21 de mayo de 1992, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres).

6 FORMACIONES HERBOSAS NATURALES Y SEMINATURALES
61 Prados naturales
6160 Prados orófilos mediterráneos de <i>Festuca indigesta</i>
6170 Pastos de alta montaña caliza
62 Formaciones herbosas secas seminaturales y facies de matorral
6220 Pastizales xerofíticos mediterráneos de vivaces y anuales (*)
6230 Formaciones herbosas con <i>Nardus</i> sobre sustratos silíceos de zonas montañosas de Europa continental) (*)
64 Prados húmedos seminaturales de hierbas altas
6420 Comunidades herbáceas higrófilas mediterráneas
6430 Megaforbios eutrofos higrófilos de las orlas de llanura y de los pisos montano a alpino
7 TURBERAS ALTAS, TURBERAS BAJAS (FENS Y MIREs) Y ÁREAS PANTANOSAS
72 Áreas pantanosas calcáreas
7210 Áreas pantanosas calcáreas con <i>Cladium mariscus</i> y especies de <i>Caricion davallianae</i> (*)
7220 Formaciones tobáceas generadas por comunidades briofíticas en aguas carbonatadas (*)
8 HÁBITATS ROCOSOS Y CUEVAS
81 Desprendimientos rocosos
8130 Desprendimientos rocosos occidentales y termófilos
82 Pendientes rocosas con vegetación casmofítica
8210 Pendientes rocosas calcícolas con vegetación casmofítica
8220 Pendientes rocosas silíceas con vegetación casmofítica
8230 Roquedos silíceos con vegetación pionera del <i>Sedo-Scleranthion</i> o del <i>Sedo albi-Veronicion dillenii</i>

Tabla 2. (Cont.) Hábitats de interés comunitario presentes en Sierra Nevada. (*) = Hábitats prioritarios (Directiva 92/43/CEE del Consejo, de 21 de mayo de 1992, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres).

9 BOSQUES
91 Bosques de la Europa templada
9180 Bosques caducifolios mixtos de laderas abruptas, desprendimientos o barrancos (principalmente <i>Tilio-Acerion</i>) (*)
91B0 Fresnedas mediterráneas ibéricas de <i>Fraxinus angustifolia</i> y <i>Fraxinus ornus</i>
91E0 Bosques aluviales arbóreos y arborescentes de curso generalmente altos y medios, dominados o codominados por alisos (<i>Alnus glutinosa</i>), fresnos de montaña (<i>Fraxinus excelsior</i>), abedules (<i>Betula alba</i> , <i>B. pendula</i>), avellanos (<i>Corylus avellana</i>) o álamos negros (<i>Populus nigra</i>) (*)
92 Bosques mediterráneos caducifolios
9230 Robledales de <i>Quercus pyrenaica</i> y robledales de <i>Quercus robur</i> y <i>Quercus pyrenaica</i> del noreste ibérico
9260 Bosques de <i>Castanea sativa</i>
92A0 Alamedas, olmedas y saucedas
92D0 Galerías y matorrales ribereños termomediterráneos (<i>Nerio-Tamaricetea</i> y <i>Securionegion tinctoriae</i>)
93 Bosques esclerófilos mediterráneos
9340 Bosques de <i>Quercus ilex</i> y <i>Quercus rotundifolia</i>
95 Bosques de coníferas de montañas mediterráneas y macaronésicas
9530 Pinares (sud-) mediterráneos de pinos negros endémicos (*)
9540 Pinares mediterráneos de pinos mesogeanos endémicos
9580 Bosques mediterráneos de <i>Taxus baccata</i> (*)

Conservación frente a un nuevo escenario en las comunidades vegetales y tendencias poblacionales

José Miguel Muñoz Díaz¹ y Joaquín Molero Mesa²

Resumen

La conservación de las comunidades y poblaciones vegetales en general, y de las más sensibles y singulares del Espacio Natural de Sierra Nevada, requiere de un conocimiento exhaustivo de su estructura y evolución espacial y temporal. En este capítulo se abordan estos dos aspectos. En primer lugar se hace una descripción de la evolución temporal de las sucesivas aportaciones de la fitosociología sobre estas comunidades y un primer análisis de la evolución temporal de su diversidad a partir de los seguimientos realizados en el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada y la iniciativa GLORIA-Europa.

También se presentan los resultados del seguimiento de las poblaciones de dos especies que simbolizan dos escenarios de cambio global contrastados. Por un lado *Arenaria nevadensis* Boiss. y Reuter, un endemismo de la zona fría nevadense cuyo futuro depende casi en exclusividad del devenir climático. Por otro lado, *Gentiana lutea* L. subsp. *lutea*, especie perenne del dominio del piñal, con un potencial reproductor muy limitado por el ramoneo que mantiene inalterado su tamaño poblacional, incluso después de implementar medidas de exclusión ganadera.

Palabras clave: Conservación, comunidades vegetales, flora, ambiente alpino, cambio global.

1. Agencia de Medio Ambiente y Agua. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible, Junta de Andalucía

2. Departamento de Botánica, Universidad de Granada

Autor para correspondencia: josem.munoz.diaz@juntadeandalucia.es

Los estudios fitosociológicos y el seguimiento a largo plazo de la diversidad vegetal

Las observaciones sobre la vegetación de Sierra Nevada se remontan a las primeras investigaciones florísticas, ya que tanto Clemente en 1804 como Willkomm en 1855 y, especialmente, Boissier en 1845, indican diferentes regiones botánicas en las laderas de la montaña (Molero Mesa et al., 1992; Molero Mesa y Marfil, 2016), señalando las especies dominantes de las distintas formaciones o biotipos. No obstante, las referencias de las comunidades por sí mismas no comienzan hasta el siglo XX, primero con descripciones del paisaje de forma más o menos detallada (Rein, 1899; Pritzel y Brandt, 1915; Litardière y Malcuit, 1926; Muñoz Medina, 1946; 1947) y, a partir de mediados de siglo, de forma sistemática. Quézel (1953), con metodología fitosociológica, establece el esquema general de la vegetación de Sierra Nevada. Un breve y reciente resumen sobre esta ciencia geobotánica se recoge en Martínez Carretero et al., 2016). El trabajo de Quézel, junto con la X Excursión Internacional Fitogeográfica (International Pflanzengeographischen Exkursion) por España (Lüdi, 1956; Tüxen y Oberdorfer, 1958), marcan un hito en el estudio de la vegetación en la Sierra, pues el sistema fitosociológico será empleado con posterioridad por todos los investigadores sobre el tema. De esta forma, a lo largo de la segunda parte del siglo, los trabajos en el territorio se dirigen hacia una sistematización jerárquica de las comunidades vegetales, de acuerdo con los principios de la Fitosociología (Rivas-Martínez, 1961; Rivas Goday y Mayor, 1966; Prieto, 1971; Losa Quintana et al., 1986; Martínez Parras et al., 1987; Pérez Raya et al., 1990; Molero Mesa, 1999, etc.). Desde los años setenta se empiezan a incorporar de forma habitual al ámbito fitosociológico el principio de Vegetación Potencial Natural (Tüxen, 1956), los postulados sucesionistas y conceptos como catena y tesela (Bolós, 1962; 1963), sigmetum y geosigmetum (Rivas-Martínez, 1976; 1987a; 1987b; 2005a; 2005b), para expresar los fenómenos sucesional y catenal, que dieron lugar a la fitosociología integrada, paisajista o dinámico-catenal.

También dos disciplinas afines, la Bioclimatología y la Biogeografía, con el objeto de crear modelos útiles al desarrollo de la Fitosociología, que explicaban la distribución de especies y comunidades, de las series (*sigmeta*, teselas) e incluso de las geoserias, es decir de las unidades de paisaje que se habían concebido por su contenido biológico (Loidi, 2004).

En el inicio del siglo XXI se consigue recopilar y ordenar sistemáticamente las unidades descritas en todo el territorio español, gracias a los esfuerzos

de Rivas-Martínez et al. (2001; 2002; 2011), al tiempo que se perfeccionan los modelos bioclimatológicos (Rivas-Martínez et al., 2011b) y biogeográficos (Rivas-Martínez et al., 2017), de forma que se consigue alcanzar un amplio nivel de conocimientos y el encaje de un sistema que hace comprensible la estructura, la dinámica temporal y espacial de las comunidades, series y paisajes vegetales, teniendo la capacidad de poder ser utilizado en el manejo y ordenación de espacios naturales. Buenos ejemplos son los trabajos de Molero Mesa et al. (2001), Valle (2004), Valle y Lorite (2004; 2005), Valle et al. (2003) y Salazar y Valle (2005). En Sierra Nevada, la primera aproximación sobre las series de vegetación se debe a Valle (1985) y posteriormente podemos citar a Lorite (2001), Lorite, et al. (1997), El Aallali et al. (1998), Fernández Calzado (2007), Fernández Calzado y Molero Mesa (2011). Por último, las aproximaciones recientes de Molero y Marfil (2015), Molero y Marfil (2017) y Marfil et al. (2017).

Como resultado de estos trabajos en el Espacio Natural de Sierra Nevada se han descrito unas 200 comunidades vegetales (asociaciones) y más de 2.350 especies (Lorite, 2016), biogeográficamente distribuidas en 2 provincias, 5 sectores y 8 distritos (Marfil et al., 2017) en función del escenario climático actual.

En síntesis, la aproximación fitosociológica al conocimiento del paisaje vegetal es lo suficientemente completa para poder ser articulada como herramienta para la gestión del medio natural. No obstante, es difícilmente aplicable, *per se*, si lo que se pretende es establecer un observatorio de seguimiento de biodiversidad y abundancia en comunidades o espacios no seleccionados previamente como asociaciones determinadas, como sucede en el proyecto GLORIA.

La caracterización fitosociológica del territorio es básica para el conocimiento de las comunidades vegetales. Ha sido clave, por ejemplo, para definir la Red Natura 2000 que es red europea de espacios naturales o para el desarrollo de la Directiva Hábitats que es la principal normativa europea de conservación de la biodiversidad. Pero también es un buen punto de partida para establecer redes de seguimiento a largo plazo y a diferentes escalas espaciales para afrontar los nuevos retos de la conservación. En los últimos años han surgido iniciativas como LTER (Long-Term Ecological Research), GLOCHAMORE (Global Change in Mountain Regions) y GTOS (The Global Terrestrial Observing System) con el objetivo de dar una respuesta a fenómenos globales a partir de información generada en puntos distribuidos por todo el planeta. La aportación del Espacio Natural de Sierra Nevada a estas redes globales son el Proyecto GLORIA y el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada (OCGSN).

Tabla 1. Descripción de las parcelas de seguimiento. Entre paréntesis las siglas que las identificarán en la Figura 1.

Comunidad Vegetal	Localidad	Distrito	Intervalo de seguimiento
OCCSN			
Enebral oromediterráneo	Loma de Dílar (LDil); Mulhacén (Mulh)	Cumbres de Sierra Nevada: Territorio Frígido	2008 - 2011
	Almirez (Almi)	Sierra Nevada Este	
	Camarate (Cama)	Cumbres de Sierra Nevada: Territorio de laderas	
Pinar-sabinar oromediterráneo	Matas Verdes (Mver), Dehesilla (Dehe) y Las Sabinas (LSab)	Trevenque	2008 - 2011
Tomillar dolomítico	Alayos de Dílar (Alay)		2010 - 2013
Robledal	San Juan (SJuan), San Jerónimo (SJer), Cáñar (Canar) y Pitres (Pitr)	Cumbres de Sierra Nevada: Territorio de laderas	2008 - 2011
Encinar	Fiñana (Fina) y Paterna (Pater)	Sierra Nevada Este	2008 - 2011
	Laujar (Lauj)	Alpujarreño. Territorio Sierra Nevada Este y Sierra de Gádor	
Albaidal	Rágol (Rag)	Almería Occidental	2010 - 2013
Proyecto GLORIA-Europa			
Pastizal oromediterráneo y crioromediterráneo	TR1: Tosal del Cartujo Los Machos , Pulpito y Cúpula	Cumbres de Sierra Nevada: Territorio Frígido	2001 - 2008 - 2012

En el año 2001, se iniciaron los primeros seguimientos sobre cuatro cumbreras nevadenses en el ámbito del proyecto GLORIA. En 2008, con el Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada, se inicia el seguimiento de las especies vegetales en diferentes niveles de organización. Se realizan seguimientos en zonas bien conservadas de las comunidades vegetales más

Evolución de la diversidad en las comunidades vegetales nevadenses

Tras los primeros seguimientos han quedado evidenciados algunos cambios gracias al análisis global de todos los puntos de seguimiento. Después de los primeros años de seguimiento de las cumbres de GLORIA-Europa se ha constatado una termalización de las cumbres europeas (Gottfried et al., 2012) y el ascenso altitudinal de algunas especies (Pauli et al., 2012) con una clara diferenciación entre las cumbres boreales del norte y las cumbres mediterráneas (Winkler et al., 2016).

Si nos centramos en Sierra Nevada, podemos presentar una visión general de los cambios registrados tras los primeros seguimientos. Para comunidades vegetales los realizados en 2008 y 2010 (excepto tomillares dolomíticos y albaidales que se realizaron en 2010 y 2013). Para proyecto GLORIA los realizados en 2001, 2008 y 2012.

Por el elevado número de localidades y especies se hace una presentación de los datos por comparaciones múltiples y distribución de valores medios de diversidad. Todos los cálculos y representaciones gráficas se han realizado en el entorno R (R Core Team, 2018) y paquetes específicos (Oksanen et al., 2018, Wickham, 2016).

La primera clasificación la presentamos haciendo una agrupación según la composición de especies. El resultado es el clúster de la Figura 2 que agrupa y ordena jerárquicamente los diferentes puntos de muestreo en función de su similitud. Aquellos más similares quedan agregados. Para completar la interpretación se presenta la diversidad media de cada comunidad, expresada como el medio del índice Sahnnon-Wiener (Figura 3) del conjunto de cuadrículas de cada parcela.

Con el primer seguimiento se observa como los puntos del OCGSN se estructuran en 6 grupos claramente diferenciados muy en consonancia con las clasificaciones fitosociológicas.

En encinares y robledales existe una diferenciación condicionada por la orientación. Los robledales de la vertiente sur son muy diferentes a los robledales de la vertiente norte (San Juan y San Jerónimo). Por otro lado, los robledales de la vertiente sur tienen una composición florística muy similar a la de los encinares. Este aspecto redunda en el carácter relicto de los robledales de la vertiente sur y su alto nivel de dependencia del microclima que los mantiene.

Los enebrales quedan encuadrados en un solo grupo con el mayor gradiente en diversidad ya que nos podemos encontrar puntos de baja y alta

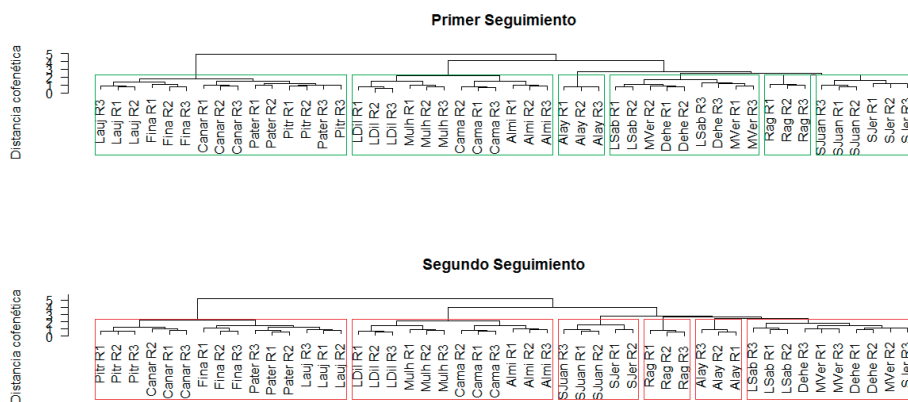


Figura 2. Dendrogramas que agrupa las parcelas en función de su similitud. Se integran los resultados de los dos seguimientos de todas las parcelas de Comunidades Vegetales.

diversidad en poca distancia. Se diferencian dos grupos que coinciden con dos sustratos diferentes. Los de Loma de Dílar y Mulhacén sobre esquistos presentan unos bajos índices de diversidad, escasa cobertura y número de especies frente a los de Camarate y Almiré, que se desarrollan sobre sustratos ultrabásicos con índices de diversidad cercanos a los calculados en las zonas calizo dolomíticas.

Los pinares y sabinars sobre dolomías se presentan como un único grupo. Parece que la presencia del pino silvestre endémico bético (*Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* (H. Christ) Heywood) parece no ser un elemento diferenciador dentro de estas comunidades. En todos los casos nos encontramos con altos niveles de diversidad (Figura 3).

Por último, destacar dos grupos claramente diferenciados para los tomillares dolomíticos y albaidales del sudeste, que al ser localidades únicas no se puede discernir mayores niveles de variabilidad. Los tomillares dolomíticos, aunque sin cambios netos, presentan una alta tasa de variación dentro de cada parcela.

Con el segundo seguimiento la clasificación entre parcelas queda prácticamente igual, excepto en una parcela establecida en el límite entre Distritos que pasa de estar englobada en las de robledal a asemejarse más a las de sabinar sobre dolomías. Durante el inventario se detectan los efectos de un tratamiento silvícola que ha propiciado la predominancia de las



Figura 3. a) Alayos, parcela R3 en 2010, b) la misma parcela en 2013, sin cambios aparentes pero con un elevado nivel de intercambio interno de especies.

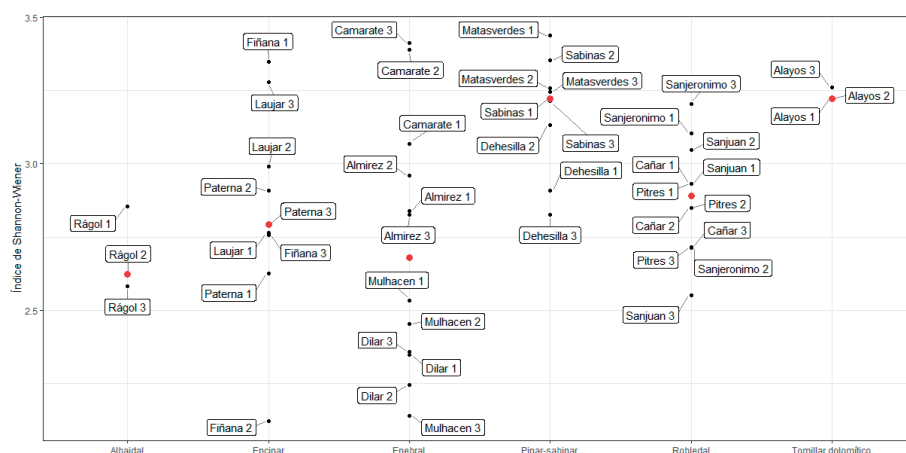


Figura 4. Distribución de las parcelas de seguimiento según sus valores medios de Índice de Shannon-Wiener.

especies del sector Trevenque. Por tanto vemos como estos tipos de metodologías son sensibles a los cambios y el reto es poder diferenciar numéricamente la influencia de cada factor que los ha determinado y no depender de observaciones subjetivas. Es necesario integrar la influencia de la gestión antrópica sobre las comunidades vegetales menos alteradas y aquellas en proceso de naturalización tras los cambios de uso. Con la información generada se obtienen unos valores de referencia con los que se pueda evaluar la efectividad de las acciones de gestión de las grandes extensiones de masas forestales de repoblación que se establecieron en el espacio natural durante la segunda mitad del siglo XX (Figura 4).

Pastizal psicroxerófilo

Por su singularidad, los pastizales de alta montaña son especialmente sensibles al cambio global. El proyecto GLORIA-Europa es una iniciativa a escala intercontinental donde se recogen los datos de seguimiento en un gran número de zonas de montaña (Pauli et al., 2015).

En 2012, en un artículo publicado en *Science*, se expusieron los trabajos de seguimiento de flora en 66 cimas de 17 cordilleras entre 2001 y 2008. Determinaron un ascenso promedio de 2,7 metros en ese intervalo tempo-

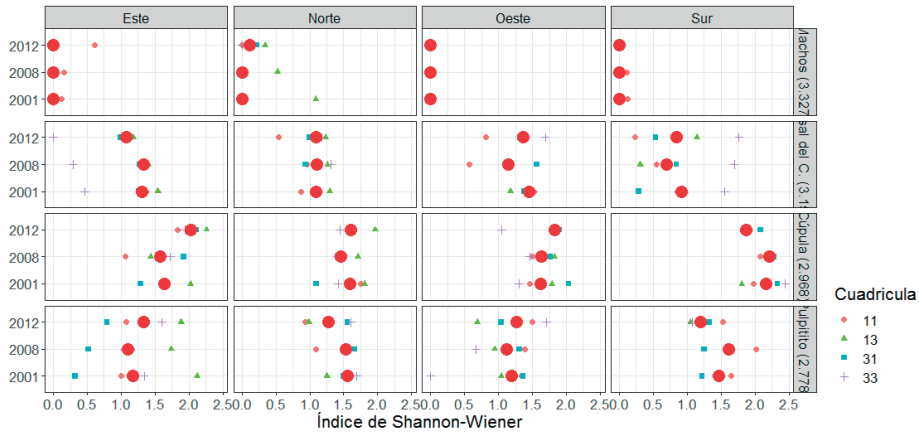


Figura 5. Distribución de los valores de diversidad por cada cuadrícula en cada cumbre de TR1. ES-SNE. El punto rojo identifica el valor medio.



Figura 6. Seguimiento de la composición y cobertura de parcelas de 1m² (Parcelas ES-SNE- proyecto GLORIA, Global Research Initiative in Alpine Environments).

ral, con cambios de cobertura vegetal heterogéneos, diferentes según la región de estudio. Constataron un aumento en las cumbres boreales y una disminución en las mediterráneas, posiblemente relacionado con un cambio de la pluviometría hacia condiciones más xéricas. Eso podría poner en peligro las especies, en muchos casos endémicas, de la flora alpina de alta montaña de las cumbres mediterráneas como *Androsace vitaliana* subsp. *nevadensis*, *Plantago nivalis*, *Artemisia granatensis*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. nevadensis*, *Arenaria nevadensis*, etc. (Figura 5).

En Sierra Nevada las cumbres pertenecientes a la primera Región de Trabajo (TR-1, conocida como ES-SNE) ha mostrado pequeñas variaciones de diversidad que se exponen en la figura 4 entre 2001, 2008 y 2012. Análisis posteriores más minuciosos permitirán conocer variaciones en la composición y diferenciar entre orientaciones. Cada una de ellas la podemos considerar como un escenario diferente. Se observa como la diversidad disminuye con la altura, que las orientaciones Sur y Oeste presentan una mayor variabilidad en los valores frente a las orientaciones Norte y Oeste. Es de destacar los cambios que se están registrando en las cotas superiores ya que se observan procesos de colonización (Figura 6).

Las respuestas poblacionales al cambio global. Factores ambientales, influencia antrópica y gestión

La evolución de las comunidades vegetales dependerá de la evolución de las poblaciones de las especies que la forman. Pero es imposible abordar un seguimiento a gran escala de todas las especies. Aquí se presentan los resultados del seguimiento de dos especies muy singulares del Espacio Natural de Sierra Nevada. Su rareza y necesidad de conservación ha hecho que hayan sido objeto de seguimiento durante un largo periodo de tiempo de su dinámica poblacional y su respuesta frente a sus principales amenazas.

De todos los parámetros estudiados para cada población nos vamos a centrar en el que, para cada especie, mejor refleja la respuesta ante su principal factor de amenaza. Para especies anuales se extrae más información si nos centramos en el estudio en la capacidad reproductora y la distribución espacial. Para las más longevas, la capacidad reproductora tendrá menos influencia y serán más relevantes los trabajos centrados en la estructura poblacional. Como ejemplo sirvan los casos de *Arenaria nevadensis* y *Gentiana lutea* subsp. *lutea*.

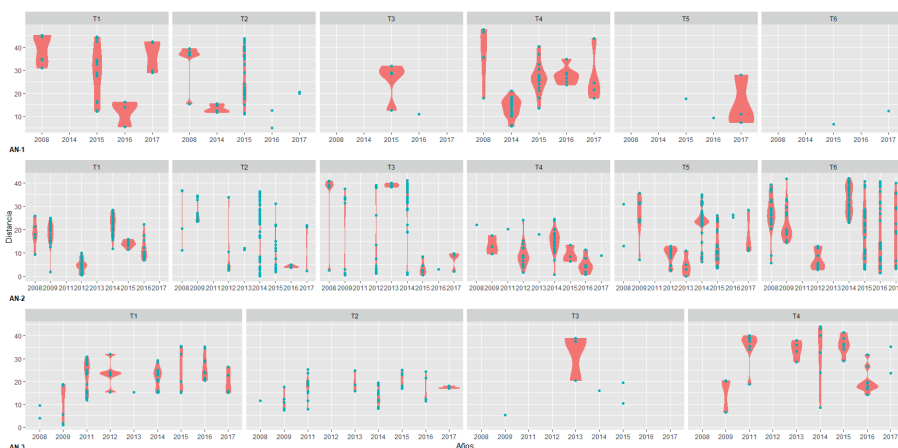


Figura 7. Distribución espacial de individuos de *Arenaria nevadensis* en los transectos para los 3 núcleos principales (2008-2017). Cada punto es la posición de un individuo en el transecto. El ancho de la forma refleja el nivel de concentración de los ejemplares.

Arenaria nevadensis es una especie anual que habita lugares terrosos entre cascajares esquistosos móviles. Entre sus principales amenazas destacan la escasez y fragilidad de hábitat y los cambios en las condiciones climáticas. Se sigue su población desde 2001 y de distribución espacial desde 2008 a través de transectos fijos, siempre que la nieve lo ha permitido. En la figura se representan los resultados de la evolución temporal de la distribución espacial en cada transecto y zona (Figura 7).

Gentiana lutea subsp. *lutea* es un hemicriptófito escaposo. Forma una profunda raíz gruesa de la que surge un tallo corto cubierto por hojas lanceoladas, muy anchas por la base y con nervios prominentes. Del tallo de los ejemplares reproductores surge un largo escapo folioso que culmina en 5 ó 6 verticilos de flores amarillas. Con la polinización, se forma una capsula que al abrir dispersa una media de 70 semillas. Sólo se conoce una población en Sierra Nevada. En las primeras evaluaciones, se consideraba el ramoneo como su principal amenaza, ya que era difícil encontrar un ejemplar con cápsulas maduras.

Los seguimientos de *G. lutea* subsp. *lutea* se han hecho mediante marcaje individual. Se registra anualmente el desarrollo de cada individuo, su capacidad reproductora a través de la cantidad de verticilos de flores, el número

de frutos y se cuantificaron los daños por herbivoría. Se hizo un diseño de muestreo para detectar el efecto de la herbivoría sobre el reclutamiento de nuevos ejemplares en la población. Para ello se excluyeron ejemplares dentro de un vallado en cuatro zonas diferentes. Como contraste, junto a estas, se han delimitado ejemplares en áreas iguales a las valladas libres expuestas al alcance de los herbívoros. Cada zona se corresponde con un tipo de

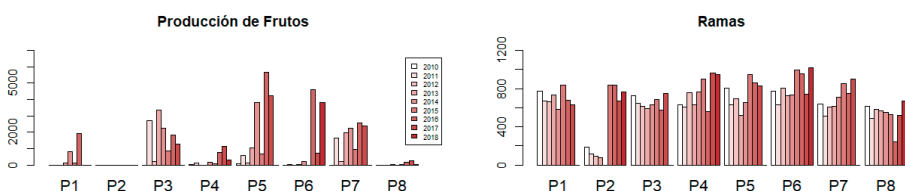


Figura 8. Comparativa de la producción de frutos y ramas (rosetas) entre las ocho parcelas. Con exclusión: P1, P3, P5 y P7. Sin exclusión: el resto.

microhábitat en los que aparece la especie (pastizal, pastizal-enebral, enebreal y pedregal) (Figura 8).

Las parcelas P1 y P2 representan la población de borde de arroyo sobre pastizal edafohigrófilo. Las parcelas P3 y P4 en la transición entre pastizal y piornal. Las parcelas P5 y P6 en un canchal semifijo y las parcelas P7 y P8 dentro del piornal. Las parcelas P1, P3, P5 y P7 están delimitadas por un vallado de exclusión cerrado entre los meses de Mayo a Octubre.

Como se observa en la figura 9, la exclusión ha supuesto un aumento en el número de ejemplares reproductores, de rosetas en cada individuo y un aumento en la capacidad de estos para producir semillas. Aun así, durante estos años no se ha observado un aumento en el número de ejemplares acorde con este aumento en el banco de semillas del suelo. En toda la serie se ha mantenido el tamaño poblacional muy estable con una tasa de crecimiento igual a la unidad. No se han detectado plántulas ni mordandad durante el periodo de seguimiento.



Figura 9. Seguimiento de *Gentiana lutea* subsp. *lutea* por marcaje de individuos o grupos de ellos, separados entre sí más de 20 cm.

Hay que abordar otros aspectos de la biología reproductiva de la especie para poder determinar la causa del estancamiento poblacional ya que la primera medida de gestión, la exclusión de los herbívoros no ha sido una medida eficaz para esta especie.

Conservación ex-situ e in-situ

Juan Lorite¹, Mario Ruiz² y Laura Plaza²

Resumen

Se hace una breve introducción a los conceptos de Conservación *ex situ* e *in situ* y a su aplicación en el ámbito de Sierra Nevada. Para acometer un programa de conservación de flora es necesario establecer prioridades de conservación, que permitan aplicar eficazmente los escasos recursos disponibles. Existen 254 especies vegetales sometidas a distinto grado de amenaza en Sierra Nevada y 103 especies endémicas, de las cuales 69 son además amenazadas. Para proteger estas especies es necesario establecer una serie de medidas en el hábitat (*in situ*), algunas de ellas pasivas, como: protección legal de especies y hábitats o Localización y seguimiento de poblaciones. Otras activas como: vallados de protección o restituciones en el hábitat (reintroducciones, translocaciones, introducciones benignas, etc.). Estas medidas deben de complementarse con medidas fuera del hábitat (*ex situ*) como: conservación en bancos de germoplasma, mantenimiento de colecciones en jardines botánicos, desarrollo y puesta a punto de protocolos de germinación y propagación, etc. Se ofrece una recopilación de las actuaciones en materia de conservación llevadas a cabo con la flora de Sierra Nevada en los últimos 25 años. Podemos concluir que se ha avanzado enormemente en el conocimiento y conservación de la flora, aunque queda mucho por hacer. Para ello es imprescindible un compromiso por parte de la administración para financiar estas actividades, especialmente la investigación en biología de la conservación, una asignatura pendiente en la administración ambiental de Andalucía.

Palabras clave: Conservación, flora amenazada, medidas pasivas, medidas activas, investigación.

1. Departamento de Botánica, Universidad de Granada
2. Red Andaluza de Jardines Botánicos y Micológico, Junta de Andalucía
Autor para correspondencia: jlorite@ugr.es

Introducción

La mayoría de los autores están de acuerdo en que la prioridad es conservar las especies en sus hábitat. Es la única oportunidad de conservar, no solo las especies, sino las relaciones existentes entre ellas (competencia, mutualismo, dependencia, etc.), es lo que se conoce como conservación «*in situ*». Sin embargo, la pérdida de especies y de hábitats es tan acusada, que en muchas ocasiones la conservación fuera del hábitat, o conservación «*ex situ*», es la única opción para garantizar la preservación de una especie a corto plazo. Tanto la conservación *in situ* como la *ex situ*, deben cumplir una serie de requisitos, que llevan aparejados una serie de medidas (ver cuadro 1). Todo ello integrado y coordinado para conseguir el fin último, que es preservar las especies dentro de su hábitat.

Cuadro 1. Convenio sobre la diversidad biológica. Recomendaciones sobre conservación a nivel de especie (Adaptado de Glowka et al. 1994).

Artículo 8: Conservación *in situ*

- d) Promover la protección de ecosistemas, hábitats naturales y mantenimiento de poblaciones viables en sus ambientes naturales.
- f) Rehabilitar y restaurar ecosistemas degradados y promover la recuperación de especies amenazadas a través del desarrollo y puesta en marcha de planes y otras estrategias de manejo.
- h) Evitar la introducción, controlar o erradicar aquellas especies invasoras que amenazan los ecosistemas, hábitats o especies.
- k) Desarrollar o mantener la legislación necesaria y/o otras regulaciones para la protección de especies amenazadas y sus poblaciones.

Artículo 9. Conservación *ex situ*

- a) Adoptar medidas para la conservación *ex situ* de los componentes de la diversidad biológica, preferiblemente en el país de origen de tales componentes.
- b) Establecer y mantener instalaciones para conservación e investigación de plantas, preferiblemente en el país de origen de los recursos genéticos.
- c) Adoptar medidas para recuperar y rehabilitar las especies amenazadas y para su reintroducción dentro de sus hábitats naturales bajo las condiciones apropiadas.
- d) Regular y manejar colecciones de recursos naturales provenientes de hábitats naturales para su conservación *ex situ*, de manera que suponga una amenaza para ecosistemas y poblaciones *in situ* de las especies, excepto donde se requieran medidas especiales de forma temporal, subapartado C (arriba).

Prioridades para la conservación de especies

El primer paso para conservar las especies de un área determinada, es decidir que vamos a conservar, es decir, que prioridades vamos a establecer a la hora de actuar en conservación. Las necesidades son abrumadoras y los recursos para conservación limitados, por lo que no se puede aspirar a conservar todo, asignando todos los recursos necesarios para ello. La primera inclinación es incluir en los listados las especies endémicas o de distribución reducida, ya que son organismos singulares y raros en el conjunto de una flora local o regional. Esta inclinación es probablemente una extensión de la curiosidad humana por las cosas raras (Bañares, 2002).

Sin embargo, las razones por las que una especie presenta un área restringida, no son siempre obvias, como tampoco lo son las consecuencias que a corto plazo puede tener el mantener un reducido tamaño poblacional para una especie, o incluso la desaparición de algunas de sus poblaciones.

Una especie puede ser rara por distintas razones, que no tienen por qué conducir necesariamente a su extinción, por ejemplo una especie puede ser rara porque se haya originado hace relativamente poco tiempo y todavía no haya tenido tiempo de extenderse, porque esté adaptada a unas condiciones ecológicas muy específicas (ej. plantas de roquederos).

Por ello, primero hay que distinguir entre aquellas especies que se han convertido en raras, de aquellas que lo son «por naturaleza». En definitiva hay que hacerse la pregunta de ¿por qué una especie es rara?, se trata de una rareza intrínseca o hay por el contrario un declive, en cuyo caso habrá que profundizar en las causas.

De cara a la conservación se pueden definir una serie de especies que, independientemente de su grado de amenaza, hacen que sea más fácil tomar decisiones de conservación y que estas decisiones sean más eficaces (Noss, 1990):

1) Especies paraguas (*Umbrella species*): Son especies que normalmente no son muy raras, pero que su protección supone automáticamente la protección de otras muchas especies más difíciles de evaluar, identificar o conservar.

2) Especies clave (*Keystone species* o *key species*): Son especies que resultan vitales en el funcionamiento de un ecosistema, por tanto su conservación es prioritaria de cara a la conservación de otras muchas especies.

3) Especies emblemáticas (*flagship species* o *flag species*): Son especies muy conocidas por determinados motivos; son muy atractivas, son emblemas nacionales, o han recibido mucha publicidad por algún motivo. Son

especies que el público en general considera importante conservar y para las cuales están dispuestos a que se invierta dinero público o incluso el propio. Aunque en muchas ocasiones no son las más necesitadas de medidas de conservación, estas especies pueden favorecer la conservación de un ecosistema y por tanto de muchas otras especies.

Concepto de especie amenazada/categorías de amenaza

Podemos definir especie amenazada como: *«Aquella que podría desaparecer en un determinado plazo de tiempo si no cesan las causas que afectan negativamente a sus poblaciones»*. Son numerosas las definiciones, clasificaciones y sistematizaciones de las distintas amenazas que operan sobre los hábitats y las especies, en la tabla 1 hemos recogido la clasificación adoptada por la IUCN (Salafsky et al., 2008).

Desde la década de los 70 del siglo XX, se puso de manifiesto la necesidad de establecer unas categorías para las especies, que reflejaran de la forma más objetiva y realista, su situación real de amenaza. Con la idea de que al evaluar las especies a nivel internacional con los mismos criterios, se pondría de manifiesto cuáles son las áreas naturales con más especies amenazadas a nivel internacional, y sobre las que se deberían centrar los esfuerzos en conservación. Desde hace más de 20 años un organismo internacional con sede en Ginebra; la UICN (IUCN en inglés, Unión Mundial para la Conservación para la Naturaleza), ha perseguido esta finalidad. Para ello, se han ido publicando distintas versiones de las categorías de amenaza, intentando que establecieran criterios basados en multitud de datos (biológicos, de distribución, del hábitat, amenazas, etc.) y por tanto que fueran lo más objetivos posible, a la hora de asignar a una especie un grado de amenaza concreto.

Las categorías y criterios vigentes en la actualidad, fueron aprobadas en 2001 y se siguen utilizando con ligeras modificaciones (IUCN Standards And Petitions Subcommittee, 2014), con la finalidad de:

[...] ser un sistema de fácil comprensión para clasificar especies en alto riesgo de extinción global. El fin general del sistema es brindar una estructura objetiva y explícita para la clasificación de la gama más amplia de especies según su riesgo de extinción.

Las categorías de amenaza para las especies (tanto vegetales como animales) son las que se recogen en la figura 1.

Tabla 1. Listado sistematizado de amenazas sobre la biodiversidad (adaptado de Salafsky et al. 2008)

1. Pérdida/degradación de hábitats (inducida por el hombre)
1.1. Agricultura
1.1.1. Cultivos
1.1.1.1. Cambios en la agricultura
1.1.1.2. Agricultura a pequeña escala
1.1.1.3. Industrias agrícolas
1.1.2. Plantaciones madereras
1.1.2.1. Pequeña escala
1.1.2.2. Gran escala
1.1.3. Plantaciones no-madereras
1.1.3.1. Pequeña escala
1.1.3.2. Gran escala
1.1.4. Ganadería
1.1.4.1. Nómada
1.1.4.2. Extensiva
1.1.4.3. Intensiva (industrial)
1.1.5. Abandono de tierras
1.1.6. Acuicultura marina
1.1.7. Acuicultura de agua dulce
1.2. Manejo del territorio en áreas no agrícolas
1.2.1. Abandono
1.2.2. Cambios en el régimen de manejo
1.3. Actividades extractivas
1.3.1. Minería
1.3.2. Pesca
1.3.2.1. Subsistencia
1.3.2.2. Artesanal/a pequeña escala
1.3.2.3. Industrial/a gran escala
1.3.3. Madera
1.3.3.1. A pequeña escala (subsistencia)
1.3.3.2. Explotación forestal selectiva
1.3.3.3. Tala masiva
1.3.4. Recolección de vegetación no leñosa
1.3.5. Recolección de corales
1.3.6. Extracción de agua
1.4. Desarrollo de infraestructuras
1.4.1. Industria

Tabla 1. (Cont.) Listado sistematizado de amenazas sobre la biodiversidad (adaptado de Salafsky et al. 2008)

1.4.2. Asentamientos humanos
1.4.3. Turismo/recreo
1.4.4. Transporte-terrestre/aéreo
1.4.5. Transporte-marítimo/fluvial
1.4.6. Presas
1.4.7. Telecomunicaciones
1.4.8. Líneas de alta tensión
1.5. Especies exóticas invasoras (con impacto directo en el hábitat)
1.6. Cambios en la dinámica de especies nativas (con impacto directo sobre el hábitat)
1.7. Incendios
2. Especies exóticas invasoras (con impacto directo sobre otras especies)
2.1. Competencia entre especies
2.2. Predación
2.3. Hibridación
2.4. Patógenos/parásitos
3. Recolección
3.1. Alimento
3.1.1. Subsistencia/comercio local
3.1.2. Comercio subnacional/comercio nacional
3.1.3. Comercio internacional
3.2. Fines Medicinales
3.2.1. Subsistencia/comercio local
3.2.2. Comercio subnacional/comercio nacional
3.2.3. Comercio internacional
3.3. Combustible
3.3.1. Subsistencia/comercio local
3.3.2. Comercio subnacional/comercio nacional
3.3.3. Comercio internacional
3.4. Materiales
3.4.1. Subsistencia/comercio local
3.4.2. Comercio subnacional/comercio nacional
3.4.3. Comercio internacional
3.5. Actividades culturales/científicas/ocio
3.5.1. Subsistencia/comercio local
3.5.2. Comercio subnacional/comercio nacional
3.5.3. Comercio internacional

Tabla 1. (Cont.) Listado sistematizado de amenazas sobre la biodiversidad (adaptado de Salafsky et al. 2008)

4. Mortalidad accidental
4.1. Capturas
4.1.1. Por pesca
4.1.1.1. Enganche
4.1.1.2. Redes
4.1.1.3. Enredados
4.1.1.4. Dinamita
4.1.1.5. Envenenados
4.1.2. Terrestre
4.1.2.1. Trampas/lazos/redes
4.1.2.2. Disparo
4.1.2.3. Veneno
4.2. Colisión
4.2.1. Colisión con edificios y torres eléctricas
4.2.2. Colisión con vehículos
5. Persecución
5.1. Control de plagas
6. Contaminación (sobre el hábitat y/o sobre especies)
6.1. Contaminación atmosférica
6.1.1. Calentamiento global/oceánico
6.1.2. Lluvia ácida
6.1.3. Agujero de ozono
6.1.4. humo
6.2. Contaminación terrestre
6.2.1. Agricultura
6.2.2. Doméstica
6.2.3. Comercial/industrial
6.2.5. Contaminación lumínica
6.3. Contaminación acuática
6.3.1. Agricultura
6.3.2. Doméstica
6.3.3. Comercial/industrial
6.3.5. Contaminación térmica
6.3.6. Mareas negras
6.3.7. Aporte de sedimentos

Tabla 1. (Cont.) Listado sistematizado de amenazas sobre la biodiversidad (adaptado de Salafsky et al. 2008)

6.3.8. Aguas residuales
6.3.9. Residuos sólidos
6.3.10. Contaminación acústica
7. Desastres naturales
7.1. Sequía
7.2. Tormentas/inundaciones
7.3. Temperaturas extremas
7.4. Incendios naturales
7.5. Volcanes
7.6. Avalanchas/corrimientos
8. Cambios en la dinámica de especies autóctonas
8.1. Competidores
8.2. Predadores
8.3. Presas (alimentación)
8.4. Hibridación
8.5. Patógenos/parásitos
8.6. Mutualismos
9. Factores intrínsecos
9.1. Dispersión limitada
9.2. Pobre reclutamiento/reproducción/regeneración
9.3. Alta mortalidad de juveniles
9.4. Endogamia
9.5. Baja densidad
9.6. Sex ratio sesgada
9.7. Baja tasa de crecimiento
9.8. Fluctuaciones poblacionales
9.9. Hábitat restringido o específico
10. Perturbaciones de origen humano
10.1. Recreo/turismo
10.2. Investigación
10.3. Guerra/revueltas civiles
10.4. Transporte
10.5. Incendios

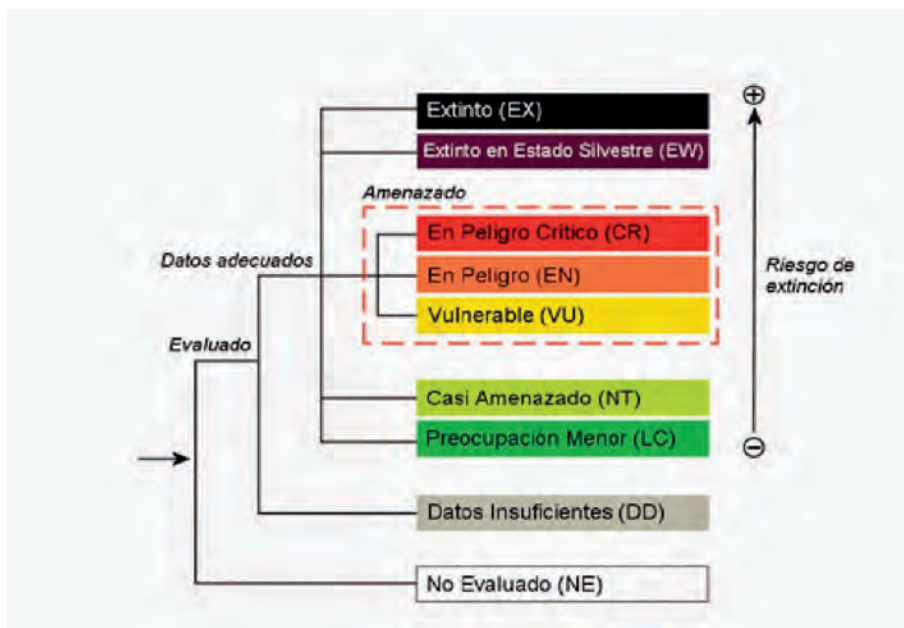


Figura 1. Categorías de amenaza de la UICN (IUCN Standards And Petitions Subcommittee, 2014).

Prioridades para la conservación de la flora en Sierra Nevada

Tenemos 254 especies amenazadas en Sierra Nevada (incluidas las casi amenazadas NT) y 103 especies endémicas, de las cuales 69 cumplen las dos condiciones endémicas y amenazadas (Bañares et al., 2004; Lorite et al., 2007; Lorite, 2016) (ver figura 2 y tabla 2). Cuando hablamos de especies endémicas de una montaña de área reducida como Sierra Nevada, también tienen mucha importancia las especies que comparten con áreas próximas, como es el caso de los endemismos béticos.

Hay además especies que no son endémicas, pero que son raras en toda su área de distribución. También especies que se encuentran al límite de su área de distribución. Todas ellas presentan un alto grado de vulnerabilidad. En el caso de Sierra Nevada tienen una importancia destacada las especies boreoalpinas, especies que están distribuidas en varias montañas europeas, alcanzando en muchos casos zonas boreales como: *Gentiana alpina*

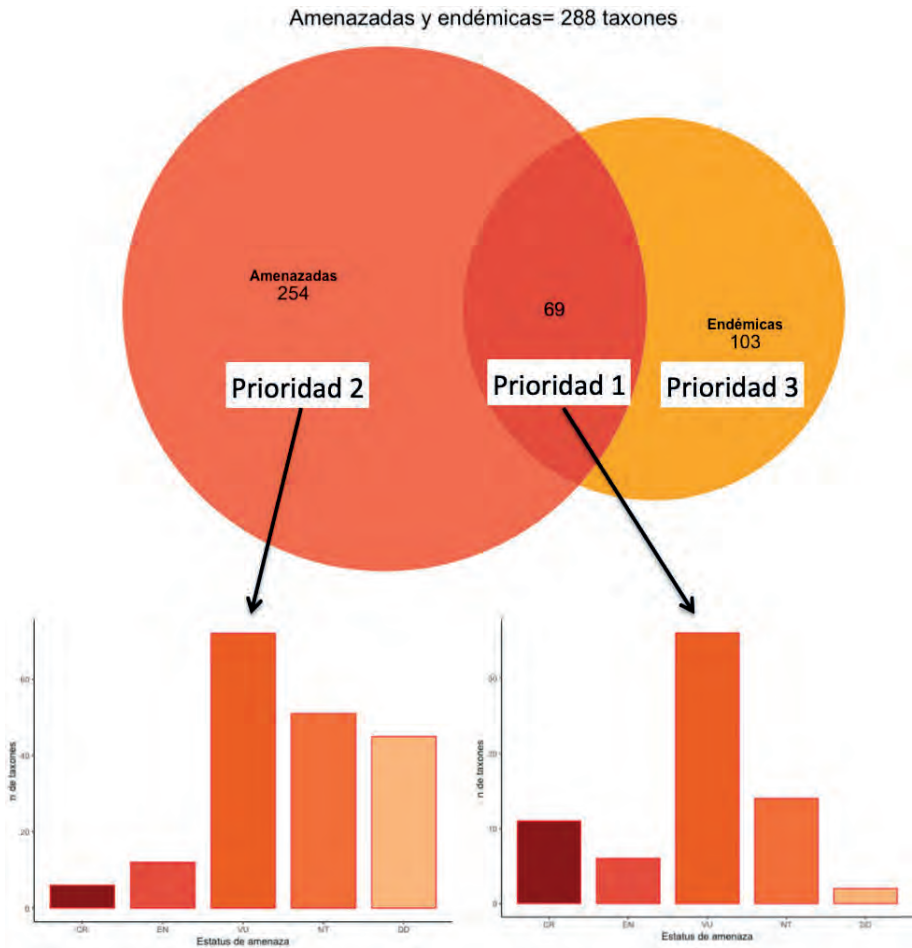


Figura 2. Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. En la parte superior diagramas de euler que muestran el número de especies amenazadas, el número de especies endémicas y el solapamiento de las dos (endémicas-amenazadas). En la parte inferior izda. diagrama de barras que muestra el estatus de conservación de las especies endémicas no amenazadas y en la inferior dcha. el estatus de conservación de las especies amenazadas y endémicas. (CR=en peligro crítico, En=En peligro, Vu=Vulnerable, NT= Casi amenazada, DD=Datos insuficientes).

Tabla 2. Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 1: ENDÉMICAS Y AMENAZADAS										
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸	
<i>Agrostis canina</i> subsp. <i>granatensis</i> Romero García, Blanca & C.Morales	Poaceae	1	VU	RP				1		
<i>Alchemilla fontqueri</i> Rothm.	Rosaceae	1	CR	EN	1		1	1	1	
<i>Alyssum nevadense</i> P.W.Ball & T.R.Dudley	Brassicaceae	1	VU		1		1	1		
<i>Androsace vitaliana</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Chiarugi) Luceño	Primulaceae	1	VU		1		1	1		
<i>Arabis margaritae</i> Talavera	Brassicaceae	1	CR	VU	1	1	1	1	1	
<i>Arenaria nevadensis</i> Boiss. & Reut.	Caryophyllaceae	1	CR	EN	1			1	1	
<i>Armeria filicaulis</i> subsp. <i>nevadensis</i> Nieto Fel., Rosselló & Fuertes	Plumbaginaceae	1	VU		1	1	1	1		
<i>Armeria filicaulis</i> subsp. <i>trevinquana</i> Nieto Fel.	Plumbaginaceae	1	EN		1	1		1		

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 1: ENDÉMICAS Y AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Armeria splendens</i> (Lag. & Rodr.) Webb	<i>Plumbaginaceae</i>	1	VU		1	1	1	1	1
<i>Artemisia alba</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Willk.) Blanca & Morales	<i>Asteraceae</i>	1	EN	VU	1	1	1	1	1
<i>Artemisia granatensis</i> Boiss.	<i>Asteraceae</i>	1	CR	EN	1	1	1	1	1
<i>Avenula levis</i> (Hack.) Holub	<i>Poaceae</i>	1	VU		1	1	1	1	
<i>Centaurea bombycina</i> subsp. <i>xeranthemoides</i> (Lange) Blanca, Cueto & M.C.Quesada	<i>Asteraceae</i>	1	VU		1		1	1	
<i>Centaurea pulvinata</i> (Blanca) Blanca	<i>Asteraceae</i>	1	VU	RP	1	1	1	1	
<i>Centranthus nevadensis</i> Boiss.	<i>Valerianaceae</i>	1	VU		1	1		1	
<i>Chamaespartium undulatum</i> (Em) Talavera & L.Sáez	<i>Fabaceae</i>	1	VU				1	1	

PRIORIDAD 1: ENDÉMICAS Y AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Erigeron frigidus</i> Boiss.	Asteraceae	1	VU	EN	1	1	1	1	1
<i>Erodium astragaloides</i> Boiss. & Reut.	Geraniaceae	1	CR	EN				1	1
<i>Erodium boissieri</i> Coss.	Geraniaceae	1	VU		1		1	1	
<i>Erodium rupicola</i> Boiss.	Geraniaceae	1	VU	EN	1	1	1	1	1
<i>Festuca baetica</i> subsp. <i>moleri</i> Cebolla & Rivas Ponce	Poaceae	1	DD					1	
<i>Festuca clementei</i> Boiss.	Poaceae	1	VU	RP	1		1	1	
<i>Festuca frigida</i> (Hack.) K.Richt.	Poaceae	1	VU	RP	1		1	1	1
<i>Gentiana pneumonanthe</i> subsp. <i>depressa</i> (Boiss.) Malag.	Gentianaceae	1	VU		1		1	1	
<i>Gentiana sierrae</i> Briq.	Gentianaceae	1	VU	RP	1		1	1	1
<i>Helianthemum appeninum</i> subsp. <i>estevei</i> (Peinado & Mart. Parras) G.López	Cistaceae	1	VU		1	1		1	
<i>Helianthemum pannosum</i> Boiss.	Cistaceae	1	VU		1	1		1	
<i>Hippocrepis nevadensis</i> (Hrabrová) Talavera & E.Domínguez	Fabaceae	1	VU			1	1	1	
<i>Hippocrepis prostrata</i> Boiss.	Fabaceae	1	CR	VU	1	1	1	1	1

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 1: ENDÉMICAS Y AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Iberis carnosa</i> subsp. <i>embergeri</i> (Serve) Moreno	Brassicaceae	1	EN	VU	1	1	1	1	1
<i>Koeleria dasycphylla</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Hack.) Quintanar & Romero García	Poaceae	1	DD		1			1	
<i>Laserpitium latifolium</i> subsp. <i>nevadense</i> Mart.-Lirola, Molero Mesa & Blanca	Apiaceae	1	CR	EN	1		1	1	1
<i>Laserpitium longiradium</i> Boiss.	Apiaceae	1	CR	EN	1			1	1
<i>Linaria glacialis</i> Boiss.	Veronicaceae	1	VU	VU	1	1	1	1	1
<i>Moehringia fontqueri</i> Pau	Caryophyllaceae	1	EN	EN	1	1		1	1
<i>Narcissus nevadensis</i> Pugsley	Amaryllidaceae	1	CR	EN	1	1	1	1	1
<i>Nevadensia purpurea</i> (Lag. & Rodr.) Rivas Mart.	Brassicaceae	1	VU		1		1	1	1
<i>Odontites viscosus</i> subsp. <i>granatensis</i> (Boiss.) Bolliger	Orbanchaceae	1	CR	EN	1		1	1	1

PRIORIDAD 1: ENDÉMICAS Y AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_con ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Pedicularis comosa</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Pau) A.M.Romo	Orobanchaceae	1	VU		1			1	
<i>Pedicularis verticillata</i> subsp. <i>caespitosa</i> (Webb) I.Soriano	Orobanchaceae	1	VU		1			1	
<i>Phleum brachystachyum</i> subsp. <i>abbreviatum</i> (Boiss.) Gamisans, Romero García & C.Morales	Poaceae	1	VU		1		1	1	1
<i>Pimpinella procumbens</i> (Boiss.) H.Wolff.	Apiaceae	1	VU		1		1	1	
<i>Pinguicula nevadensis</i> (H. Lindb.) Casper	Lentibulariaceae	1	VU	VU	1		1	1	1
<i>Pinus sylvestris</i> subsp. <i>nevadensis</i> (H.Christ) Heywood	Pinaceae	1	EN				1	1	
<i>Primula elatior</i> subsp. <i>lofthousei</i> (H. Harrison) W.W.Sm. & Fletcher	Primulaceae	1	VU	RP	1		1	1	1
<i>Ranunculus granatensis</i>	Resedaceae	1	VU		1		1	1	
<i>Rothmaleria granatensis</i> (Boiss.) Font Quer	Asteraceae	1	VU	RP			1	1	

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 1: ENDÉMICAS Y AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Salix hastata</i> subsp. <i>sierranevadae</i> Rech.f.	Salicaceae	1	CR	EN		1	1	1	1
<i>Sarcocapnos speciosa</i> Boiss.	Fumariaceae	1	VU	EN	1	1		1	1
<i>Scilla odorata</i> Link	Asteraceae	1	VU	RP				1	
<i>Senecio nevadensis</i> Boiss. & Reut.	Asteraceae	1	VU	RP	1	1	1	1	1
<i>Tephrosieris elodes</i> (Boiss.) Holub	Asteraceae	1	EN	EN	1	1	1	1	1
<i>Thlaspi nevadense</i> Boiss. & Reut.	Brassicaceae	1	VU		1	1	1	1	
<i>Trisetum glaciale</i> (Bory) Boiss.	Poaceae	1	VU		1		1	1	
PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
<i>Aconitum burnatii</i> Gáyer	Ranunculaceae	0	VU	RP	1		1	1	
<i>Adonis vernalis</i> L.	Ranunculaceae	0	VU				1	1	
<i>Alchemilla straminea</i> Buser	Rosaceae	0	DD				1	1	
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	Alliaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Andryala agardhii</i> DC.	Asteraceae	0	VU		1	1	1	1	1

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	Asteraceae	0	VU		1		1	1	
<i>Aquilegia vulgaris</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Boiss. & Reut.) T.E.Díaz	Ranunculaceae	0	VU		1	1	1	1	1
<i>Arceuthobium oxycedri</i> (DC.) M.Bieb.	Viscaceae	0	VU		1			1	
<i>Arenaria tetraquetra</i> subsp. <i>murica</i> (Font Quer) Favarger & Nieto Fel.	Caryophyllaceae	0	DD		1			1	
<i>Artemisia chamaemelifolia</i> Vill.	Asteraceae	0	DD		1		1	1	
<i>Artemisia umbelliformis</i> Lam.	Asteraceae	0	EN	VU	1	1	1	1	1
<i>Astragalus longidentatus</i> Chater	Fabaceae	0	DD		1			1	
<i>Athamanta vayredana</i> (Font Quer) C.Pardo	Apiaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Betula pendula</i> subsp. <i>fontqueri</i> (Rothm.) G.Moreno & Peinado	Betulaceae	0	EN	VU	1	1	1	1	1
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Swartz.	Botrychiaceae	0	VU					1	1
<i>Carex capillaris</i> L.	Cyperaceae	0	DD					1	
<i>Carex demissa</i> Hornem.	Cyperaceae	0	DD					1	
<i>Carex hirta</i> L.	Cyperaceae	0	DD					1	
<i>Centaurea boissieri</i> subsp. <i>funkii</i> (Willk.) Dostál	Asteraceae	0	VU		1			1	
<i>Centaurea gadorensis</i> Blanca	Asteraceae	0	VU	VU	1	1	1	1	1

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Centaurea monticola</i> Boiss.	Asteraceae	0	VU	RP	1		1	1	
<i>Centaurea nevadensis</i> Boiss. & Reut.	Asteraceae	0	VU	VU	1	1	1	1	1
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Ceratophyllaceae	0	DD					1	
<i>Chaenorrhinum grandiflorum</i> (Coss.) Willk.	Veronicaceae	0	DD		1			1	
<i>Cistanche phelypaea</i> (L.) Cout.	Orobanchaceae	0	DD		1			1	
<i>Convolvulus boissieri</i> Steud.	Convolvulaceae	0	DD		1		1	1	
<i>Coris hispanica</i> Lange	Primulaceae	0	VU		1			1	
<i>Cynara baetica</i> (Spreng.) Pau	Asteraceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Delphinium emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (G.Kunze) C.Blanche & Molero	Ranunculaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Draba dubia</i> subsp. <i>laevipes</i> (DC.) Braun-Blanq.	Brassicaceae	0	VU		1	1		1	
<i>Draba lutescens</i> Coss.	Brassicaceae	0	VU		1	1		1	
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	Droseraceae	0	DD					1	

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Dryopteris affinis</i> (Lowe) Fraser-Jenk. subsp. <i>affinis</i>	Aspidiaceae	0	VU				1	1	
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	Aspidiaceae	0	VU					1	
<i>Dryopteris submontana</i> (Fraser-Jenk. & Jermy) Fraser-Jenk.	Aspidiaceae	0	VU		1	1	1	1	1
<i>Dryopteris thyrena</i> Fraser-Jenk. & Reichst.	Aspidiaceae	0	CR	EN	1	1	1	1	1
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (Hartm.) O.Schwarz	Cyperaceae	0	VU		1			1	
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	Onagraceae	0	EN		1			1	1
<i>Epilobium atlanticum</i> Litard. & Maire	Onagraceae	0	DD					1	
<i>Epipactis microphylla</i> (Ehrt.) Sw.	Orchidaceae	0	DD		1			1	
<i>Erodium daucoides</i> Boiss.	Geraniaceae	0	VU		1		1	1	1
<i>Erysimum myriophyllum</i> Lange	Brassicaceae	0	VU		1		1	1	
<i>Euzomodendron bourgaeum</i> Coss.	Brassicaceae	0	VU	VU	1	1		1	1
<i>Festuca baetica</i> (Hack.) K.Richt. subsp. <i>baetica</i>	Poaceae	0	DD					1	
<i>Festuca nevadensis</i> (Hack.) K.Richt.	Poaceae	0	DD					1	
<i>Forsskaalea tenacissima</i> L.	Urticaceae	0	VU		1			1	
<i>Frangula alnus</i> Mill.	Rosaceae	0	DD		1	1		1	
<i>Galium ephedroides</i> Willk.	Rubiaceae	0	VU		1		1	1	

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Galium moralesianum</i> Ortega Oliv. & Devesa	Rubiaceae	0	DD					1	
<i>Galium pruinatum</i> Boiss.	Rubiaceae	0	DD			1	1	1	
<i>Genista longipes</i> subsp. <i>viciosoi</i> Talavera & Cabezudo	Fabaceae	0	VU		1			1	
<i>Gentiana alpina</i> Vill.	Gentianaceae	0	VU		1			1	1
<i>Gentiana boryi</i> Boiss.	Gentianaceae	0	VU	RP			1	1	
<i>Gentiana lutea</i> L.	Gentianaceae	0	CR		1			1	
<i>Gentiana tenella</i> (Rottb.) Börner	Gentianaceae	0	DD					1	1
<i>Geranium cataractarum</i> Coss.	Geraniaceae	0	VU		1			1	
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	Orchidaceae	0	VU		1			1	
<i>Haplophyllum linifolium</i> (L.) G.Don	Rutaceae	0	DD		1	1		1	
<i>Haplophyllum rosmarinifolium</i> (Pers.) G.Don	Rutaceae	0	DD		1	1		1	
<i>Hedysarum boveanum</i> subsp. <i>costaetalensis</i> (López Bernal, S.Ríos, Alcaraz & D.Rivera) Valdés	Fabaceae	0	DD		1		1	1	

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Helianthemum raynaudii</i> Ortega Oliv., Romero García & C.Morales	Cistaceae	0	EN	RP	1	1		1	
<i>Helictotrichon sarracenorum</i> (Gand.) Holub	Poaceae	0	VU					1	
<i>Hieracium baeticum</i> Arv.-Touv. & É.Rev.	Asteraceae	0	VU					1	
<i>Hippocrepis eriocarpa</i> (Boiss.) Boiss.	Fabaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Hohenackeria excapa</i> Grande	Apiaceae	0	VU		1			1	
<i>Hypochaeris radicata</i> subsp. <i>platylepis</i> (Boiss.) Jahand. & Maire	Asteraceae	0	DD					1	
<i>Iberis grosii</i> Pau	Brassicaceae	0	VU				1	1	
<i>Ilex aquifolium</i> L.	Aquifoliaceae	0	VU	RP	1	1	1	1	
<i>Isoetes velatum</i> A.Braun subsp. <i>velatum</i>	Isoetaceae	0	DD					1	
<i>Kernera boissieri</i> Reut.	Brassicaceae	0	VU		1		1	1	1
<i>Knautia nevadensis</i> (Szabó) Szabó	Dipsacaceae	0	VU		1		1	1	1
<i>Lactuca singularis</i> Wilmott	Asteraceae	0	VU					1	
<i>Lavatera oblongifolia</i> Boiss.	Malvaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Linaria oligantha</i> Lange	Veronicaceae	0	VU		1			1	
<i>Lonicera biflora</i> Desf.	Caprifoliaceae	0	DD		1			1	
<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill.	Rosaceae	0	DD		1		1	1	

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Murbeckiella boryi</i> (Boiss.) Rothm.	Brassicaceae	0	DD		1			1	
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	Orchidaceae	0	EN	VU	1			1	1
<i>Nepeta hispanica</i> Boiss. & Reut.	Lamiaceae	0	DD		1	1		1	
<i>Ononis cristata</i> Mill.	Fabaceae	0	VU		1		1	1	
<i>Ononis rotundifolia</i> L.	Fabaceae	0	VU		1	1	1	1	1
<i>Onosma tricrosperma</i> subsp. <i>granatensis</i> (Debeaux & Hervier) P.W.Ball	Boraginaceae	0	DD		1		1	1	
<i>Ophioglossum lusitanicum</i> L.	Ophioglossaceae	0	DD					1	
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	Ophioglossaceae	0	CR					1	
<i>Ophrys atlantica</i> Munby	Orchidaceae	0	DD	VU				1	1
<i>Orobanche alba</i> Willd.	Orobanchaceae	0	DD					1	
<i>Orobanche haenseleri</i> Reut.	Orobanchaceae	0	DD		1			1	
<i>Orobanche purpurea</i> Jacq.	Orobanchaceae	0	DD					1	

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Papaver lapeyrouisianum</i> Guterm.	Papaveraceae	0	EN	EN	1	1	1	1	1
<i>Phyteuma charmelii</i> Vill.	Campanulaceae	0	VU		1			1	
<i>Pimpinella espanensis</i> M.Hiroe	Apiaceae	0	VU					1	
<i>Pinguicula grandiflora</i> Lam.	Lentibulariaceae	0	VU		1			1	
<i>Polychnum arvense</i> L.	Caryophyllaceae	0	DD					1	
<i>Potamogeton coloratus</i> Hornem.	Potamogetonaceae	0	DD					1	
<i>Potentilla hispanica</i> Zimmerer	Rosaceae	0	VU		1		1	1	
<i>Prangos trifida</i> (Mill.) Hernst. & Heyn	Apiaceae	0	VU		1		1	1	
<i>Prunus ramburii</i> Boiss.	Rosaceae	0	VU		1	1	1	1	1
<i>Ranunculus bupleuroides</i> subsp. <i>cherubicus</i> J.A.Sánchez Rodr., M.J.Elias & M.A.Martín	Ranunculaceae	0	DD		1		1	1	
<i>Ranunculus glacialis</i> L.	Ranunculaceae	0	EN		1		1	1	
<i>Rhamnus catharticus</i> L.	Rhamnaceae	0	EN	VU	1		1	1	1
<i>Ribes alpinum</i> L.	Grossulariaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Ribes uva-crispa</i> L.	Grossulariaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Rorippa pyrenaica</i> (Lam.) Rchb.	Brassicaceae	0	VU		1	1		1	
<i>Salix caprea</i> L.	Salicaceae	0	EN	RP		1	1	1	
<i>Salsola papillosa</i> Willk.	Chenopodiaceae	0	VU	RP	1			1	

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Salvia candelabrum</i> Boiss.	Lamiaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Santolina elegans</i> Boiss.	Asteraceae	0	VU	RP	1	1	1	1	1
<i>Saxifraga bitemata</i> Boiss.	Saxifragaceae	0	VU		1			1	
<i>Saxifraga trabutiana</i> Engl. & Irmsch.	Saxifragaceae	0	VU		1			1	
<i>Scorzoneroïdes pyrenaica</i> (Gouan) Holub	Asteraceae	0	DD					1	
<i>Scutellaria alpina</i> L.	Lamiaceae	0	DD			1	1	1	
<i>Sempervivum tectorum</i> L.	Crassulaceae	0	EN		1		1	1	
<i>Senecio flavus</i> (Decne) Sch.Bip.	Asteraceae	0	VU		1			1	
<i>Senecio quinqueradiatus</i> Boiss.	Asteraceae	0	VU		1	1	1	1	1
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	Rosaceae	0	EN		1		1	1	
<i>Sisymbrium runcinatum</i> DC.	Brassicaceae	0	DD		1		1	1	
<i>Sorbus hybrida</i> L.	Rosaceae	0	CR	RP	1	1		1	1
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	Sparganiaceae	0	CR	VU				1	1

PRIORIDAD 2: AMENAZADAS NO ENDÉMICAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Sternbergia colchiciflora</i> Waldst. & Kit.	Amaryllidaceae	0	DD					1	
<i>Stipa filabrensis</i> H.Scholz, Sonnentag & FM.Vázquez	Poaceae	0	DD					1	
<i>Taxus baccata</i> L.	Taxaceae	0	VU	RP	1	1	1	1	1
<i>Teucrium bicoloreum</i> Pau	Lamiaceae	0	VU		1			1	
<i>Teucrium oxylepis</i> Font Quer	Lamiaceae	0	CR		1	1	1	1	
<i>Thalictrum alpinum</i> L.	Ranunculaceae	0	VU				1	1	
<i>Thalictrum speciosissimum</i> subsp. <i>albini</i> (Pau) P.Monts.	Ranunculaceae	0	DD					1	
<i>Thymus pulegioides</i> L.	Lamiaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Trisetum antoni-josephii</i> Font Quer & Muñoz Med.	Poaceae	0	EN	VU	1		1	1	1
<i>Valeriana apula</i> Pourr.	Valerianaceae	0	VU		1		1	1	
<i>Viburnum lantana</i> L.	Adoxaceae	0	VU		1	1	1	1	
<i>Vicia pyrenaica</i> Pourr.	Fabaceae	0	VU		1	1		1	
<i>Viola biflora</i> L.	Violaceae	0	DD	ex				1	
<i>Zannichellia contorta</i> (Desf.) Chamisso & Schlescht.	Zannichelliaceae	0	VU					1	
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Zannichelliaceae	0	VU					1	
<i>Zannichellia peltata</i> Bertol.	Zannichelliaceae	0	VU					1	

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 3: ENDÉMICAS NO AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Agrostis nevadensis</i> Boiss.	Poaceae	1	No_Th		1				
<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>pseudourundana</i> H.Lindb.	Fabaceae	1	No_Th				1		
<i>Arenaria pungens</i> Clemente ex Lag. subsp. <i>pungens</i>	Caryophyllaceae	1	No_Th		1		1		
<i>Arenaria tetraquetra</i> subsp. <i>amabilis</i> (Bory) H.Lindb.	Caryophyllaceae	1	No_Th		1		1		
<i>Artemisia</i> × <i>fragoana</i> Font Quer (= <i>A. granatensis</i> × <i>A. umbelliformis</i>)	Asteraceae	1	No_Th						
<i>Biscutella glacialis</i> (Boiss. & Reut.) Jord.	Brassicaceae	1	No_Th		1		1		
<i>Campanula rotundifolia</i> subsp. <i>willkommii</i> (Vitasek.) Blanca	Campanulaceae	1	No_Th						
<i>Cerastium alpinum</i> subsp. <i>aquaticum</i> (Boiss.) Mart.Parras & Molero Mesa	Caryophyllaceae	1	No_Th				1		
<i>Cerastium alpinum</i> subsp. <i>nevadense</i> (Pau) Mart.Parras & Molero Mesa	Caryophyllaceae	1	No_Th						

PRIORIDAD 3: ENDÉMICAS NO AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est._cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Chaenorrhinum glareosum</i> (Boiss.) Willk.	Veronicaceae	1	No_Th		1		1		1
<i>Cirsium</i> × <i>nevadense</i> Willk. (= <i>C.</i> <i>pyrenaicum</i> × <i>C. acaule</i> subsp. <i>gregarium</i>)	Asteraceae	1	No_Th						
<i>Draba hispanica</i> subsp. <i>laderoi</i> Rivas Mart., M.E.García & Penas	Brassicaceae	1	No_Th		1		1		
<i>Erysimum baeticum</i> (Heywood) Polatschek	Brassicaceae	1	No_Th		1				
<i>Erysimum nevadense</i> Reut.	Brassicaceae	1	No_Th		1				
<i>Festuca pseudeskia</i> Boiss.	Poaceae	1	No_Th		1		1		
<i>Genista versicolor</i> Boiss.	Fabaceae	1	No_Th				1		
<i>Jasione amethystina</i> Lag. & Rodr.	Campanulaceae	1	No_Th				1		
<i>Lepidium stylatum</i> Lag. & Rodr.	Brassicaceae	1	No_Th				1		
<i>Leucanthemopsis pectinata</i> (L.) G.López & C.E.Jarvis	Asteraceae	1	No_Th		1				
<i>Linaria aeruginea</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Boiss.) Malag.	Veronicaceae	1	No_Th		1				
<i>Lomelosia pulsatilloides</i> (Boiss.) Greuter & Burdet	Dipsacaceae	1	No_Th						
<i>Nepeta</i> × <i>boissieri</i> Willk. (= <i>N.</i> <i>nepetella</i> subsp. <i>laciniata</i> × <i>N.</i> <i>granatensis</i>)	Lamiaceae	1	No_Th						
<i>Nepeta nepetella</i> subsp. <i>laciniata</i> (Willk.) Aedo	Lamiaceae	1	No_Th				1		
<i>Plantago nivalis</i> Boiss.	Plantaginaceae	1	No_Th				1		

Tabla 2. (Cont.) Especies amenazadas y endémicas de Sierra Nevada. ¹Endémica (o subendémica) de Sierra Nevada. ²Estatus de conservación: CR=En Peligro Crítico, EN=En Peligro, VU=Vulnerable, NT=Casi amenazada, No-Th=No amenazada. ³Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. ⁴Conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz. ⁵Experiencias de propagación *ex situ*. ⁶Presencia de colecciones en jardines botánicos. ⁷ Localización y seguimiento de poblaciones. ⁸Otras actuaciones in situ (Vallados, refuerzos, reintroducciones, etc.).

PRIORIDAD 3: ENDÉMICAS NO AMENAZADAS									
Taxon	Familia	End. ¹	Est_cons ²	Decreto 23/2012 ³	Conserv. Germ. ⁴	Exp. Prop. ⁵	Jard. Bot. ⁶	Loc.- Seg. ⁷	Otras act. in situ ⁸
<i>Potentilla nevadensis</i> Boiss.	Rosaceae	1	No_Th		1		1		
<i>Sagina saginoides</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Boiss. & Reut.) Greuter & Burdet	Caryophyllaceae	1	No_Th		1				
<i>Scorzoneroideis nevadensis</i> (Lange) Greuter	Asteraceae	1	No_Th						
<i>Sempervivum minutum</i> (Willk.) Pau	Crassulaceae	1	No_Th		1		1		
<i>Sideritis glacialis</i> Pau	Lamiaceae	1	No_Th				1		
<i>Tanacetum funkii</i> Willk.	Asteraceae	1	No_Th	EX					
<i>Taraxacum nevadense</i> H.Lindb.f.	Asteraceae	1	No_Th				1		
<i>Thymus x pseudogranatensis</i> Vizoso, FBNavarro & Lorite (= <i>Th. granatensis</i> subsp. <i>granatensis</i> x <i>Th. zygis</i> subsp. <i>gracilis</i>)	Lamiaceae	1	No_Th						
<i>Thymus serpyllifolius</i> Bory subsp. <i>serpyllifolius</i>	Lamiaceae	1	No_Th				1		
<i>Vaccinium uliginosum</i> subsp. <i>nanum</i> (Boiss.) Rivas Mart., Asensi, Molero Mesa & F.Valle	Ericaceae	1	No_Th						

Vill., *Ranunculus glacialis* L., *Saxifraga oppositifolia* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Thalictrum alpinum* L. o *Valeriana apula* Pourr., entre otras.

A la hora de establecer prioridades de conservación basadas en el área de distribución (figura 2), la principal prioridad deben ser las especies endémicas de área restringida, cuya responsabilidad de conservación es local e intransferible. Si en Sierra Nevada no se garantiza su conservación, estarán amenazadas en la totalidad de su área de distribución. En segundo lugar irían el resto de especies amenazadas no endémicas (prioridad 2), y por último las especies endémicas no amenazadas (prioridad 3). Estas últimas especies no cumplen los requisitos para estar amenazadas, pero su área de distribución restringida es en sí misma un riesgo para la especie. Es recomendable mantener un control y seguimiento periódico de ellas.

Otro criterio para establecer prioridades de conservación puede ser su mayor o menor grado de amenaza. En este sentido, una buena aproximación podría ser su categoría de amenaza, en este caso la prioridad se establecería en el siguiente orden: En peligro crítico (CR), En peligro (EN), Vulnerables (VU), Datos insuficientes (DD) y Casi amenazadas (NT).

Como se desprende de la figura 2 y de la tabla 2, las necesidades de conservación son ingentes. Destacamos como máxima prioridad, las especies endémicas y en peligro crítico de extinción (11 táxones): *Alchemilla fontqueri* Rothm., *Arabis margaritae* Talavera, *Arenaria nevadensis* Boiss. y Reut., *Artemisia granatensis* Boiss., *Erodium astragaloides* Boiss. y Reut., *Hippocrepis prostrata* Boiss., *Laserpitium latifolium* subsp. *nevadense* Mart.-Lirola, Molero Mesa y Blanca, *Laserpitium longiradium* Boiss., *Narcissus nevadensis* Pugsley, *Odontites viscosus* subsp. *granatensis* (Boiss.) Bolliger, *Salix hastata* subsp. *sierrane-nevadae* Rech.f.

Conservación in-situ

MEDIDAS PASIVAS

MEDIDAS LEGISLATIVAS. PROTECCIÓN LEGAL DE LAS ESPECIES Y LOS HÁBITATS

Una vez identificadas las necesidades de conservación, deben establecerse medidas legales para, como primer paso, proteger a las especies y los hábitats que ocupan (Primack, 2012), para ello se han establecido distintas leyes y acuerdos internacionales que protegen legalmente a las especies a nivel internacional, nacional y local. En el caso de Sierra Nevada, todos ellos

se han ido incorporado en la normativa más reciente. En este sentido hay que destacar la Ley 8/2003 de flora y fauna silvestres, apoyada por la normativa nacional (*Ley 42/2007 de Patrimonio Natural y de la Biodiversidad*) e internacional (*Directiva 92/43/CEE relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres*). Dicha normativa autonómica recoge la necesidad de establecer unos Planes de Conservación y Recuperación para aquellas especies que han sido incluidas en las categorías de en peligro de extinción (EN) y vulnerables (VU) en el Catálogo Andalúz de Especies Amenazadas vigente (*Decreto 23/2012 por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats*) (ver tabla 2). Esta normativa se ha visto reflejada en los planes de recuperación y conservación aprobados hasta el momento por la Junta de Andalucía, en el caso de Sierra Nevada destacamos el Plan de recuperación y conservación de flora de Altas Cumbres y el Plan de recuperación y conservación de Helechos.

El Plan de Altas cumbres recoge 56 especies, de las cuales 25 están presentes en Sierra Nevada: *Alchemilla fontqueri* Rothm., *Arenaria nevadensis* Boiss. & Reut., *Artemisia alba* subsp. *nevadensis* (Willk.) Blanca & Morales Torres, *Artemisia granatensis* Boiss., *Artemisia umbelliformis* Lam., *Betula pendula* subsp. *fontqueri* (Rothm.) G. Moreno & Peinado, *Centaurea gadorensis* Blanca, *Erigeron frigidus* Boiss., *Erodium astragaloides* Boiss. y Reut., *Erodium rupicola* Boiss., *Hippocrepis prostrata* Boiss., *Iberis carnosa* subsp. *embergeri* (Serve) Moreno, *Laserpitium longiradium* Boiss., *Linaria glacialis* Boiss., *Narcissus nevadensis* Pugsley, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Odontites viscosus* subsp. *granatensis* (Boiss.) Bolliger (*Odontites granatensis* Boiss.), *Papaver lapeyrouisianum* Guterm., *Pinguicula nevadensis* (Lindb.) Casper, *Rhamnus catharticus* L., *Salix hastata* L., *Sparganium angustifolium* Michx., *Tanacetum funkii* ex Willk. Sch. Bip. ex Willk., *Tephrosia elodes* Boiss. (Holub) y *Trisetum antonii-josephii* Font Quer y Muñoz Med. El Plan de Recuperación y Conservación de Helechos cuenta con 14 especies, y tan solo una de ellas, *Dryopteris tyrrhena* Fraser-Jenk. y Reichst. en Sierra Nevada.

Para la conservación de las especies resulta fundamental la protección de los hábitats que ocupan, mediante alguna de las figuras de protección de espacios naturales que recoge la normativa nacional e internacional (Blanca et al., 1998; Bañares et al., 2004). En el caso de Sierra Nevada confluyen las figuras de Parque Nacional, Parque Natural, Zona de Especial Conservación (ZEC) y Reserva de la Biosfera. De esta manera, el hábitat ocupado por todas las especies se encuentra bajo el paraguas de alguna de las figuras de protección.

LOCALIZACIÓN, CARACTERIZACIÓN Y SEGUIMIENTO DE POBLACIONES

Para conocer el estado real de las especies, uno de los trabajos prioritarios en los programas específicos de conservación de flora, es el levantamiento de información y el seguimiento de las especies vegetales, sobre todo de las más amenazadas. La toma de datos periódica y su análisis determinarán cambios en el tamaño poblacional, en el área de ocupación etc. (Holland et al., 2012). La toma de datos en campo y el registro de esa información (estado de conservación, número de ejemplares, hábitat y vegetación, amenazas y fenología entre otras, así como un histórico de las visitas de seguimiento, actuaciones y colectas), permite contar con el conocimiento necesario para establecer criterios válidos para la gestión de las especies de flora amenazada y de interés, así como de los espacios donde habitan. Además, dicho conocimiento, es imprescindible en la toma de decisiones sobre las actuaciones a realizar en el medio natural, tanto destinadas directamente a la conservación de las mismas, como destinadas a evitar daños producidos por otras (tratamientos selvícolas, mantenimiento de caminos, etc.).

En Andalucía, la Consejería competente en la materia cuenta con la aplicación FAME-web que es una herramienta informática on-line integrada por una base de datos y una cartografía de detalle, que recoge toda la información acerca de la localización y seguimiento de la flora rara, endémica y amenazada de Andalucía, convirtiéndose así en una eficaz herramienta para la gestión. Actualmente, la base de datos cuenta con unas 16000 entradas (=unidades de seguimiento) para toda Andalucía, que van actualizándose e incrementándose anualmente.

MEDIDAS ACTIVAS:

Vallados de exclusión

Los vallados han sido tradicionalmente usados para proteger plantas o animales (normalmente cultivos y animales domésticos), por lo que su aplicación a la conservación de la biodiversidad es simplemente una extensión de esta utilidad. La idea es muy simple, separar la organismos (en este caso plantas) de los procesos que los están amenazando, usualmente sobrepastoreo (Somers & Hayward, 2012). Los vallados tienen un claro efecto positivo sobre las plantas, puesto que evitan el ramoneo, pisoteo (herbívoros y humanos) o la recolección. Estos efectos se traducen a un rápido incre-

mento de la supervivencia y la producción de semillas. No obstante, no están exentos de efectos negativos como: aumentar la competencia con otras especies, necesidades de mantenimiento, efecto llamada sobre recolectores ilegales, limitar la dispersión de especies zoócoras, etc. Por lo que su uso debe ser limitado y evaluado previamente (ver cuadro 2), además se requiere un compromiso de mantenimiento y gestión (reparación, aperturas temporales, etc.).

Cuadro 2. Dos casos de vallados de protección de especies amenazadas en Sierra Nevada con resultados contrapuestos.

Caso 1: Efectos positivos en *Odontites viscosus* subsp. *granatensis* (= *Odontites granatensis*)

Es una hierba anual de 8 a 20 cm, endémica de la zona caliza noroccidental de Sierra Nevada (Figura 3). Se conoce una población con 3 núcleos, aunque la gran mayoría de individuos se concentra en uno de ellos. Vive entre piornales y sabinars, que le proporcionan cobijo frente a los herbívoros, en laderas con orientación N o NW, sobre sustrato calcáreo. Para protegerla del ramoneo de ungulados silvestres se construyó un vallado de 4000 m² en el núcleo principal en 1996. Desde la instalación del vallado hasta 2003 la evolución de la población fue claramente positiva, pasándose de unos 900 individuos en 1996 a más de 100.000 tan solo 8 años después (tabla 3).

Caso 2: Efectos negativos en *Tephrosia elodes* (= *Senecio elodes*)

Es una hierba perenne (Hemicriptófito rizomatoso) de 50-120 cm (Figura 4), endémica de Sierra Nevada. Cuenta con dos poblaciones formadas por subpoblaciones de diversa entidad, a veces formadas por individuos aislados, que en su conjunto apenas ocupan 5 km². Forma parte de la vegetación pascícola higrófila nevadense entre 2000–2600. Se desarrolla en el entorno de cursos de agua semipermanentes. El mayor de sus factores de amenaza es el sobrepastoreo extensivo (especialmente vacuno) junto con la herbivoría por parte de ungulados silvestres. Para proteger la población se instaló un vallado en un núcleo de 250 individuos en 1996, de los que en 2001 solo quedaban 6 y que desapareció por completo en 2004. En este caso la competencia con otras especies del pastizal en ausencia de herbívoros, causó su desaparición en menos de una década.

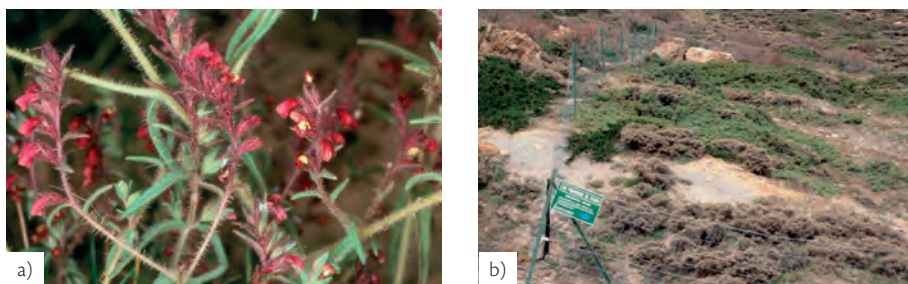


Figura 3. *Odontites viscosus* subsp. *granatensis*. a) Detalle de la especie. b) vallado para exclusión de herbívoros (Collado de las Sabinas, Güejar-Sierra).

Tabla 3. Evolución del tamaño poblacional del núcleo vallado de *Odontites viscosus* subsp. *granatensis* entre 1996. Ind./m²= Densidad media de individuos. n° est. ind.= Número estimado de individuos. l: Tasa de crecimiento finito. (n° ind. generación n+1/n° ind. generación n). (Tomado de Lorite et al., 2004).

	1996	1997	2000	2001	2002	2003
Ind./m ²	1,07	1,35	2,68	10,92	26,56	54,46
n° est. ind.	939	1.180	8.576	34.944	84.992	104.111
λ	-	1,26	3,09	4,07	2,43	1,22



Figura 4. *Tephrosia elodes*. a) Detalle de la especie. b) Vallado para exclusión de herbívoros (Reguera Fría, Capileira).

Restitución en el hábitat

Pero a veces, tras una perturbación de gran magnitud, o tras un declive lento pero continuado en el tiempo, es necesario incluir nuevos individuos en una población o incluso recuperar una población que ha desaparecido por completo. Técnicamente hablamos de restitución, que podemos definir como: «cualquier intento de introducción de individuos propagados ex situ (en el caso de plantas)». Todas las actuaciones de restitución que se lleven a cabo, deberían de conseguir que las poblaciones resultantes superen al menos el mínimo viable poblacional (número mínimo de individuos para que una población sea viable, es decir se mantenga en a largo plazo; Shaffer 1981). Por tanto, habrá que restituir o reforzar las poblaciones en un número que permita alcanzar este número mínimo de efectivos, que garantice su supervivencia. Los distintos tipos de restituciones que podemos realizar, los resumimos como (IUCN-Species & Invasive Species Specialist Group, 2013): 1) **Reintroducción**: Intento de establecer una especie en un área, que fue en algún momento parte de su distribución histórica, pero de la cual ha sido extirpada o de la cual se extinguió. 2) **Refuerzo poblacional/suplemento** (Figura 5A): Adición de individuos a una población existente de la misma especie. Los nuevos individuos establecidos estarían destinados a aumentar el número de efectivos en un núcleo concreto, donde se observa un declive de la población (hasta superar el MVP). 3) **Introducciones** (benignas): Intento de establecer una especie, con el propósito de conservación, fuera de su área de distribución registrada, pero dentro de un hábitat y área ecogeográfica apropiada. En muchas ocasiones, debido al desconocimiento del área de una especie en el pasado, la mayoría de las actuaciones llamadas de «reintroducción» son realmente una introducción benigna, puesto que no se tiene constancia de que la especie haya habitado la zona. Existen varios tipos, dependiendo de la distribución que se les dé a los nuevos individuos. En ocasiones resulta conveniente ampliar los límites de una determinada población; en ese caso se trataría de una introducción en borde (figura 5B). Si el nuevo núcleo se establece en un lugar más o menos alejado del original, se trataría de una introducción disyunta (Figura 5C). Otra posibilidad es que la especie, de manera natural, se distribuya en pequeños núcleos dentro de un mismo territorio. Si el hábitat es continuo en toda esta área y lo permite, se puede llevar a cabo una introducción en mosaico (Figura 5D), en la que se establecerían nuevos grupos de individuos entre los ya existentes, favoreciendo así la conectividad de la población y facilitando los fenómenos de intercambio de material genético entre los distintos parches poblacionales. En una introducción de este

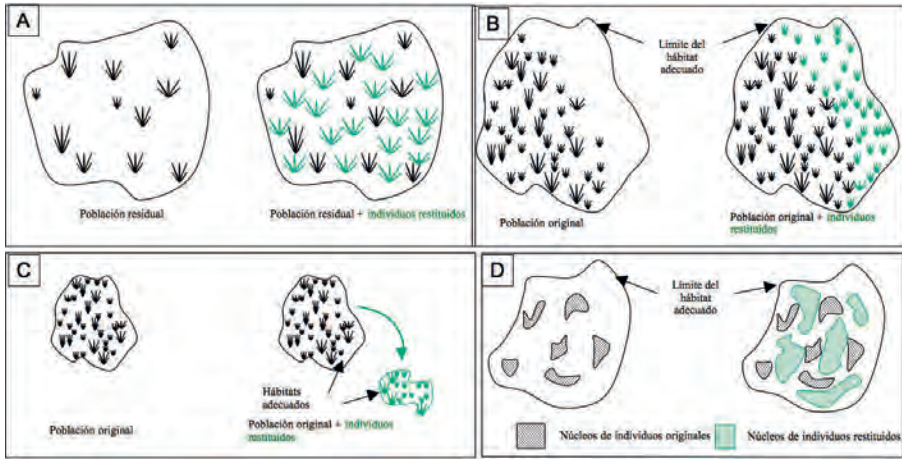


Figura 5. Esquema con distintos tipos de restituciones. A) Refuerzo poblacional-suplemento. B) Introducción en borde. C) Introducción disyunta. D) Introducción en mosaico.

tipo conviene utilizar material vegetal del mismo territorio donde se lleva a cabo la actuación. 4) **Translocación:** este método se utiliza cuando se tiene la certeza de que un determinado grupo de individuos va a desaparecer, como consecuencia de algún factor de amenaza real, ya sea por causas naturales, o provocadas por el hombre. Los individuos que están bajo la amenaza detectada, se extraen de su hábitat, procurando que sufran el menor daño posible para, posteriormente, ser implantados en otro lugar de condiciones ecológicas similares y fuera del alcance de la perturbación. Si la actividad se lleva a cabo con éxito, se habrá conseguido conservar un núcleo de individuos, aunque en una localidad diferente.

En gran parte de los casos, un factor de amenaza no sólo representa un riesgo para una especie; el hábitat o el ecosistema entero pueden resultar afectados. Por ello, en estas ocasiones lo más propicio es llevar a cabo una restauración previa o simultánea del hábitat en el que se implanta la especie. La restauración del ecosistema implicaría establecer directamente en el área seleccionada un conjunto de especies con una densidad, cobertura y composición florística propias del ecosistema maduro, por lo que este objetivo solo se podrá conseguir en algunas situaciones. En la mayoría de las ocasiones recurriremos a la rehabilitación del ecosistema, es decir, se sentarán las bases para que el ecosistema se recupere, puesto que la restaura-

ción directa (entendiendo por restauración la recuperación de las condiciones originales) no es posible. Esto se lleva a cabo, introduciendo las especies que, se desarrollarían en primer lugar creando las condiciones que permitan la introducción posterior de la especie/s amenazadas.

Conservación ex-situ

La conservación «*ex situ*» o fuera del hábitat, es la conservación de las especies, o parte de ellas, fuera de su entorno natural.

BANCOS DE GERMOPLASMA

Asociados a los jardines botánicos o a centros de investigación, muchas instituciones disponen de colecciones de semillas, recolectadas en la naturaleza o de plantas cultivadas y conservadas en condiciones ideales, son los llamados bancos de semillas (Guerrant *et al.*, 2004). En los bancos de semillas la mayoría de las especies se almacenan en frío, desecando parcialmente las semillas de forma previa.

Pero en muchas ocasiones se conservan bulbos, esporas, tejidos, polen o ADN, de ahí que se hable de forma más amplia de bancos de germoplasma, como centros orientados al almacenamiento mediante propágulos de una parte representativa de la variabilidad genética correspondiente a una determinada especie (Iriondo, 2001).

En Andalucía, la Consejería de medio ambiente, cuenta con el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz (BGVA), cuyo objetivo es la conservación del germoplasma de las especies endémicas, amenazadas o raras en Andalucía, posibilitando así la recuperación de especies y de poblaciones amenazadas como apoyo a la ejecución y desarrollo de los Planes de Recuperación y Conservación de especies.

COLECTA DE GERMOPLASMA

Este germoplasma se recoge en el medio natural siguiendo estrictos protocolos para que no se vea afectada la capacidad reproductiva de la población de la que se colecta, y posteriormente se almacenan separadamente por localidades o poblaciones. En algunos casos podría tratarse del último recurso ante la extinción de alguna de las poblaciones naturales. Son numero-

sas las instituciones internacionales, europeas y nacionales que han desarrollado protocolos para la recolección de germoplasma de especies silvestres (Bacchetta *et al.*, 2008; Ensconet, 2009; MSBP-Millennium seed bank project, 2001). En el caso de Sierra Nevada, tenemos representadas 170 de las 254 especies sometidas a algún grado de amenaza y 54 de las 69 con prioridad 1 (endémicas y amenazadas). En el caso de las endémicas no amenazadas la representación es menor (14 de 34 totales; tabla 2).

Jardines botánicos

Para dar una idea global de la importancia de los jardines botánicos en la conservación, podemos indicar que existen 2.200 jardines botánicos en el mundo que tienen en sus colecciones más de 80.000 especies, lo que representa casi un 30 % de la flora mundial, entre la que se incluyen las especies más amenazadas del planeta (Leadlay & Jury, 2006). Por este motivo es muy importante disponer de colecciones de especies amenazadas para preservarlas fuera de las amenazas que tienen en su hábitat natural, para ampliar el conocimiento sobre su biología, requerimientos, manejo, etc. y como fuente de semillas y propágulos para actuaciones en el hábitat. Pero también para cumplir una importante función de divulgación y conocimiento para el público en general.

En la actualidad es difícil encontrar un jardín botánico que tenga como única actividad el mantenimiento y exposición de colecciones de plantas, y no esté de una u otra manera implicado en la conservación vegetal. En esta línea, la de la Conservación, encontramos dos jardines botánicos en Sierra Nevada: La Cortijuela y Hoya de Pedraza, pertenecientes a La Red Andaluza de Jardines Botánicos y Micológico.

La Red Andaluza de Jardines Botánicos y Micológico (RED) está compuesta por 12 jardines botánicos que se distribuyen siguiendo criterios biogeográficos por todo el territorio andaluz, cada Jardín Botánico, representa la flora del sector biogeográfico correspondiente siguiendo criterios ecológicos y mostrando los diferentes hábitats existentes en el medio natural. Cuentan además con los equipamientos indispensables para apoyar la labor de educación para la conservación y difusión-divulgación, como un aula-taller, sala de audiovisuales y, en algunos casos, áreas interpretativas.

En su programa de Conservación la RED tiene encomendado el programa de localización y seguimiento de las poblaciones naturales de flora amenazada. Por otra parte, se lleva a cabo el programa de colecta de germoplasma (semillas, esporas...) de flora amenazada con una triple finalidad:

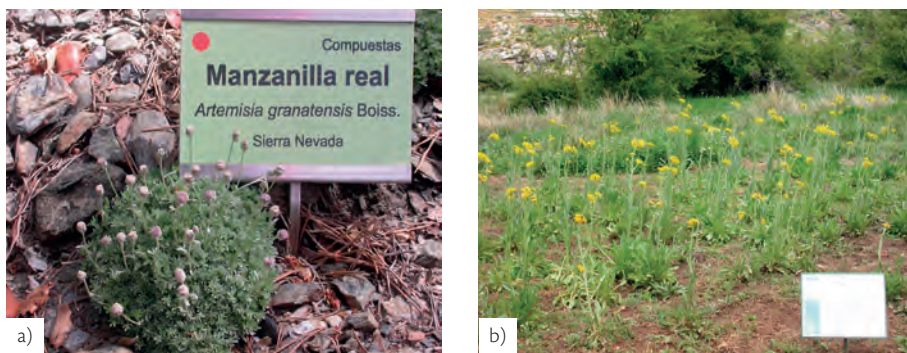


Figura 6. Colecciones en el Jardín Botánico de Hoya de Pedraza. a) *Artemisia granatensis*, b) *Tephrosieris elodes*.

ejecución de Planes de Recuperación y Conservación, completar las colecciones de la RED y para su conservación en el Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz (BGVA).

A partir del año 2009 la RED alcanzó uno de los objetivos propuestos en la Estrategia Europea de Conservación Vegetal, la conservación *ex situ* de más de 6 de cada 10 especies amenazadas. El 70% de las especies catalogadas en Andalucía está representada en la RED en forma de planta viva.

Dentro de las colecciones del Jardín Botánico Hoya de Pedraza destacamos alguna de las más emblemáticas, en las que se trabaja desde hace varios años, como: *Artemisia granatensis* Boiss. (Figura 6a), taxón que en ausencia de recolección sería abundante, pero que está en peligro de extinción (EN) por la continua presión a la que se ve sometido por la recolección ilegal de plantas completas; *Salix hastata* L. con dos núcleos en Sierra Nevada que suman menos de 30 reproductores, siendo las poblaciones más próximas a las nevadenses la de Picos de Europa y las pirenaicas; *Tephrosieris elodes* Boiss. (Holub) (Figura 6b), endémica del macizo y que muestra un claro declive poblacional, con localidades en las que desde hace años no se observan individuos, o estos son testimoniales.

En los tres casos se trabaja por alcanzar un conjunto de individuos en número y procedencia que garantice la variabilidad y diversidad genética de las poblaciones de origen. Para *A. granatensis* se propone alcanzar un cultivo de 1000 individuos, otros tantos para *T. elodes*, y 200 para *S. hastata*., instalación de la colección de conservación de *Artemisia granatensis*. Aunque los números aún distan de alcanzar los objetivos marcados, ya se



Figura 7. Producción de especies amenazadas en vivero. a) *Tephrosieris elodes*, b) *Artemisia granatensis*, c) *Papaver lapeyrousianum*, d) *Erodium rupicola*.

cuenta con 200 plantas de *Artemisia*, 100 de *T. elodes*, y una cantidad de reproductores de *S. hastata* que prácticamente iguala a la conocida en estado silvestre. En conjunto, se mantienen colecciones 111 especies de las incluidas en la tabla 2, 103 de entre todas las amenazas (endémicas y no endémicas) y 41 de las de máxima prioridad (endémicas y amenazadas).

Propagación de especies

Una función importante de jardines botánicos y de las unidades de propagación asociadas, es la de propagar las especies amenazadas, necesarias para las actuaciones en el hábitat, además de para tener una representación en las colecciones (Guerrant *et al.*, 2004). Para ello es necesario poner en marcha una serie de trabajos *in situ*, ya descritos como: localización de poblaciones, estimación del número de individuos, determinación de la producción

de semillas, etc. así como una serie de trabajos *ex situ*, de limpieza, cuantificación, almacenamiento y preservación de ese material, así como ensayar y desarrollar métodos que posibiliten su propagación y cultivo (Bacchetta *et al.*, 2008). Así, el desarrollo de los protocolos de propagación de las distintas especies amenazadas, donde usualmente la información es escasa, resulta vital para garantizar el proceso, y en último término su conservación.

Como apoyo a las labores de propagación y cultivo la Consejería cuenta con el Laboratorio de Propagación Vegetal (LPV) y el Jardín Botánico Hoya de Pedraza (Figura 7). La finalidad de la planta obtenida, es el apoyo a las medidas de conservación *in situ* (refuerzos, restituciones o reintroducciones) llevadas a cabo a través de los distintos Proyectos de Conservación, así como la representación *ex situ* en la Red Andaluza de Jardines Botánicos.

Conclusiones

Varios han sido los proyectos de conservación de flora llevados a cabo en Sierra Nevada. A continuación enumeramos los más destacados:

- LIFE94 NAT/E/001203 «Planes de restauración, conservación y manejo de especies de flora amenazada de Andalucía». Ejecutado en 1995, en él se tomaron medidas de urgencia como la instalación de vallados de protección física de poblaciones (*Tephrosia elodes*, *Erodium rupicola* y *Odontites granatensis*), y la colecta de semillas para la creación de un banco de germoplasma donde guardar material para futuras actuaciones.

- LIFE98 NAT/E/005358. «*Recuperación de Áreas con Flora Amenazada en Sierra Nevada*». Ejecutado entre los años 1999 a 2003, en él se realizaron intensos trabajos de prospección, seguimiento, colecta de semillas, propagación de plantas, y refuerzos poblacionales entre otros. En este periodo se vuelven a localizar *Hippocrepis prostrata* Boiss y *Alchemilla fontqueri* Pau que permanecían ‘perdidas’ desde que sus autores las describieran. Entre los muchos taxones que ampliaron el número de poblaciones conocidas destacan *Papaver lapeyrousianum*, *Artemisia granatensis*, *Erigeron frigidus*, *Narcissus nevadensis*, etc. Por primera vez se propagan aproximadamente un centenar de especies endémicas y amenazadas de Sierra Nevada, muchas de ellas representadas actualmente en el Jardín Botánico de Hoya de Pedraza.

- En 2004 se inicia el «*Proyecto de Recuperación de Flora en peligro crítico y en peligro de las Sierras de Andalucía Oriental*», en el que se actuaba sobre 42 especies con el objetivo de mejorar el conocimiento básico y poner a punto metodológica de la gestión en todas esas especies de alta mon-

taña. Todo este trabajo previo desembocó en la consolidación del «Programa de Recuperación de Flora de Altas Cumbres de Andalucía» (iniciado en 2007), cuyo objetivo era lograr una mejora en la situación de las poblaciones de flora amenazada y comunidades de las montañas de Andalucía oriental, entre ellas Sierra Nevada.

Este programa se complementó con otros proyectos dirigidos hacia la restauración de comunidades de montaña, como los proyectos de «Abedulares» o «Tejedas». También cabe destacar el «Proyecto de Restauración y Limpieza de las Acequias de careo del Espacio Natural Sierra Nevada», por la implicación que tiene para la conservación de determinadas especies ligadas a los cursos de agua.

Principales logros

Seguramente en lo que más se ha avanzado en lo que va de siglo es en el conocimiento de base sobre las especies amenazadas. Área de distribución, censos, amenazas potenciales o reales son aspectos en los que se ha progresado de forma considerable. En el caso de actuaciones de refuerzo o reintroducción, los resultados obtenidos son más variables y frente a éxitos notables (refuerzos con *Betula pendula* subsp. *fontqueri* o *Salix caprea*) el resultado en actuaciones con especies del piso crioromediterráneo ha sido escaso o nulo.

En el caso de la conservación *ex situ*, se ha avanzado notablemente en el establecimiento de los protocolos de germinación y mantenimiento en cultivo de las especies amenazadas. Las colecciones de plantas en los jardines botánicos de Sierra Nevada se completan de forma paulatina. Hoya de Pedraza, transcurridos 10 años de existencia, ya mantiene en sus colecciones casi 500 taxones entre los que figuran la mayor parte de las especies legalmente protegidas con presencia en el macizo montañoso.

Igualmente se han enviado semillas para su conservación de las especies de flora amenazada y de interés al Banco de Germoplasma Vegetal Andaluz.

Retos y cuestiones pendientes

Uno de los retos más importantes es frenar el declive de las poblaciones naturales de algunas especies. Frenar este declive pasa por controlar los factores de perturbación más importantes en la zona de cumbres, como el incesante incremento en el número de visitantes y la herbivoría de ungula-

dos, tanto silvestres, como domésticos. Siendo vital para la conservación de la flora y los hábitats mantener un número adecuado de herbívoros que mantengan los ecosistemas en su óptimo de diversidad.

Para que se consoliden los trabajos desarrollados en las tres últimas décadas es fundamental que se mantenga la inversión y el compromiso con la conservación y además se fomente, con la inversión adecuada, una gran asignatura pendiente que es la investigación en Biología de la Conservación.

Conservación de interacciones ecológicas

Luis Matías¹, Manuel Jesús López-Rodríguez²
y Mohamed Abdelaziz³

Resumen

Los organismos que podemos encontrar conformando una comunidad biótica no existen aislados unos de otros, sino que establecen redes de interacciones entre ellos. Estas interacciones pueden ser mutualistas, cuando los organismos que interactúan lo hacen de forma que todos obtengan beneficio biológico de dicha interacción, antagonistas, cuando uno de los organismos incrementa su éxito biológico a expensas del otro, o negativas para ambos, cuando dicha interacción disminuye la eficacia biológica de los dos. Entre ambos extremos podemos encontrar diferentes tipos de interacciones que se distribuirán dependiendo de la similitud con uno u otro tipo. Estas interacciones son esenciales para el funcionamiento de las comunidades, su estructuración y para ayudarnos a entender y conservar los patrones de biodiversidad que observamos. En este capítulo, hacemos una revisión de las principales interacciones bióticas que se han estudiado en ecosistemas mediterráneos, ejemplificándolas con casos de estudio desarrollados en Sierra Nevada durante las últimas décadas, tanto en sistemas terrestres, como en ambientes acuáticos.

Keywords: Antagonismo, arroyos, depredación, dispersión, herbivoría, lagunas, mutualismo, polinización, ríos.

Introducción

Las redes bióticas de interacciones como polinización, dispersión o depredación juegan un papel muy importante en el funcionamiento de las comunidades, con importantes implicaciones sobre el mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte et al., 2006), la estabilidad de los ecosistemas

1. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén
 2. Departamento de Ecología, Universidad de Granada
 3. Departamento de Genética, Universidad de Granada
- Autor para correspondencia: mabdelazizm@ugr.es

(Ives y Carpenter, 2007) y las posibles respuestas frente al cambio climático (Tylianakis et al., 2008). Sin embargo, a menudo se desarrollan planes de conservación de determinadas especies o hábitats sin tener en cuenta cómo las interacciones con otras especies animales o vegetales pueden determinar de forma positiva o negativa el éxito de dichas actuaciones. Es por ello, que tanto un conocimiento detallado de las interacciones bióticas que operan en un determinado ecosistema, como la conservación de la funcionalidad de las interacciones mutualistas que afectan a nuestros objetivos de conservación, son indispensables a la hora de abordar estrategias conservacionistas.

En los ecosistemas terrestres, las especies vegetales participan en distintos tipos de interacción durante su ontogenia, siendo aquellas que afectan directamente a la reproducción y el reclutamiento las más críticas para el mantenimiento de las poblaciones a corto y medio plazo. Las interacciones mutualistas y antagonistas tienen efectos opuestos e inducen diferentes respuestas en la demografía de las especies vegetales (Tylianakis et al., 2008; Zamora y Matías, 2014). Así, los insectos polinizadores son indispensables para el éxito reproductivo de muchas especies vegetales (Gómez et al., 2010) y los organismos dispersantes (aves y mamíferos frugívoros) aseguran el establecimiento de nuevos individuos evitando la competencia con los progenitores y permitiendo la colonización de nuevas áreas (Clobert et al., 2012). Por el contrario, las interacciones antagonistas, como los depredadores de semillas, herbívoros o patógenos, limitan el crecimiento y la reproducción de los individuos de una población. Mediante una intensidad de interacción diferencial sobre determinadas especies, grupos de especies o individuos, estas interacciones tienen la capacidad de alterar la estructura y el funcionamiento de las comunidades, así como modular la evolución de las poblaciones de estas especies interactuantes (Zamora y Matías, 2014).

En los medios acuáticos continentales también encontramos ejemplos de todos los tipos de interacciones bióticas, si bien las más frecuentes en estos sistemas, quizás también por ser las más estudiadas, son las de recurso-consumidor. Asimismo, existen casos registrados en otros sistemas de parasitismo y parasitoidismo, aunque en Sierra Nevada no se han estudiado en profundidad. A diferencia de los medios terrestres, donde existen numerosos ejemplos de interacciones positivas de tipo mutualista o comensalista, en los medios acuáticos éstas son menos frecuentes. Todas estas interacciones ocurren dentro de una red muy amplia en la que varias de ellas actúan como fuerzas selectivas incluso simultáneas, por lo que discernir entre los efectos sobre la eficacia biológica de los organismos de cada una de ellas es, en la mayoría de los casos, complejo. A esto hay que sumarle el

hecho de que la separación entre tipos de interacciones, en muchas ocasiones, no está clara, y lo que podemos considerar como una interacción positiva, puede tornarse antagonista si el ambiente (en sentido amplio) cambia. Por ello, aunque lo ideal sería estudiar toda la comunidad acuática de un determinado sistema (o parte del mismo), la mayoría de los investigadores han centrado sus esfuerzos en subdivisiones de ésta: en redes tróficas, es decir, en grupos de especies focales definidas por sus relaciones tróficas (McCann, 2011), en pequeños grupos de especies con interacciones intensas entre ellas a modo de red (Holt, 1997; Vellend, 2016), o en “comunidades ecológicas horizontales” (Loreau, 2010), esto es, en aquellos organismos que se encuentran en un mismo nivel trófico. Dado que las interacciones bióticas constituyen un importante componente de la biodiversidad que debe ser considerado a la hora de elaborar planes estratégicos de conservación (Aguilar et al., 2009), en este capítulo trataremos de poner de manifiesto la importancia de la conservación de las interacciones para el mantenimiento de dicha biodiversidad mediante una revisión de las interacciones bióticas más relevantes registradas en el Espacio Natural de Sierra Nevada.

Interacciones mutualistas

Las interacciones mutualistas son aquellas en las que ambos organismos implicados obtienen algún tipo de beneficio de la interacción, y juegan un papel muy relevante para la conservación de la dinámica poblacional y evolución de la mayoría de las especies, así como de la conservación de la biodiversidad que podemos observar (Bascompte y Jordano, 2007). Entre las interacciones mutualistas más relevantes podemos destacar la polinización entomófila y la dispersión de semillas, que se tratarán a continuación.

POLINIZACIÓN

De todas las interacciones mutualistas sin duda las más destacadas serían las interacciones polinizador-planta por ser responsables de la reproducción de entre el 78% y el 94% de las plantas con flores dependiendo del ecosistema que se estudie (Ollerton et al., 2011), pudiendo en algunos ecosistemas alcanzar el 100% (Momose et al., 1998; van Dulmen, 2001; Corlett, 2001). Además, la polinización mediada por animales juega uno de los principales y más importantes servicios ecosistémicos, pues está íntimamente asociado a la producción de alimentos y de biomasa en general (Gallai et al., 2009).

La mayoría de estas interacciones polinizador-planta han sido estudiadas desde un punto de vista de interacciones especialistas, esto es, una especie de planta interactuando con una o muy pocas especies de polinizadores. Se podría considerar una ampliación de este concepto la aproximación al estudio de grupos funcionales, en los que las especies interactuantes lo hacen de la misma forma o usando el mismo comportamiento o estructuras. Así, estas interacciones únicas conllevan que la planta esté muy adaptada a su polinizador y viceversa. Esta adaptación se lleva a cabo gracias al desarrollo de arquitecturas florales muy restrictivas por parte de las plantas o de órganos muy especializados por parte de los polinizadores (Simón-Porcar et al., 2018). Estos niveles de especialización altos en las interacciones polinizador-planta han generado que se acuñe el término *síndrome de polinización* para describir el tipo de polinización mayoritaria que experimenta una determinada población o especie vegetal (Fenster et al., 2004). De este tipo de interacciones especialistas en Sierra Nevada se ha estudiado un caso muy especial: la polinización por hormigas.

En Sierra Nevada son varias las especies de hormigas que actúan como polinizadoras de plantas de alta montaña. Entre ellas cabe destacar *Hormathophylla purpurea* (Lag. y Rodr.) P.Küpfer, *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* (Bory) H.Lindb. y *Sedum melanantherum* DC., cuyo gremio de polinizadores ha sido documentado como dominado por hormigas, oscilando el número de visitas florales hechas por estos insectos del 70 al 100% (Gómez et al., 1995). Pero sin duda la planta en la que más se ha estudiado los efectos de su interacción con hormigas ha sido *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Küpfer (Brassicaceae). En esta especie las visitas por hormigas pueden llegar a alcanzar el 80% del total de visitas por insectos (Gómez y Zamora, 1992). Así, el gremio de polinizadores que interactúan con *H. spinosa* está dominado por la hormiga *Proformica longiseta* (Formicidae), una hormiga endémica de las altas cumbres de Sierra Nevada que habita entre los 2000 y los 2700 m. de altitud (Zamora-Muñoz et al., 2003). En este ecosistema de alta montaña *P. longiseta* actúa como el polinizador más eficiente de *H. spinosa* gracias a la alta tasa de visitas florales que realizan sobre esta planta y, por tanto, la alta tasa de geitonogamia que promueven (Gómez y Zamora, 1992; 1999).

Aunque menos exploradas, las interacciones generalistas han sufrido un auge en su estudio gracias al desarrollo de las técnicas para el estudio de redes de interacción (Bascompte et al., 2003; Bascompte y Jordano, 2006). Estas redes de interacción polinizador-planta se han usado ampliamente en diferentes ecosistemas en todo el planeta con el fin de entender el funcionamiento de las comunidades de plantas y sus polinizadores (Vázquez

et al., 2009; Olesen y Jordano, 2002) o explorar los efectos de la invasión de especies en diferentes ecosistemas (Aizen et al., 2008; Kaiser-Bunbury et al., 2011; Vilà et al., 2009), entre otras cuestiones centrales en la biología.

En Sierra Nevada, se han explorado también sistemas generalistas de polinización usando una aproximación de redes de interacción para estudiar el efecto que sobre los frágiles ecosistemas de alta montaña tienen la estructura y robustez de las redes mutualistas que se establecen entre las especies vegetales y sus polinizadores (Santamaría et al., 2014). Pero también se ha utilizado estas herramientas analíticas para explorar la importancia de las estructuras de las redes de interacción polínicas sobre la estructura y dinámicas poblacionales de plantas. Así, Gómez y Perfectti (2012) demostraron que en las poblaciones de *Erysimum mediohispanicum* Polatschek (Brassicaceae) en Sierra Nevada, la posición que las plantas ocupaban en la red de interacción individual que se establecía en las poblaciones de esta planta tenía consecuencias sobre el número de especies de polinizadores con la que los individuos de esta especie interactuaban y a su vez esto afectaba al éxito biológico de las mismas. Las plantas más centrales en la red de interacción que se establecía en cada una de las poblaciones eran a su vez las más generalistas y las que más éxito biológico presentaban. Estas diferencias intra-poblacionales a la hora de atraer polinizadores parecen ser las responsables incluso de las estrategias reproductivas de las plantas que conforman la población (Abdelaziz et al., 2014a) e incluso de la estructura genética que se genera en la misma (Valverde, 2017).

Esta misma especie, *E. mediohispanicum*, representa uno de los ejemplos mejor documentados de los efectos que tienen las interacciones polinizador-planta sobre la evolución de plantas. Si bien la especie es endémica de la península ibérica, presentando dos focos principales en su distribución (Muñoz-Pajares et al., 2018), la mayoría de los estudios se han realizado en Sierra Nevada. Así, *E. mediohispanicum* presenta un gremio muy generalista de polinizadores (Figura 1) en el que se han descrito más de 200 especies de visitantes florales (Gómez et al., 2014a) que varían de forma considerable tanto en tiempo (Valverde et al., 2016) como en espacio (Gómez et al., 2009b). Estos polinizadores ejercen presiones selectivas significativas que, aunque a veces puedan ser antagónicas, tienen un efecto significativo en la evolución y adaptación de las poblaciones de esta especie, pudiendo generar patrones de adaptación y maladaptación (Gómez et al., 2009a), o incluso mosaicos geográficos de selección (Gómez et al., 2009b). Estas presiones selectivas ejercidas por los polinizadores suelen estar mediadas por características de las plantas como pueden ser el tamaño floral o la forma de la corola (Gómez et al., 2008a) que pueden actuar como señales hones-

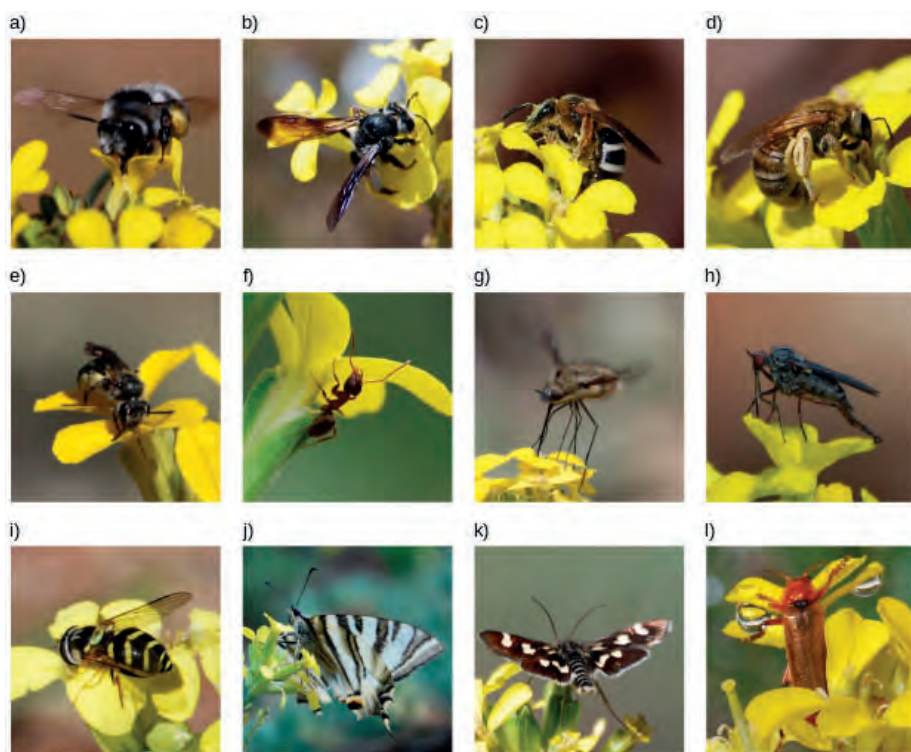


Figura 1: Algunos de los polinizadores que interactúan con *E. mediohispanicum* en una única población un único año: a) *Anthophora leucophaea* o *aestivalis*; b) *Andrena agilis*; c) *Lasioglossum xanthopus*; d) *Halictus subauratus*; e) *Andrena* sp. (a–e hembras); f) *Lasius* sp.; g) *Bombylius* sp.; h) *Empis* sp.; i) *Dasyrphus albostriatus*; j) *Iphiclide podalarius*; k) *Titanio pollinalis*; l) *Ragonycha fulva*. Las fotografías han sido amablemente facilitadas por J. Valverde. Para una lista detallada de agentes polínicos que interactúan sobre *E. mediohispanicum* consultar Valverde (2017).

tas asociadas a la producción de recursos como polen o néctar (Gómez et al., 2008b), de modo que estas características florales afectarán al tamaño y diversidad del gremio de polinizadores con la que las plantas interactúan, teniendo un efecto significativo sobre la limitación de polen que éstas experimentan (Gómez et al., 2010), o incluso la estrategia reproductiva que adoptan (Abdelaziz et al., 2014a).

Por otra parte, ya a nivel macro-evolutivo, el género *Erysimum* ha permitido explorar los patrones de diversificación mediados por las interacciones polínicas, en su mayoría generalistas, que las diferentes especies que con-

forman el género presentan. Así, Gómez et al. (2013; 2015b) demostraron el papel central que juegan los gremios generalistas de polinizadores en los patrones filogeográficos y filogenéticos de las especies de plantas. Pudiendo ser estos agentes selectivos fundamentales en la diversificación de un género que presenta más de 200 especies (Abdelaziz et al., 2014b) y siendo la península ibérica uno de los centros de diversificación más importantes (Abdelaziz et al., 2011).

Un aspecto muy interesante de la interacción polinizador-planta es el efecto que pueden ejercer algunos otros agentes ecológicos en la modificación de este tipo de interacciones, como son los microorganismos que crecen en el néctar de las flores. Estos microorganismos son principalmente levaduras y bacterias, y pueden incrementar la atracción que las plantas ejercen sobre sus polinizadores, modificando así los patrones de generalización de la misma (Pozo et al., 2014). Esto se da debido a que modifican las cualidades del néctar que produce la planta (Canto et al., 2008; Herrera y Pozo, 2010; Peay et al., 2012) o las cualidades mismas de la planta (Herrera et al., 2013). Sin embargo, en Sierra Nevada esta microbiota del néctar ha sido escasamente explorada, a pesar de haber sistemas de estudio muy propicios para ello, como las anteriormente citadas especies del género *Erysimum*, del que acumulamos un profundo conocimiento de su biología e interacciones de polinización.

DISPERSIÓN DE SEMILLAS

La dispersión es el proceso necesario para la colonización de nuevas áreas por los individuos de una población y para evitar la competencia con los progenitores. Muchas especies vegetales requieren para la dispersión de sus semillas de mecanismos físicos como el viento (anemocoria) o los flujos de agua (hidrocoria o deriva) o utilizan mecanismos propios de la planta como la dispersión balística. Sin embargo, muchas otras especies necesitan la interacción con especies animales para poder dispersar sus semillas (zoocoria), principalmente mediante vertebrados frugívoros. En función de cómo se transportan las semillas, podemos diferenciar tres tipos funcionales de interacciones dispersivas: 1) Dispersión por cosecha imperfecta, realizada por granívoros que, por un manejo ineficiente de las semillas, permite que una parte de ellas sean dispersadas en lugar de consumidas. La efectividad de este tipo de dispersión puede variar en función del organismo implicado, desde especies muy eficientes en el manejo (poco dispersivas) como es el caso de ratones (principalmente *Apodemus sylvaticus* en Sierra Nevada) con

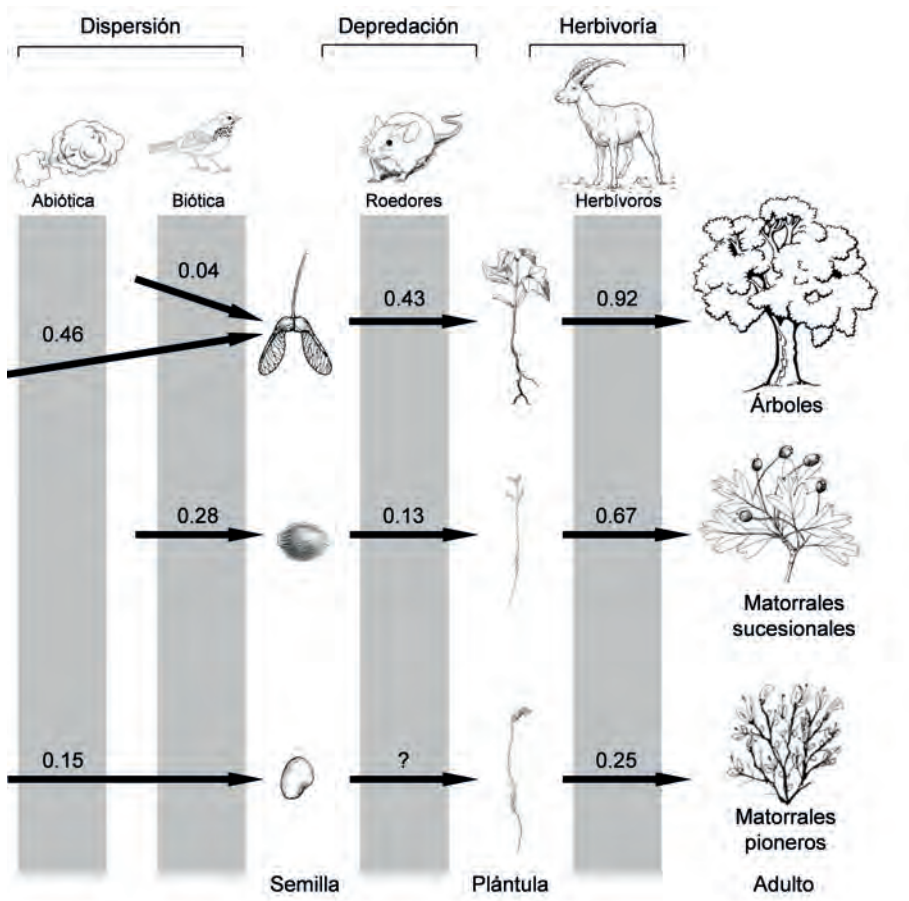


Figura 2: Ejemplo de diferentes filtros bióticos que afectan a una comunidad de plantas leñosas en Sierra Nevada. Los distintos valores indican la probabilidad (entre 0 y 1) de los distintos grupos funcionales (árboles, matorrales sucesionales y matorrales pioneros) de ser afectados por los diferentes filtros ecológicos mutualistas y antagonistas a lo largo de su ontogenia. Adaptado de Zamora y Matías (2014).

bellotas de *Quercus ilex* (Gómez et al., 2008) a otras con mayor tasa de dispersión como los arrendajos (*Garrulus glandarius*) (Gómez, 2003; Puerta-Piñero et al., 2012). 2) Dispersión por adhesión externa (epizooecoria), donde las semillas se adhieren a la superficie externa de los animales por medio de sustancias adhesivas o de estructuras mecánicas que favorecen la fija-

ción. 3) Dispersión en el interior de los animales (endozoocoria), donde frutos carnosos que contienen las semillas son ingeridos por vertebrados frugívoros, que luego escupen, regurgitan o defecan las semillas sin daños que impidan la germinación. En este último caso, los dispersores obtienen alimento de la planta dispersada, lo que ha hecho que este sea el tipo de dispersión mutualista más abundante y diverso (Herrera, 2002), siendo responsables de la mayor parte de las dispersiones a larga distancia (Jordano et al., 2007), especialmente relevante para la colonización de nuevos hábitats. Los dispersores de semillas no sólo son esenciales para la expansión y mantenimiento de las poblaciones vegetales, sino que pueden alterar activamente la estructura de los ecosistemas mediante la dispersión diferencial de determinadas especies respecto a otras (Zamora y Matías, 2014; Figura 2) o mediante la introducción de especies exóticas al sistema (Matías et al., 2010). Además, este tipo de interacción permite la entrada de semillas de diversas especies a zonas donde no se encuentran presentes adultos reproductores, por lo que resulta clave para favorecer la naturalización y recuperación de biodiversidad de zonas degradadas como pinares de repoblación (Matías et al., 2010; Zamora et al., 2010), zonas quemadas (Castro et al., 2012) o cultivos abandonados (Homet-Gutiérrez et al., 2015).

Interacciones antagonistas

A pesar de la relevancia de las interacciones mutualistas anteriormente descritas para el funcionamiento de los ecosistemas, las interacciones antagonistas (i.e., aquellas en las que uno de los organismos implicados aumenta su eficacia biológica a costa de una disminución de la misma en el otro organismo) pueden tener unas importantes repercusiones para la dinámica de las especies vegetales, y el tipo y la intensidad de estas interacciones debe ser tenido en cuenta como un factor de riesgo en el diseño de estrategias de conservación. Entre las más estudiadas, por su relevancia ecológica, podemos destacar:

HERBIVORÍA

La herbivoría es un importante tipo de interacción antagónica que limita el crecimiento y el éxito reproductivo de muchas especies vegetales en el entorno de Sierra Nevada (Gómez et al., 2003; Matías y Jump, 2012), lo que puede resultar en un desajuste de los balances competitivos y en una alte-

ración de la estructura de la comunidad. La pérdida de biomasa por parte de los herbívoros reduce la capacidad fotosintética de las plantas, disminuye la circulación de agua y nutrientes e induce la formación de costosos compuestos defensivos (Zangerl et al., 2002), y sus consecuencias dependerán en gran medida de la intensidad y la localización del daño. Así, el consumo de tejido reproductivo o de plántulas tendrá un profundo impacto en la dinámica poblacional de las especies (Gómez y Zamora, 2000; Gómez et al., 2003; Zamora et al., 2001), mientras que el consumo de tejido vegetativo en baja intensidad puede llegar a ser fácilmente compensado por parte de la planta. En este sentido, se ha demostrado que la herbivoría es un factor determinante para la dinámica de muchas especies en Sierra Nevada, siendo capaz de alterar la estructura de poblaciones y comunidades vegetales. Por ejemplo, se ha identificado a la herbivoría como el principal factor limitante del reclutamiento de especies arbóreas tan importantes como *Quercus pyrenaica* Willd. (Gómez et al., 2003), *Pinus sylvestris* L. (Zamora et al., 2001; Matías y Jump, 2015), *Acer opalus* subsp. *granatense* (Boiss.) Font Quer y Rothm. (Gómez-Aparicio et al., 2005) o *Taxus baccata* L. (García et al., 2000) y se ha observado que es capaz de alterar el patrón espacial de regeneración de otras especies (Gómez y Zamora, 2000; Gómez y Hódar, 2008). Sin embargo, no todas las especies son igualmente palatables para los herbívoros, por lo que tienden a sufrir distintos niveles de consumo. Así, las especies arbóreas son generalmente más consumidas que los matorrales (Figura 2), e incluso se observan diferencias entre variedades taxonómicas, como es el caso del pino silvestre, donde la variedad autóctona *P. sylvestris* subsp. *nevadensis* (H. Christ) Heywood es más susceptible al ataque de procesionaria (*Thaumetopoea pityocampa*) que *P. sylvestris* var. *iberica* Svoboda (usado en plantaciones) debido a su menor contenido en terpenos (Achotegui-Castels et al., 2013). En consecuencia, la presión de herbivoría es un importante factor a tener en cuenta en el desarrollo de estrategias de conservación de especies vegetales.

DEPREDACIÓN DE SEMILLAS

La depredación de semillas constituye una de las mayores causas de pérdidas reproductivas en las especies vegetales, llegando incluso a limitar la regeneración natural en muchos casos (Janzen, 1971). Existe un amplio rango de depredadores de semillas que va desde insectos, a aves y mamíferos (García et al., 2002; Matías et al., 2009) y que pueden actuar antes o después de que las semillas sean dispersadas. Los depredadores pueden dis-

minuir significativamente tanto la cantidad como la calidad de las semillas producidas por la planta, ya que suelen consumir preferentemente las semillas de mayor tamaño con un mayor aporte energético (Gómez, 2004), lo que se traduce en un banco de semillas empobrecido y que generará plantas con menores habilidades competitivas (Bonal et al., 2007), llegando incluso a limitar completamente la regeneración en los casos más extremos (Mendoza et al., 2009). Una presión de depredación con diferente intensidad sobre las distintas especies vegetales puede llegar a alterar la composición de las comunidades vegetales. Así, se ha demostrado que en Sierra Nevada las especies arbóreas sufren una tasa de depredación mayor que las especies de matorral (Matías et al., 2009; Figura 2), lo que favorece activamente por parte de los depredadores un tipo de hábitat donde los mamíferos depredadores de semillas (principalmente roedores como *Apodemus sylvaticus*) pueden encontrar simultáneamente comida y refugio (Zamora y Matías, 2014). Además, la probabilidad de consumo varía en función del tipo de hábitat (Gómez et al., 2003; Matías et al., 2009) y del manejo (Puerta-Piñero et al., 2010), con una mayor tasa de depredación localizada en aquellos hábitats con mayor complejidad estructural (zonas de matorral o bosques mixtos frente a repoblaciones o pastizales). Por tanto, los depredadores de semillas constituyen un importante filtro biótico capaz de alterar la estructura y composición de las comunidades vegetales.

Interacciones en sistemas acuáticos

En Sierra Nevada encontramos dos tipos principales de ambientes acuáticos continentales naturales: las lagunas, de origen glaciar y relegadas a zonas de altas cumbres en su mayoría, y los arroyos y ríos, gran parte de los cuales nacen cerca de las cumbres y discurren por las laderas norte o sur del macizo. Estos dos tipos de sistemas, lénticos y lóticos, respectivamente, suponen ambientes selectivos distintos en los que tienen lugar las interacciones bióticas entre los organismos de sus comunidades.

INTERACCIONES BIÓTICAS EN LAS LAGUNAS DE SIERRA NEVADA

Los sistemas lénticos, en general, se estructuran principalmente en la dimensión vertical y reciben su fuente de energía del Sol, lo que hace que se produzca una gran cantidad de biomasa como consecuencia de la fo-

tosíntesis en los primeros centímetros o metros de profundidad. El carácter somero y transparente de la mayor parte de las lagunas de Sierra Nevada determina que encontremos organismos fotosintetizadores en toda la columna de agua. Estos productores primarios fitoplanctónicos, principalmente algas microscópicas del grupo de las diatomeas (Bacillariophyceae), las algas verdes (Chlorophyceae), las algas doradas (Chrysophyceae), etc., sustentan la red trófica que se desarrolla en dichos sistemas generalmente oligotróficos. Estas redes tróficas suelen tener pocos niveles, pues en las lagunas de Sierra Nevada no existen peces, en pocas hay anfibios, y los depredadores mayores que podemos encontrar (como escarabajos del grupo de los ditíscidos y algún otro macroinvertebrado) son relativamente escasos. Este último nivel trófico suele estar ocupado por ciertos crustáceos, como algunos grupos de copépodos y cladóceros. En general, se trata de sistemas muy afectados por ciertos factores de estrés que, como la intensa radiación ultravioleta y la escasez de nutrientes disueltos en el agua, favorecen que en algunas de sus comunidades encontremos organismos muy particulares como los llamados mixótrofos. Estos, generalmente microalgas flageladas, son organismos “mitad planta-mitad animal” que pueden realizar la fotosíntesis, así como adquirir energía a través de la ingestión fagotrófica o heterotrofia. Dichos organismos utilizan al bacterioplancton como fuente de alimento cuando se comportan como heterótrofos y la radiación solar cuando lo hacen como autótrofos (Medina-Sánchez et al., 2004). Como consecuencia de ello, se da una suerte de flujo de energía entre los mixótrofos y los organismos herbívoros del plancton, que repercute en el resto de organismos y aumenta la eficiencia energética de la red trófica. Distintos experimentos y observaciones a largo plazo han puesto de manifiesto que en algunos sistemas lacustres (o lénticos) de Sierra Nevada los organismos mixótrofos están siendo desplazados por especies estrictamente autótrofas (resistentes a la radiación ultravioleta) cuando hay entradas importantes de nutrientes como el fósforo, lo que repercute negativamente en la red microbiana heterotrófica y reduce la diversidad funcional de los ecosistemas (Delgado-Molina et al. 2009; González-Olalla et al. 2018). Generalmente, las poblaciones de las especies fitoplanctónicas en estos medios oligotróficos están controladas por los nutrientes más limitantes (fósforo y nitrógeno; Villar-Argáiz et al., 2001), así como por el zooplancton que se alimenta de ellas. De hecho, estudios experimentales que simulan entradas masivas de fósforo como las que pueden tener lugar debido a la llegada del polvo sahariano (Morales-Baquero et al., 2006) ponen de manifiesto que esto es así cuando se enriquecen las lagunas (Villar-Argáiz et al., 2018). No obstante, otros estudios han puesto de manifiesto que las entradas de nutrientes de

intensidad moderada a alta no generan un mayor crecimiento en los herbívoros planctónicos como los copépodos incapaces de controlar el excesivo crecimiento de las algas (Villar-Argáiz et al., 2012). Todos estos resultados hacen pensar que mayores entradas de polvo sahariano cargado de fósforo y otros nutrientes (Morales-Baquero et al., 2006) pueden desestabilizar las redes tróficas de las lagunas prístinas de Sierra Nevada alterando las interacciones entre productores y consumidores que en ellas tienen lugar en la actualidad, lo cual podría conducir a un estado meso- o incluso eutrófico en algunas de ellas (Villar-Argáiz et al., 2012). Por tanto, vigilar y profundizar en el estudio de este tipo de interacciones puede proveernos de las herramientas necesarias para, al menos, mitigar ciertos efectos de estas u otras perturbaciones.

Si bien es cierto que en la mayoría de estos sistemas el control de la comunidad es desde abajo hacia arriba (*bottom-up control* en la terminología anglosajona), existen también importantes interacciones en las que están implicados depredadores estrictos que pueden suponer un cierto control de algunas poblaciones desde los niveles tróficos superiores (*top-down control*). No obstante, la mayoría de las interacciones depredador-presa que tienen lugar en este tipo de lagunas ocurren entre organismos de pequeño tamaño, con depredadores del macrozooplancton como copépodos o del microzooplancton como rotíferos. Algunas de las especies depredadoras involucradas poseen mecanismos de selección de presas particulares, mientras que estas últimas presentan mecanismos de defensa característicos. Uno de ellos son las espinas con las que cuentan ciertas de estas presas, que podrían reducir la susceptibilidad a ser capturadas (Conde-Porcuna y Sarma, 1995). De hecho, en otro tipo de sistemas lacustres se ha demostrado que estas espinas son inducidas por los depredadores, lo cual provocaría una menor reproducción de las hembras pero una mayor supervivencia, si bien esta estrategia parece ser específica de cada especie (Conde-Porcuna y Declerck, 1998). La aparición de defensas y contradefensas en presas y depredadores, respectivamente, es común en muchos tipos de ecosistemas, pero en las lagunas de Sierra Nevada no existen presiones selectivas recíprocas tan fuertes como para que se den estos mecanismos coevolutivos.

Además de los casos de competencia nombrados anteriormente en relación a los mixótrofos y los autótrofos (Delgado-Molina et al., 2009), existen estudios que han documentado experimentalmente (principalmente en laboratorio) este tipo de interacción a partir de organismos de otros sistemas distintos a Sierra Nevada. Un ejemplo de ello es el estudio que se llevó a cabo usando al crustáceo *Daphnia* sp. y al rotífero *Keratella* sp. como organismos modelo. En el mismo se constató que *Daphnia* sp. puede ejercer

competencia por interferencia mediante compuestos químicos que inducen una menor fecundidad y, por tanto, una menor tasa de crecimiento poblacional en los rotíferos (Conde-Porcuna, 1998). Otros estudios han puesto de manifiesto esta interacción competitiva, pero por explotación, entre dicho crustáceo y otros rotíferos, también en laboratorio (Conde-Porcuna, 2000). Por tanto, si estas interacciones ocurren también en el medio natural, posiblemente afecten a la composición de la comunidad. De hecho, en estas lagunas, la mayoría oligotróficas, sería esperable que, precisamente debido a esa escasez de nutrientes, los casos de competencia entre especies fueran frecuentes. No obstante, debemos considerar dos aspectos. Por un lado, las comunidades que observamos en el presente son el resultado de todas las fuerzas selectivas que han actuado sobre los linajes en el pasado, por lo que probablemente las que encontramos hoy sean sólo una parte de las comunidades de organismos que había hace cientos y miles de años. Por otro lado, la coexistencia es consecuencia de la existencia de mecanismos que hacen que cada especie que encontramos en las lagunas se autolimite más de lo que limita a otras especies (Adler et al., 2007; McPeck, 2017). Es, por esto, necesario realizar nuevos estudios *in situ* para poder poner de manifiesto en qué estado se encuentran las especies que coexisten en una misma laguna.

Por último, en estas lagunas de alta montaña se han documentado ciertos casos de mutualismo, concretamente entre algas verdes y cladóceros (Morales-Baquero et al., 1992; Barea-Arco et al., 2001). Las primeras actúan como epibiontes de los segundos, que se alimentan de sus estadios de dispersión. Así, las algas aumentan su movilidad, mientras que los cladóceros se nutren de sus propágulos.

INTERACCIONES BIÓTICAS EN LOS RÍOS Y ARROYOS DE SIERRA NEVADA

A diferencia de los sistemas lénticos, en los lóticos encontramos una mayor heterogeneidad en el eje longitudinal, es decir, a lo largo del curso del río, que con la profundidad, dado que pocos son los tramos fluviales que cuentan con más de un metro o dos de profundidad de la lámina de agua en Sierra Nevada. A pesar del escaso recorrido de los ríos y arroyos dentro del macizo y de que en este espacio sólo encontramos, por tanto, tramos de cabecera y tramos medios-altos, estos experimentan grandes cambios en sus características por varias razones. La primera es que muchos de ellos nacen en el núcleo silíceo, que es menos diverso que el cinturón calcáreo que le

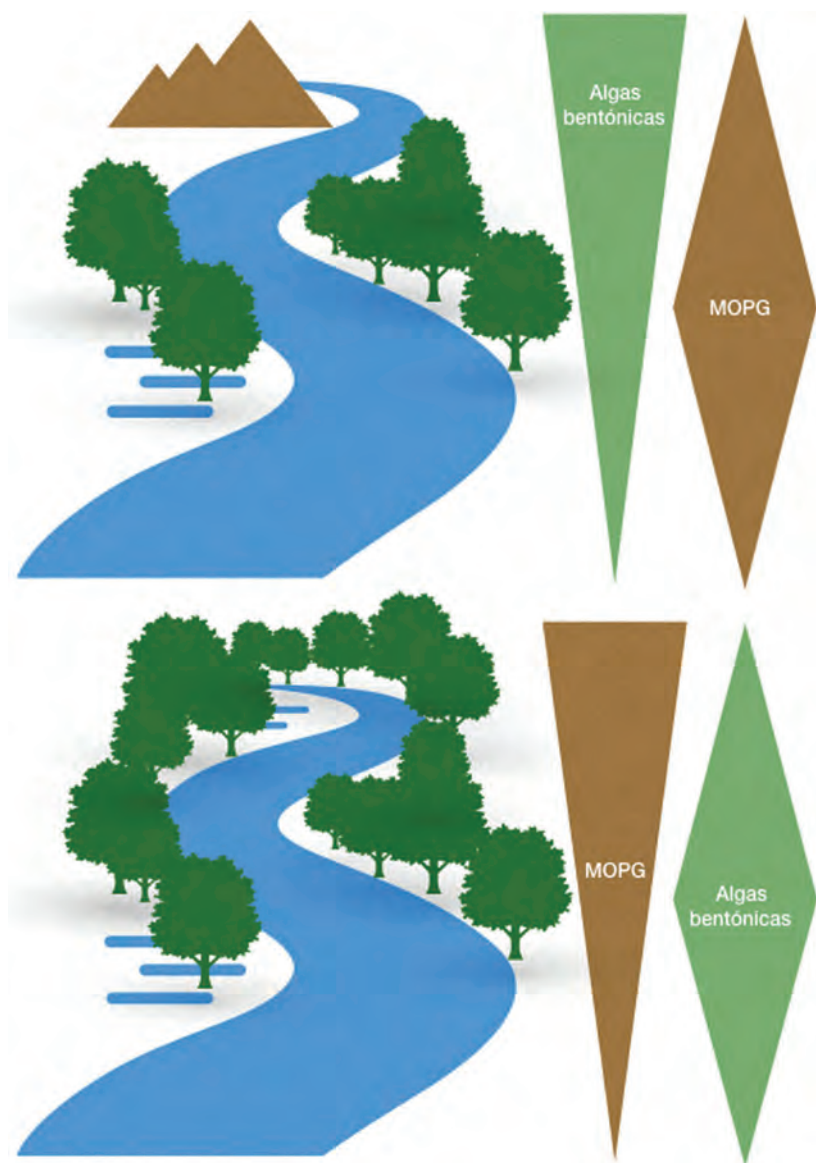


Figura 3. Esquema que representa un río que nace en Sierra Nevada (arriba) y un río que nace a más baja cota, como la mayoría que encontramos en nuestras latitudes. A la derecha de cada uno se representa la importancia relativa de materia orgánica particulada gruesa (MOPG, de origen alóctono) y la procedente de las algas bentónicas (materia orgánica de origen autóctono) a lo largo de un tramo alto, medio y bajo hipotéticos.

rodea y por el que discurren después los ríos. Otra razón es que los tramos altos se encuentran por encima del límite del bosque, por lo que las redes tróficas que encontramos en ellos se nutren de una fuente de energía/materia autóctona (a partir de algas bentónicas de distintos grupos) en lugar de alóctona. Si bien esto parece que sería lo esperable en cualquier río, en nuestras latitudes ocurre precisamente lo contrario: la mayoría de los ríos tienen un tramo alto rodeado por una densa vegetación de ribera (cuando no están alterados), que limita la producción primaria autóctona, por lo que sus redes tróficas se sustentan en la materia orgánica que procede de la zona de ribera en forma de hojas que caen al cauce (Figura 3). Todo esto, unido al hecho de que en las cabeceras y los tramos altos de los ríos de Sierra Nevada encontramos ciertas especies endémicas o relicticas que no se encuentran en tramos más bajos, hace que las interacciones en estos medios deban contar con unas características particulares, si bien son pocos los estudios que las han evaluado (o que han evaluado sus efectos) de forma directa.

Las interacciones de tipo trófico, como las de herbivoría o depredación, son las que han recibido más atención a través de estudios de la alimentación de varias especies de macroinvertebrados, los organismos que suponen una mayor biomasa en este tipo de sistemas. Por tanto, todavía queda mucho por hacer a este respecto en el macizo nevadense. No obstante, podemos extrapolar, con cautela, parte de los conocimientos que se han generado sobre interacciones bióticas en otros sistemas.

En los sistemas fluviales de Sierra Nevada encontramos grandes depredadores en los niveles más altos de la red trófica pertenecientes a dos grupos de organismos distintos: los peces y los macroinvertebrados. De entre los peces, la especie más importante es, sin duda, la trucha. Existen muchos ríos en Sierra Nevada con presencia de trucha común o autóctona (*Salmo trutta*), y es en este macizo donde la especie presenta un mayor rango y su máximo altitudinal de todo su límite meridional de distribución a escala de Europa (Larios-López et al., 2015). Este depredador puede ejercer importantes efectos sobre las poblaciones de macroinvertebrados presa de las que se alimenta, como plecópteros, efemerópteros o dípteros (Montori et al., 2006). Además, su ausencia puede desencadenar efectos cascada similares a los detectados en otras especies de peces de otros espacios protegidos (Rodríguez-Lozano et al., 2016). Esto aumenta la importancia de conservar esta especie en todo su rango de distribución y, particularmente, en Sierra Nevada, pues ya se han constatado poblaciones extintas en ríos que nacen en el macizo, si bien a cotas bajas (Larios-López et al., 2015). En niveles tróficos inferiores al que ocupa la

trucha común encontramos a los macroinvertebrados depredadores, principalmente, en Sierra Nevada, moscas de las piedras o plecópteros (orden Plecoptera). Junto a estos, en algunos ríos podemos encontrar también libélulas o caballitos del diablo (orden Odonata), si bien suelen ser menos abundantes y ubicuos que los primeros. Los plecópteros depredadores de gran tamaño y, por tanto, de altos niveles tróficos, pertenecen a dos familias concretas, los pérlicos (Perlidae) y los perlódidos (Perlodidae). En ellas encontramos algunas especies de altas cotas que sólo se hallan en zonas de mayores latitudes, como son *Perlodes microcephalus* y *Perla grandis* (Tierno de Figueroa et al., 2013), y que encuentran en Sierra Nevada su hábitat relíctico. En algunas de ellas, como en *P. microcephalus*, se ha observado que el espectro trófico es bastante amplio, por lo que su presencia ejerce efecto sobre las poblaciones de varios grupos de invertebrados (López-Rodríguez et al., 2012). Algunas de las presas más importantes de estos organismos son los quironómidos (Diptera, Chironomidae), los bétidos (Ephemeroptera, Baetidae), y algunos otros efemerópteros y plecópteros. Estas presas las encontramos en las dos principales vías de flujo de energía/materia de estos ríos y arroyos, en la vía de los herbívoros (sustentada por la producción primaria autóctona) y en la vía de los descomponedores (sustentada por la materia orgánica alóctona, principalmente hojarasca). Así, en un estudio llevado a cabo en Sierra Nevada sobre los ciclos de vida y la alimentación ninfal de varias especies de efemerópteros y plecópteros en dos ríos con regímenes térmicos diferentes, López-Rodríguez et al. (2008) encontraron que estas especies formaban parte de varios grupos tróficos funcionales, tanto de una vía como de otra. Esto sugiere que el efecto de un depredador sobre este tipo de presas puede afectar, a través de una cascada trófica, a los productores primarios, por un lado, y a la entrada de materia orgánica alóctona en la red trófica fluvial, por otro, como se ha demostrado en otros sistemas fluviales de mayores latitudes comparables a los de Sierra Nevada (e.g., Malmqvist, 1993). No obstante, esto debería ser estudiado experimentalmente en cursos fluviales de Sierra Nevada en particular, pues estudios con mesocosmos llevados a cabo en sistemas montañosos adyacentes han demostrado que estas cascadas tróficas no tienen lugar en ciertos ambientes (López-Rodríguez et al., 2018). Además, un aspecto importante sobre el que se carece de información actualmente es el efecto de los herbívoros sobre las comunidades bentónicas de algas, pues en los tramos de alta montaña son los organismos que sustentan las redes tróficas por completo. Muchos organismos fluviales, principalmente macroinvertebrados, se alimentan de estos productores primarios en mayor o menor medida (e.g., Ló-

pez-Rodríguez et al., 2008), si bien no se conoce el efecto particular de este consumo sobre la comunidad entera y sobre las poblaciones de cada una de las especies que se encuentran en estos arroyos.

Un aspecto importante en la dinámica energética de un río, como ya apuntamos anteriormente, es la entrada de la materia orgánica alóctona en la red trófica acuática. En este proceso juegan un papel determinante los microorganismos encargadas de colonizar las hojas recién caídas de las árboles de la ribera (proceso conocido como acondicionamiento), principalmente bacterias y hongos, pero también los macroinvertebrados encargados de fragmentar esas hojas y transformarlas en materia orgánica de menor tamaño. Estos organismos pertenecen al grupo funcional de los fragmentadores. El proceso entero está mediado por la acción de todos estos organismos y depende, en última instancia, de factores como la naturaleza bioquímica de las hojas, la comunidad particular y la temperatura. Se trata, por tanto, de un proceso en el que tiene lugar, en varias fases del mismo, una interacción de facilitación: primero, los microorganismos digieren parcialmente la materia orgánica y generan un recurso más asimilable para los macroinvertebrados que se alimentan de él y, segundo, estos macroinvertebrados trituran este recurso y lo convierten en materia orgánica de pequeño tamaño utilizable por los organismos colectores, ya sean de depósito (colectan la materia orgánica del lecho) o filtradores (la toman de la columna de agua). No obstante, algunos autores han sugerido que esta última facilitación no está debidamente constatada, y proponen metodologías experimentales para comprobarlo (Heard y Richardson, 1995).

Por último, cabe destacar que existen interacciones mutualistas registradas entre diversos organismos de medios lóticos como, por ejemplo, la que ocurre entre ciertos dípteros quironómidos y algunas nostocales (Brock, 1960), o entre esponjas dulceacuícolas y ciertas algas (Sand-Jensen y Peder sen, 1994), pero en Sierra Nevada no se han estudiado aún.

Como podemos observar, el ambiente particular de estos medios lóticos favorece la aparición de interacciones bióticas complejas, a lo que habría que añadir el efecto que juega la deriva (el movimiento de organismos por acción de la corriente) en estas interacciones. Este movimiento continuo de organismos entre distintos tramos del río favorece una estructura de metacomunidades (Leibold y Chase, 2018), en la que los efectos locales de una interacción se puede ver contrarrestados por la llegada o salida de individuos de esa comunidad local particular. Además, el hecho de que los medios fluviales que encontramos en Sierra Nevada sean más oligotróficos que los que encontramos en otros sistemas montañosos cercanos puede influir en la intensidad con la que se dan estas interacciones (McPeck, 2017). Por

ende, es necesario profundizar todavía mucho en el estudio de estas comunidades y de las relaciones entre los organismos que forman parte de ellas.

IMPPLICACIONES DESDE EL PUNTO DE VISTA DE LA CONSERVACIÓN: CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Si bien los ambientes en los que se desarrollan todo este conjunto de interacciones están bajo figuras de protección legalmente reconocidas y podríamos pensar que no necesitan de actuaciones adicionales, sí es necesario seguir profundizando en el estudio de dichas interacciones para determinar su resultado bajo distintos escenarios futuros. Esto cobra especial relevancia cuando consideramos los efectos probables del cambio global (y del cambio climático en particular) sobre estos ecosistemas. Bajo los escenarios previstos, en el sur de Europa las precipitaciones se reducirán (en frecuencia y cantidad), se volverán más torrenciales, la escorrentía superficial será menor y, por tanto, los períodos de sequía estival podrán aparecer incluso en ciertos medios lóticos permanentes, particularmente en la cuenca mediterránea (Filipe et al., 2013; Post, 2013). Esto reducirá los aportes de agua de origen pluvionival a los sistemas terrestres y acuáticos de Sierra Nevada, con consecuencias para sus comunidades. Bajo este prisma, los rangos de variación de los factores ecológicos abióticos principales (temperatura, humedad del suelo, caudal, oxígeno disuelto, etc.) sufrirán alteraciones, por lo que las especies que actualmente se encuentran en su óptimo rango de tolerancia a los mismos podrán verse desplazadas por aquellas que en la actualidad están en estados subóptimos. Esto propiciará cambios en las relaciones entre especies que seguramente repercutirán en la estructura y composición de cada una de las comunidades (Matías et al., 2012; McPeck, 2017) y, por tanto, en el funcionamiento del ecosistema. Por otro lado, dos respuestas previsibles de los organismos ante un cambio de temperatura (y de régimen hidrológico) son los cambios en las áreas de distribución y las variaciones en su fenología. Un ejemplo de lo primero lo encontramos ya en los tricópteros de Sierra Nevada, muchas de cuyas especies parecen haber ascendido a cotas mayores en ciertos ejes fluviales en los últimos 20 años (Sáinz-Bariáin et al., 2016). Estos cambios en la distribución de especies también están afectando a las especies vegetales, habiéndose identificado como una de las consecuencias principales de este fenómeno la aparición de contactos secundarios entre especies emparentadas que desembocarán en hibridación (Gómez et al., 2015a). Solo en Sierra Nevada ya se han iden-

tificado más de un centenar de taxa que están sujetos a este fenómeno de hibridación y a las consecuencias que de él derivan (Gómez et al., 2015a). Por otro lado, los cambios fenológicos también pueden ocurrir a escala de pocas generaciones, y pueden dar lugar a asincronías entre los integrantes de diversas interacciones. De hecho, ligeros cambios en la temperatura pueden originar estos cambios fenológicos, como se ha puesto de manifiesto en algunas especies de efemerópteros de Sierra Nevada (López-Rodríguez et al., 2008), o que se han destacado por su efecto en la construcción de las redes de interacción polinizador-planta (Santamaría et al., 2014) o de herbivoría (Hódar y Zamora, 2004). Así, especies que en la actualidad coexisten e interactúan (por ejemplo, en una interacción depredador-presa o en una polinizador-planta) pueden no hacerlo si, por efecto de la temperatura, una de las dos adelanta o retrasa su desarrollo con respecto a la otra. Asimismo, pueden aparecer nuevos actores en las interacciones si, por ejemplo, ciertos organismos como la trucha u otros como insectos polinizadores o herbívoros de baja montaña, son capaces de ascender a mayores altitudes como consecuencia de dicho aumento de temperatura, lo que repercutirá de manera importante en el conjunto de las comunidades. Por otro lado, ciertas especies relicticas se encuentran ya acantonadas en las altas cumbres de Sierra Nevada, donde encuentran las condiciones necesarias para su desarrollo. Cambios en las condiciones de temperatura y precipitación en los medios que habitan pueden hacer, por tanto, que ya no sean capaces de tolerar las nuevas condiciones y que desaparezcan de ciertas redes de interacción, con la repercusión que eso tendría en la comunidad. Precisamente muchos de los depredadores macroinvertebrados que encontramos en los niveles más altos de las redes tróficas acuáticas son poco tolerantes a los cambios de temperatura y precisan valores bajos de este factor para sobrevivir. Asimismo, los cambios de temperatura, así como ciertas perturbaciones antrópicas, pueden jugar un papel relevante en la composición de la comunidad vegetal de ribera, de modo que ésta vea alterada su composición y/o estructura. Dado que los tramos medios de los ríos de Sierra Nevada se nutren principalmente de la materia orgánica que se genera en estas zonas ribereñas, estos cambios pueden disminuir la eficiencia con la que este recurso entra en las redes tróficas, lo cual tiene consecuencia a escala de ecosistema.

Aunque la pérdida de diversidad taxonómica es un fenómeno muy importante a tener en cuenta en el desarrollo de estrategias de conservación, la pérdida de interacciones ecológicas puede ser menos evidente a corto plazo, especialmente en especies de elevada longevidad que podrían persistir en la comunidad durante un tiempo a pesar de haber perdido sus po-

linizadores o dispersores (fenómeno conocido como “deuda de extinción”) y por tanto sus poblaciones dejan de ser viables a medio plazo. En consecuencia, examinar las interacciones que afectan la demografía y viabilidad de las poblaciones es una prioridad para la biología de la conservación. Es, por tanto, necesario identificar las especies clave (*sensu* Paine, 1966) que requieren una prioridad en su conservación, así como las interacciones en las que desarrollan un papel más importante y el posible efecto de su desaparición. Asimismo, debemos evaluar el efecto que puede tener la llegada de nuevas especies a comunidades de cotas más altas y, en definitiva, seguir adquiriendo información sobre las interacciones que tienen lugar entre diferentes organismos y su repercusión en los procesos ecosistémicos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Javier Valverde el haber facilitado las fotografías de polinizadores sobre *E. mediohispanicum*. Además agradecen a J. Manuel Tierno de Figueroa, José M. Conde-Porcuna y Manuel Villar-Argaiz por sus comentarios críticos sobre las versiones preliminares de este trabajo. M.A. ha sido financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España por medio de uno de sus proyectos para Jóvenes Investigadores sin vinculación o con vinculación temporal (CGL2014-59886-JIN) y L.M. mediante un contrato del V. Investigación de la U. Jaén (EI_RNM4_2017).

Aerobiología y conservación

Paloma Cariñanos¹, Jose A. Algarra² y Consuelo Díaz de la Guardia¹

Resumen

En este estudio se utiliza la Aerobiología como una herramienta aplicada al conocimiento y a la conservación de determinadas especies y comunidades vegetales anemófilas en Sierra Nevada. Nos hemos basado en los registros aerobiológicos obtenidos con dos captadores volumétricos tipo *Hirst*, uno situado en el termotipo mesomediterráneo y otro en el oromediterráneo. El espectro polínico analizado indica que existe una gran variedad de taxones anemófilos y permite conocer, utilizando el polen en la atmósfera como bioindicador, los diferentes factores que inciden en la floración de las especies, además de evaluar el estado de conservación de sus poblaciones. Los resultados muestran que a medida que se asciende, los taxones habituales en el entorno urbano y periurbano de las zonas basales son sustituidos por otros característicos de las altas cumbres, algunos endémicos como es el caso de las especies del género *Artemisia* L., o las especies de gramíneas que conforman los pastizales de montaña. Incluso posibilita el análisis del efecto que tienen sobre las emisiones polínicas tanto los parámetros meteorológicos, como los Programas de Recuperación de especies amenazadas implementados. Se observa como las temperaturas y el aporte hídrico de las precipitaciones son las variables que mayor influencia tienen sobre el periodo fenológico de las especies y el índice polínico registrado. Dada su relevancia en Sierra Nevada, el viento y la nieve son también parámetros de interés para las especies de alta montaña. Estos análisis constituyen un potente indicador de gran interés para conocer los efectos del cambio climático sobre las especies endémicas y comunidades vegetales que viven en Sierra Nevada.

Palabras clave: Aerobiología, polen, vegetación, conservación, Sierra Nevada

1. Departamento de Botánica, Universidad de Granada

2. Jardín Botánico Detunda-Cueva de Nerja, Agencia de Medio Ambiente y Agua de Andalucía. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible

Autor para correspondencia: palomacg@ugr.es

Introducción

El conocimiento del espectro polínico atmosférico se hace cada vez más necesario debido a que esta información nos ayuda a conocer la viabilidad y el estado de desarrollo fenológico de las comunidades vegetales de un área, su diversidad y estado de conservación. Este estudio aerobiológico se centra en el análisis de los diferentes tipos polínicos aerovagantes registrados en la atmósfera de Sierra Nevada, en los termotipos mesomediterráneo y oromediterráneo, con el objetivo de realizar una caracterización del aerosol biológico derivado de su flora y vegetación. Al comparar las series de datos se pueden observar las variaciones cuantitativas y cualitativas existentes entre los registros polínicos de ambas áreas, relacionados con las condiciones ambientales propias de cada territorio. Uno de los factores que más influencia tiene sobre los registros polínicos son los parámetros meteorológicos locales de ambas zonas, que afectan al desarrollo fenológico de las distintas especies y comunidades vegetales y, por tanto, sobre la producción y emisión de polen durante el periodo de floración. Por otro lado, se han aplicado los resultados obtenidos en la implementación del Plan de Recuperación y Conservación de Altas Cumbres de Especies Andalucía (Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio), valorando las emisiones de polen de estas nuevas plantaciones.

Comunidades vegetales y flora de interés aerobiológico en Sierra Nevada

La estrategia de polinización anemófila no es la más extendida en la mayoría de las especies de plantas mediterráneas. Sin embargo, en la alta montaña puede estar presente en casi un 30% de los taxones (Cariñanos et al., 2013), e incluso ser predominante en algunas comunidades vegetales. Desde un punto de vista aerobiológico, las comunidades vegetales más extendidas en el termotipo mesomediterráneo (600-1500 m de altitud) son los encinares (*Quercus rotundifolia* Lam.), pudiendo llegar hasta el termotipo supramediterráneo (1500-1900 m de altitud), sobre sustratos ácidos o básicos. Estos bosques van acompañados de enebrales de enebro de miera (*Juniperus oxycedrus* L. subsp. *oxycedrus*) en las zonas más secas, y de quejigos (*Q. faginea* Lam.) en las zonas más húmedas (Blanca et al., 2001), todas ellas especies anemófilas que enriquecen el espectro polínico. En las zonas de mayor degradación se desarrollan los espartales (*Macrochloa tenacissima* (L.) Kunth), junto a otras especies de gramíneas con la misma morfología polínica, pero con un periodo de floración que puede extenderse desde principios de pri-

mavera hasta mediados del verano. Además, se observan comunidades ruderales de *Artemisia campestris* L. y *A. barrelieri* Besser. En zonas de mayor altitud (entre 1200-1900 m), sobre sustrato silíceo y en barrancos, aparecen los robledales (*Q. pyrenaica* Willd.), acompañados de otras especies como abedules (*Betula pendula* subsp. *fontqueri* (Rothm) G. Moreno y Peinado, arces (*Acer opalus* subsp. *granatense* (Boiss.) Font Quer y Rothm.), fresnos (*Fraxinus angustifolia* Vahl.) y castaños cultivados (*Castanea sativa* Mill.); en los pastizales de estas zonas es frecuente la especie *Festuca elegans* Boiss.

En Sierra Nevada, el límite de presencia de los árboles se encuentra aproximadamente en los 2450 m, siendo los pinares de *Pinus sylvestris* L. y ocasionalmente *P. uncinata* Raymond ex A.DC (este último alóctono, utilizado en reforestaciones), los que forman los bosques de mayor altitud (Molero y Marfil, 2017). En zonas como el Trevenque destacan pinares de *P. sylvestris* y *P. nigra* subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco. Ya en el termotipo oromediterráneo (1900-2900 m de altitud), la vegetación dominante es un denso matorral pulvinular y rastrero de enebro común (*Juniperus communis* L.) y sabinas (*J. sabina* L.), acompañados de pastizales de *Festuca indigesta* Boiss., y otras gramíneas. En el termotipo crioromediterráneo (por encima de los 2900 m) se sitúa la geopermaserie *Erigeronton frigidi-Festuco clementei* sobre sustrato silíceo (Molero y Marfil, 2017), compuesta de un pastizal psicroxerófilo de gramíneas endémicas como *Festuca clementei* Boiss., *Trisetum glaciale* (Bory) Boiss., *Festuca pseudoeskia* Boiss., etc., junto a *Artemisia granatensis* Boiss., y otras especies entomófilas, todas ellas bien adaptadas a condiciones climáticas extremas. Además, alrededor de los cursos de agua existe un pastizal húmedo en verano, que forman las comunidades de borreguiles, en las que destacan *Nardus stricta* L., *Festuca iberica* (Hack.) K.Richt., *Plantago nivalis* Boiss., *Agrostis nevadensis* Boiss., etc. Este pastizal de alta montaña es considerado como una fuente importante de emisión de polen a la atmósfera. En la vegetación de ribera abundan las especies anemófilas como *Populus alba* L., *P. nigra* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Salix atrocinerea* Brot., *S. pedicellata* Desf., *S. fragilis* L. y *Ulmus minor* Mill., entre otros taxones.

Efecto de los parámetros meteorológicos sobre la fenología de las comunidades vegetales

La influencia de los parámetros meteorológicos sobre la polinización es compleja, ya que interviene en todo el proceso de antesis, así como en la liberación/dispersión de granos de polen. Numerosos estudios señalan que la

temperatura es el factor ambiental más importante para determinar el comienzo de la floración y consecuentemente el periodo de polinización. La temperatura actúa sobre el inicio de la floración, ya que para que ésta se inicie es necesario que se alcance un umbral de temperatura adecuado, diferente para cada especie. Algunos autores señalan que las especies arbóreas, después de un periodo de dormancia, en el que han acumulado un determinado número de horas de frío (*chilling sensu* Alba-Sánchez, 1997), necesitan de un requerimiento de calor genéticamente establecido para el desarrollo de las yemas florales (Frenguelli et al., 1991). Otro de los parámetros más relevantes es la precipitación, que depende de la época del año. Se ha comprobado una influencia directa entre las precipitaciones previas a la polinización y la producción de polen en diversas especies, con una respuesta más inmediata en las especies herbáceas que en las leñosas (Cariñanos et al., 2004).

El viento es uno de los parámetros meteorológicos más destacados en Sierra Nevada (Algarra et al., 2019), por lo que se convierte en un elemento fundamental en la polinización de muchas especies. La dirección y velocidad del viento influyen notablemente en la composición del espectro polínico, dependiendo de la vegetación que exista en la dirección del viento dominante, así como las ráfagas que actúan como vector de dispersión del polen a otros estratos de la atmósfera. Medida como radiación, la insolación, solar facilita la apertura de las anteras, mientras que la nieve, por un lado, funciona como reservorio de agua y, por otro, mantiene el suelo en condiciones de humedad adecuada para que el crecimiento de las especies de alta montaña se desarrolle de forma óptima (Algarra et al., 2019).

Análisis aerobiológico en Sierra Nevada: resultados de dos captadores

El análisis aerobiológico se ha realizado siguiendo el protocolo de manejo y funcionamiento de las estaciones aerobiológicas de la Red Española de Aerobiología (Galán et al., 2007). Se han utilizado captadores volumétricos (Hirst, 1952) que succionan el aire a razón de 10 l/minuto (Figura 1). Las partículas contenidas en el aire quedan impactadas sobre una cinta impregnada con una sustancia adhesiva. Posteriormente, tras el montaje de las muestras en el laboratorio, se observan al microscopio óptico y se procede a la identificación cualitativa y cuantitativa de todos los tipos polínicos, expresando los resultados en granos de polen/m³ de aire/día (Galán et al., 2007). Uno de los captadores está situado en la ciudad de Granada, (680



Figura 1: Muestreadores volumétricos de succión tipo Hirst instalados en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada (izquierda) y Albergue Universitario en Sierra nevada (derecha).

m de altitud), con un radio de influencia de 50 km, por lo que se muestrea la zona basal de Sierra Nevada, el periodo de muestreo fue 1992-2018. El otro captador está instalado en las dependencias del Albergue Universitario (Peñones de San Francisco, 2500 m de altitud), gracias a las campañas SLOPE I y II (*Lidar Aerosol Profiling Experiment*), llevadas a cabo por el Grupo de Física de la Atmósfera del Instituto Interuniversitario de Investigación del Sistema Tierra (IISTA-CEAMA), se pudo muestrear en los años 2016 y 2017. El periodo de muestreo ha comprendido desde el 15 de junio al 25 de septiembre de ambos años.

Los resultados obtenidos del muestreo aerobiológico realizado en la ciudad de Granada muestra un patrón de concentración de polen con dos picos destacados a lo largo del año, uno hacia finales del invierno y otro claramente primaveral (Figura 2). Con bastante frecuencia desde principios de enero se detecta el polen de Cupressaceae, durante los primeros meses estos registros se deben al polen de los cipreses (*Cupressus sempervirens* L. y *C. arizonica* E. L. Greene) que son muy utilizados como ornamentales en Granada y todos los pueblos del área metropolitana, con concentraciones

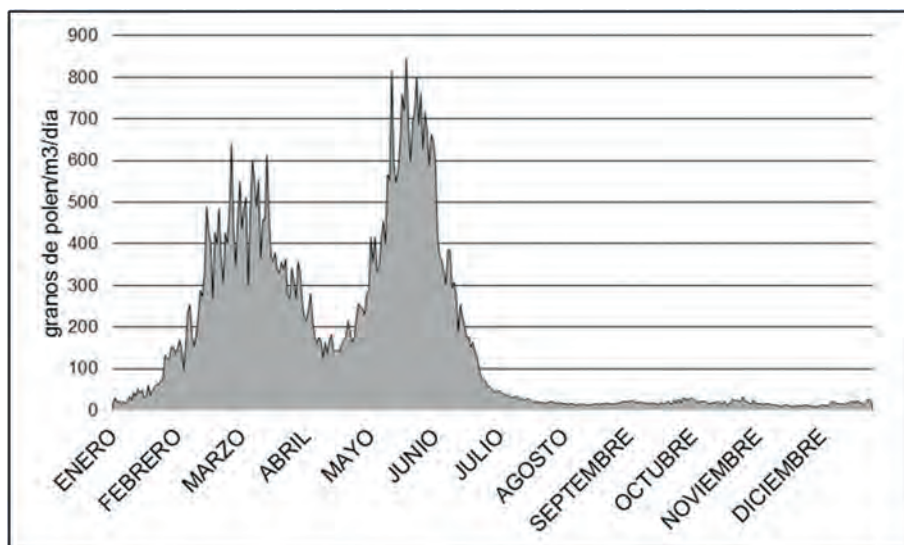


Figura 2: Datos medios diarios de la concentración de polen en la atmósfera de la ciudad de Granada durante el periodo comprendido entre 1992-2018.

que pueden llegar a alcanzar los 2000 granos/m³ de aire y van disminuyendo durante el mes de marzo. El tipo polínico *Platanus* se registra desde principios del mes de marzo hasta finales del mismo mes, presenta por lo tanto un periodo de polinización muy corto y los valores que alcanza están cercanos a los 1000 granos de polen/m³ de aire, también su utilización es como ornamental. Los álamos polinizan durante marzo hasta mediados de abril, sus registros oscilan entre 50-60 granos/m³ de aire diarios, polen que procede de las frecuentes choperas de los alrededores de Granada. En el mes de abril destaca el polen correspondiente al tipo polínico *Quercus*, que se prolonga en la atmósfera hasta junio, su comportamiento aerobiológico es bastante irregular, con algunos picos de 350 granos/m³ de aire en el mes de mayo, las precipitaciones frecuentes en el mes de abril hacen que alternen días de niveles altos con descensos bruscos. El periodo de polinización de las especies de *Pinus*, es bastante amplio, comienza a finales de marzo y se prolonga hasta junio, sus valores oscilan entre 200-300 granos/m³ de aire y su comportamiento es bastante irregular (De Linares et al., 2017), debido a que los pinares están alejados del captador y sus niveles van a depender de la dirección del viento dominante. En los meses

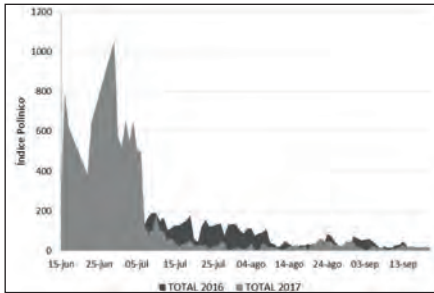


Figura 3: Datos medios diarios de la concentración de polen registrados en el muestreador de Sierra Nevada durante el periodo 15 de junio a 15 de septiembre de 2016 y 2017.

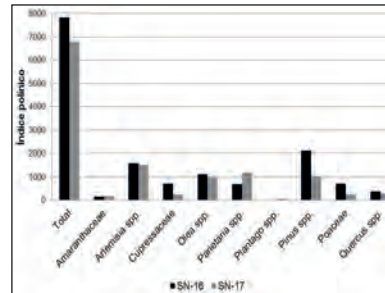


Figura 4: Índice polínico de los principales tipos polínicos registrados en el muestreador de Sierra Nevada durante 2016 y 2017.

de mayo y junio se muestrean numerosos tipos polínicos, típicamente primaverales, como *Poaceae*, *Plantago*, *Parietaria*, etc., destacando en este periodo el tipo polínico *Olea* correspondiente a los extensos cultivos de olivos (*Olea europea*) presentes en la provincia de Granada y que alcanzan la base de Sierra Nevada, las concentraciones de este tipo polínico alcanzan los 2000 granos/m³ de aire (Díaz de la Guardia et al., 2003).

Como puede observarse en la Figura 2, los registros aerobiológicos son mínimos durante el verano, es durante este periodo cuando tiene lugar la floración de las especies que viven en los pisos bioclimáticos más altos de Sierra Nevada (Figura 3). A partir del muestreo aerobiológico realizado durante los periodos estivales de 2016 y 2017, se pudo observar la dinámica seguida por las emisiones de polen. En líneas generales, se observaron diferencias significativas tanto en valores cuantitativos (13.5% inferiores en 2017), como en el número de taxones registrados. Si bien, en ambos años hubo similitudes en cuanto a los taxones mayoritarios, *Olea*, *Pinus*, *Cupressaceae*, *Poaceae*, *Quercus*, *Parietaria*, *Artemisia*, *Amaranthaceae*, *Rumex* y *Plantago* (Figura 4), en cada año se registraron algunos tipos polínicos particulares. Así, en 2016 se registraron de forma esporádica ciertas cantidades de polen de *Brassicaceae*, *Ericaceae*, *Cyperaceae* y *Populus* (Uresti, 2017), mientras que en 2017 se registró la presencia de *Apiaceae*, *Celtis*, *Echium*, *Ephedra*, *Liliaceae*, *Malvaceae*, *Salix* y *Tilia* (Irimia, 2018), que llaman la atención al ser algunas de ellas especies de polinización entomófila, poco frecuentes en los muestreos aerobiológicos.

Los tipos polínicos más abundantes correspondieron a plantas mejor representadas en este entorno, como son las del género *Artemisia*, las del género *Juniperus* (Cupressaceae), *Pinus sylvestris* L. y gramíneas. *Pinus* es el tipo polínico que más contribuye al espectro, dada las extensas poblaciones que hay en las proximidades del lugar de muestreo. En 2016 llegó a registrarse un pico diario de 406 granos de polen/m³ de aire. También se registraron valores de polen de Cupressaceae más elevados en 2016 con 708 granos de polen en total, que en 2017 con tan sólo 248 granos de polen. Las condiciones climáticas fueron también más favorables para la floración de las especies herbáceas, ya que mientras que en 2016 se registraron 177 mm durante los meses primaverales, esta cantidad fue de tan sólo 20,2 mm en 2017. En el caso de *Artemisia*, este aporte hídrico propició unos registros superiores a los 50 granos de polen/m³ de aire/día en varias ocasiones en 2016 (Uresti, 2017; Irimia, 2018). Estas condiciones climáticas fueron también determinantes para que los registros de polen de *Quercus* en 2016, vinculados en estas fechas a *Q. pyrenaica* Willd, fueran moderados, pero con una presencia más dilatada en el tiempo. *Parietaria* y *Plantago* fueron los dos tipos polínicos que registraron concentraciones ligeramente más elevadas en 2017, lo que puede estar relacionado con el mantenimiento de las condiciones de humedad edáfica necesarios para su floración.

Aerobiología aplicada a la Conservación de flora y vegetación en Sierra Nevada

Destacamos los trabajos realizados con dos grupos vegetales en esta sierra, cuyos datos aerobiológicos han puesto de manifiesto tanto la dinámica reproductiva que algunas especies han seguido en las últimas décadas, como su tendencia y respuesta ante las expectativas de cambio ambiental futuro.

GÉNERO ARTEMISIA

La dinámica seguida por las emisiones de polen de las especies de este género en la zona (periodo 1992-2011), algunas de ellas en grave riesgo de amenaza (*Artemisia granatensis* Boiss., *A. alba* subsp. *nevadensis* (Willk.) Blanca & C. Morales y *A. umbelliformis* Lam.), fueron relacionadas con las condiciones climáticas registradas en esa serie de años (Cariñanos et al., 2013), obtenidos a partir de la estación La Arquilla (AEMET), ubicada a 2000 m de altitud. Además, se tuvieron en cuenta las acciones a cargo del Plan de Re-

cuperación y Conservación de Altas Cumbres de Especies Andalucía (Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio) implementadas durante un periodo de 10 años, abarcando las actuaciones desde el 2001 (en un inicial proyecto LIFE), hasta el año 2010. Este análisis se centra únicamente en aquellos casos donde hay un incremento del número de efectivos (mediante siembra o plantación) de algunas especies de este género en la zona de influencia del captador de polen.

Una vez establecida la curva de valores medios diarios, se estableció el periodo correspondiente a la floración estival de las especies presentes en la sierra: *A. absinthium* L., *A. alba* subsp. *nevadensis*, *A. chamaemelifolia* Vill., *A. granatensis*, *A. umbelliformis* y *A. campestris* subsp. *glutinosa* (DC) Batt. A excepción de esta última, que habita desde prácticamente el nivel del mar hasta el oromediterráneo, todas ellas crecen en el termotipo supramediterráneo y/o superiores. Se consideran raras o muy raras en la zona (Tabla 1).

La serie histórica señala que la floración tuvo lugar, en general, desde mediados de julio y finales de septiembre (Figura 5). Aunque se detectó la tendencia hacia mayores temperaturas estivales, se observó a lo largo de toda la serie, un cierto retraso en el inicio de la floración y un adelanto en el final de la misma. Esto provocó un acortamiento del periodo de floración, fenómeno que se repite en otros taxones de esta zona. Sin embargo, si se compara con otras regiones europeas, parece ocurrir lo contrario, el periodo en estas últimas se vuelve más amplio. Esta diferencia podría explicarse por la especificidad de hábitat de los endemismos del género *Artemisia* en Sierra Nevada (v.g. *A. granatensis* o *A. alba* subsp. *nevadensis*). Por otra parte, también se ha detectado un retraso significativo en el pico de máxima producción de polen, desplazándose ese pico de mediados de agosto a septiembre. Este fenómeno estuvo significativamente influenciado por variables meteorológicas como precipitaciones y temperaturas durante los meses inmediatamente anteriores a la floración. Debido al carácter anemófilo de estas especies, la dirección y velocidad del viento también fueron parámetros relevantes y con una alta correlación con el polen registrado.

Los programas de recuperación implementados para tres especies: *Artemisia granatensis*, *A. alba* subsp. *nevadensis* y *A. umbelliformis*, medidas que incluyen la siembra directa y plantación, demuestran que estas actuaciones de recuperación de las poblaciones, llevaron a una recuperación del índice de polen en los dos últimos años, especialmente cuando se utilizan plántulas, adaptándose mejor que las semillas a las condiciones ambientales (Cariñanos et al., 2013). Otra característica que ha revelado el análisis de los recuentos de polen es el aumento sostenido hasta dos años después del momento de las plantaciones, lo cual concuerda con otras experiencias

Tabla 1: Principales características de las especies de Artemisia en Sierra Nevada (Blanca et al., 2009). Biotipo: Forma de vida, Ch.sf.: Caméfito sufruticoso; Ch.caesp.: Caméfito cespitoso; Distribución: ra: rara; rr: muy rara; fr: frecuente. Raza: Distribución geográfica, N= reducida, W= amplia; Especificidad de hábitat: B=variado, R=restringido; Tamaño poblacional: L= algunas poblaciones grandes; S= siempre reducido; Categorías IUCN: LC: Preocupación Menor, VU: Vulnerable; EN: En peligro; CR: En peligro crítico. Principales amenazas: 1: causas naturales; 2: sobrepastoreo; 3: fuego; 4: colecta.

TAXON	Biotipo	Floración	Hábitat	Piso bioclimático	Distribucion	Nº Ind.	Raza	IUCN Category (Mean threats)
<i>Artemisia absinthium</i> L.	Ch.sf	VII-VIII	Ruderal en zonas montañosas (1700-2600m)	Supra-Oro	Europa, SW Asia, N Africa. Sierra Nevada (ra)	Sin datos	WBL	LC
<i>Artemisia alba</i> Turra subsp. <i>nevadensis</i> (Wilk.) Blanca & C. Morales	Ch.sf.	VII-IX (X)	Matorral almohadillado y canchales (1800-2300 m)	Supra-Oro	Sierra Nevada, Sierra de Baza (rr)	<200	NBS	EN (1,2)
<i>Artemisia chamaemelifolia</i> Vill.	Ch.sf	VIII-X	Matorral almohadillado (1800-2500m)	Supra-Oro	Submediterránea. Sierra Nevada Oriental (rr)	<200	WBS	VU (1,2)
<i>Artemisia granatensis</i> Boiss.	Ch.caesp.	VII-IX	Roquedos y pedregales (2700-3400 m)	Oro-Crioro	Sierra Nevada (rr)	<3000	NBS	CR (2,4)
<i>Artemisia umbelliformis</i> Lam.	Ch.caesp.	VII-VIII	Gieras de zonas húmedas (2800-300m)	Oro-Crioro	Alpes, Apeninos, Pirineos, Sierra Nevada (rr)	<500	WBS	EN (1,2,4)

<i>Artemisia campestris</i> <i>L. subsp. glutinosa</i> (Besser) Batt.	Ch.sf	VII-I	Matorral ni- trificado (0- 2300m)	Thermo-Oro	W Región Mediter- ránea (fr)	NK	WBL	LC
<i>Artemisia barrelieri</i> Besser	Ch.sf	III-V	Matorral ni- trificado (50- 1300m)	Thermo- Meso	S, E península ibérica (fr.)	NK	WBL	LC
<i>Artemisia herba-alba</i> Asso	Ch.sf	IX-III	Matorral ni- trificado (0- 1500m)	Thermo- Meso	S, W Región Medi- terránea (fr)	NK	WBL	LC

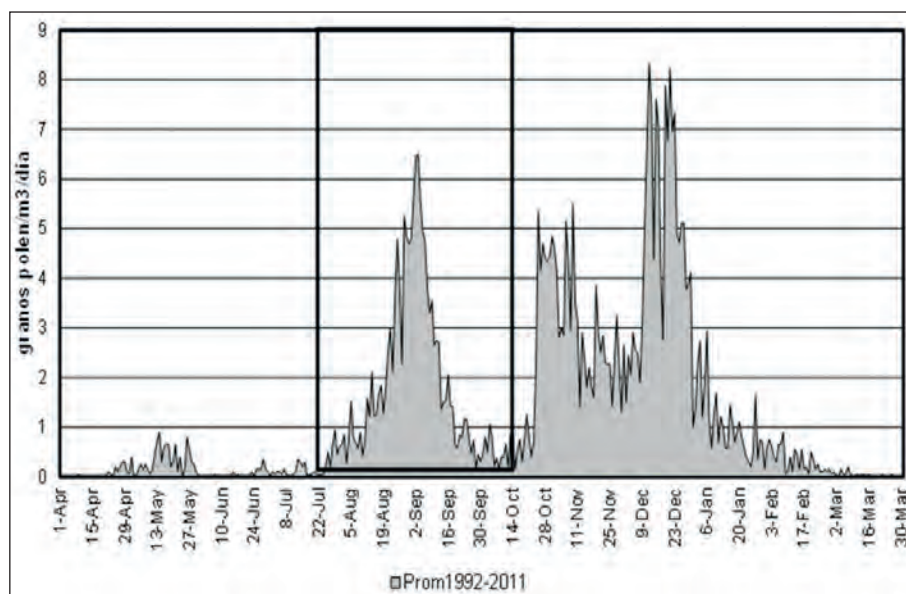


Figura 5: Valores medios diarios del polen de *Artemisia* registrado en la atmósfera de Granada, 1992-2011 (tomado de Cariñanos et al., 2013).

con *Artemisia*, ya que al ser especies anuales o plurianuales, es posible que los registros de polen se detecten a partir de 2 o 3 temporadas posteriores al momento de la plantación.

FAMILIA POACEAE

Las gramíneas están representadas en Sierra Nevada por unas 200 especies (2% del total de la familia *Poaceae*), siendo muy frecuentes en todas las comunidades del macizo montañoso. Algunas de ellas se encuentran amenazadas (14 taxones), e incluso, 7 de ellas protegidas legalmente (Blanca et al., 2001). En cuanto a su distribución, están presentes tanto en hábitats naturales como antropizados, desde las zonas basales hasta las cumbres más elevadas. Algunos de los géneros más destacados de la familia *Poaceae* en la sierra son *Poa*, cuya especie *Poa annua* L. está presente en todos los pisos bioclimáticos, y los géneros *Festuca* L., *Bromus* DC. y *Stipa* L., con un número de especies superior a 10 todos ellos. La distribución

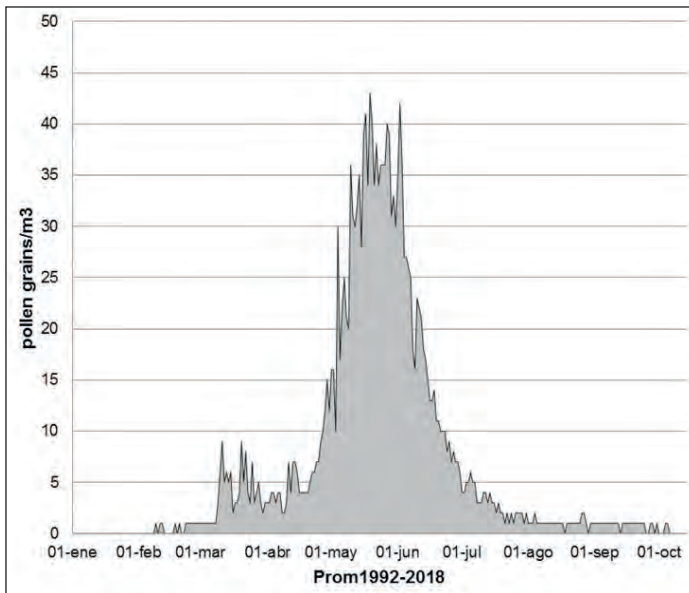


Figura 6: Valores medios diarios del polen de Poaceae registrado en la atmósfera de Granada, 1992-2018 (tomado de Algarra et al., 2019).

altitudinal que presentan las diferentes especies va a generar una curva anual de polen de gramíneas, donde se puede diferenciar varios periodos correspondientes a la floración de las especies en los distintos pisos bioclimáticos (Figura 6). Así, entre febrero y mayo, se registra el polen de las especies que crecen en los pisos bioclimáticos inferiores. A partir de mayo se inicia la antesis de los taxones que crecen en los pisos bioclimáticos más elevados, con valores máximos a partir de la segunda quincena de julio. En líneas generales, la floración de las especies de gramíneas de las zonas más montañas suele durar una media de 60 días, el índice polínico medio está en torno a los 1950 granos de polen, y pueden registrarse valores medios diarios de unos 40 granos de polen/m³ de aire (Algarra et al., 2019).

Contar con una serie de datos de polen de considerable extensión, permite analizar los factores que mayor incidencia tienen sobre los niveles de polen registrados, como la probable influencia de dos grupos de variables: parámetros hidrometeorológicos, con especial atención a la dinámica de la nieve en particular, y factores antropogénicos.

En relación al grupo de variables hidrometeorológicas, los parámetros de temperatura y disponibilidad de agua son los que tienen mayor incidencia sobre los registros de polen en los pisos bioclimáticos inferiores, pero a medida que se asciende, son otros los parámetros que muestran su influencia. Al explorar la posible relación con algunas de las variables meteorológicas características de la alta montaña, se encontró que las más influyentes para un desarrollo fenológico óptimo eran la radiación (global y directa), la fracción de superficie cubierta de nieve y el número de horas diarias en que las temperaturas superan los 0°C. De todas las variables, la fracción de superficie cubierta por nieve apareció como la más destacada y significativa, además de señalar la importante adaptación de este grupo a la presencia de nieve en las cumbres; ésta puede ser explicada por la cantidad de agua disponible para las plantas por su fusión, algo determinante para una adecuada floración en estas especies. En cuanto a los factores antropogénicos, los cambios en el uso del suelo experimentados en la zona en las últimas décadas se señalan como los de mayor impacto y, de ellos, la pérdida de algunos de los hábitats preferentes para las comunidades de gramíneas. El incremento de la superficie forestal debido a reforestaciones de *Pinus sylvestris* L., así como las pérdidas de superficie de algunas tipologías de suelo en las que se asientan algunas comunidades de gramíneas, han tenido un impacto sobre las emisiones de polen, registrándose un descenso en el índice polínico en los últimos años, y poniendo de relieve los factores que mayor incidencia tienen.

Conclusiones

Las emisiones de polen obtenidas a partir de los muestreos aerobiológicos, cumplen una función como bioindicador muy útil a la hora de conocer el comportamiento de las comunidades vegetales, e incluso, en su nivel de mayor detalle, de las propias especies amenazadas. Además, estos análisis polínicos pueden ser utilizados para conocer los efectos del cambio climático sobre las especies endémicas y comunidades vegetales que viven en Sierra Nevada, así como los posibles cambios antrópicos. La viabilidad de las poblaciones sujetas a Planes de Recuperación queda manifiesta por un aumento en las emisiones de polen de dichas especies.

Funcionamiento de la vegetación y diversidad funcional de los ecosistemas de Sierra Nevada

Beatriz P. Cazorla^{1,2}, Javier Cabello^{1,2}, Julio Peñas^{1,3},
Emilio Guirado¹, Andrés Reyes^{1*} y Domingo Alcaraz-Segura^{1,3,4}

**In memoriam:*

A Andrés Reyes, por cada momento contigo, grande en todos los sentidos. Gracias mil y una veces. Te sentimos muy cerca, amigo, eso nunca cambiara.

Resumen

La Biología de la Conservación se enfrenta al desafío de salvaguardar los procesos ecológicos que sustentan la biodiversidad. Este capítulo caracteriza los patrones de funcionamiento de los ecosistemas de Sierra Nevada, proporcionando además la primera caracterización de la diversidad funcional a nivel de ecosistema realizada en Sierra Nevada. Para caracterizar el funcionamiento de los ecosistemas utilizamos el enfoque basado en Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFEs), parches de la superficie terrestre que poseen dinámicas similares en los intercambios de materia y energía entre la biota y el ambiente físico. Los TFEs se identificaron a partir de tres atributos funcionales del dosel vegetal relacionados con la producción primaria, estacionalidad y fenología del ecosistema, derivados del índice de espectral de vegetación EVI (*Enhanced Vegetation Index*) para el periodo 2001-2016. El funcionamiento de los ecosistemas nevadenses muestran un claro patrón altitudinal caracterizado por un descenso de la productividad de los ecosistemas y un aumento en la estacionalidad con la altitud. Excepto en el extremo oriental termomediterráneo, donde a pesar de ser cotas de menor

1. Centro Andaluz para la Evaluación y Seguimiento del Cambio Global (CAESCG), Universidad de Almería

2. Departamento de Biología y Geología, Universidad de Almería

3. Departamento de Botánica, Universidad de Granada

4. iecolab. Instituto Interuniversitario para la Investigación del Sistema Tierra en Andalucía, Universidad de Granada

Autora para correspondencia: b.cazorla@ual.es

altitud, la productividad también es baja y la estacionalidad alta. La riqueza de TFEs es mayor en la media montaña, descendiendo con la altitud, a la vez que aumenta la rareza de TFEs. El empleo de los TFEs como entidades biológicas permite analizar los patrones espaciales del funcionamiento, su diversidad funcional y la variabilidad interanual en la diversidad funcional a nivel de ecosistema, revelando la existencia de puntos calientes de riqueza y rareza funcional en Sierra Nevada.

Palabras clave: Funcionamiento ecosistémico, teledetección, Tipos Funcionales de Ecosistemas, Sierra Nevada.

Introducción

La biodiversidad de cualquier área es susceptible de ser estudiada a través sus tres dimensiones, composición, estructura y función, y a todos los niveles de la organización biológica, desde los genes, individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas, hasta los paisajes y ecorregiones (Noss, 1990). Mientras que el estudio de los aspectos estructurales y composicionales de la biodiversidad (como la fisionomía de la vegetación o la composición florística) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Stephenson, 1990) han contado tradicionalmente con una gran atención, no ocurre lo mismo con la dimensión funcional, cuyo análisis es mucho más reciente y requiere aún de un mayor desarrollo metodológico (e.g., Cabello et al., 2012a). Esta dimensión de la biodiversidad engloba a los procesos ecológicos y evolutivos que tienen lugar en el ecosistema, desde los intercambios de información (por ejemplo, el flujo de genes) hasta los intercambios de materia y energía entre la biota y el ambiente (Jax, 2010). Si atendemos a los niveles más altos de la organización biológica, por ejemplo, el funcionamiento de la vegetación, vemos que este ha sido escasamente estudiado en comparación con su composición y estructura (Soulé y Wilcox, 1980). De hecho, desde los inicios de la Biología de la Conservación, se viene apelando a la necesidad de incorporar los procesos ecológicos y funciones de los ecosistemas a las prácticas de conservación tradicionales, basadas en especies individuales (Pettoirelli et al., 2016).

Actualmente, al desafío de salvaguardar los procesos ecológicos necesarios para la persistencia de la biodiversidad a lo largo del tiempo (CDB, 2010; GBO4, 2014) se une la preocupación general por mantener la capacidad de los ecosistemas para sostener y regular sus funciones (Chapin et al., 2010) y servicios (Naidoo et al., 2008; Costanza, 2012). De hecho, un número creciente de compromisos internacionales, como el Convenio sobre la Diversi-

dad Biológica o las Metas de Aichi requieren planes específicos de gestión que aborden específicamente el funcionamiento de los ecosistemas (Frid et al., 2008; CDB, 2011). Además, desde el punto de vista de la planificación y la gestión, también se señala la importancia de incorporar los procesos y funciones ecosistémicas en la planificación sistemática de la conservación, la gestión ecosistémica y la gestión adaptativa (Margules y Pressey, 2000; Jax, 2010). Finalmente, se ha constatado que desde el punto de vista de la evaluación y adaptación a los impactos de cambio global, los indicadores funcionales de la biodiversidad pueden ser especialmente relevantes gracias a su respuesta más rápida ante los cambios ambientales (Aspizua et al., 2012; Cabello et al., 2016; Alcaraz-Segura et al., 2017, Pettorelli et al., 2017).

La caracterización y evaluación del funcionamiento a nivel de ecosistema se puede llevar a cabo a través de atributos o rasgos funcionales relacionados, por ejemplo, con el intercambio de materia y energía entre la vegetación y la atmósfera (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Actualmente, el uso de imágenes de satélite proporciona métodos adecuados para producir una caracterización del funcionamiento ecosistémico, espacialmente continua y a escala regional (Alcaraz-Segura et al., 2006; 2013). Tanto modelos teóricos como empíricos apoyan la relación entre índices espectrales derivados de imágenes de satélite y atributos funcionales de los ecosistemas como la producción primaria, la evapotranspiración, la temperatura superficial, o el albedo (Running et al., 2000; Pettorelli et al., 2005). Entre ellos, la producción primaria está considerada como el indicador más integrador y esencial del funcionamiento de los ecosistemas (Virginia y Wall, 2001; Pereira et al., 2013), ya que posee un papel fundamental en el ciclo del carbono, siendo la base energética de la cadena trófica y, por tanto, el motor de inicio de muchos procesos ecológicos. Además, al presentar una respuesta integral ante los cambios ambientales, constituye un indicador sintético de la salud del ecosistema (Costanza et al., 1992; Skidmore et al., 2015).

Entre los índices espectrales derivados de imágenes de satélite más importantes y utilizados se encuentran los índices de vegetación, como el EVI (*Enhanced Vegetation Index* o Índice de Vegetación Mejorado). Este índice se puede utilizar para estimar la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (fAPAR), que representa el control principal de la producción primaria (Monteith, 1972), debido a la relación lineal existente entre ambas variables (Hatfield et al., 1984).

Las investigaciones ecológicas basadas en índices espectrales de vegetación poseen un gran valor en Biología de la Conservación (Cabello et al., 2012a; Pettorelli, 2016; 2018), como apoyo a la gestión (Pelkey et al., 2003; Cabello et al., 2016) y en el estudio de respuestas de la biodiversidad frente a cam-

bios ambientales (Alcaraz-Segura et al., 2017). Entre las numerosas ventajas que presenta el uso de estos índices para estudiar la variabilidad espacial y temporal de la dinámica de la vegetación está el empleo de protocolos comunes en toda la Tierra (Pettorelli et al., 2018), su gran sensibilidad y rápida respuesta ante los cambios ambientales (Milchunas y Lauenroth, 1995), su claro significado biológico (Pettorelli et al. 2005; Bagnato et al., 2019) y su conexión con la evaluación de las funciones y servicios de los ecosistemas (Volante et al., 2012; Paruelo et al., 2016). De hecho, numerosos trabajos han demostrado la capacidad de las series temporales de imágenes de satélite para evaluar la existencia de cambios funcionales en los ecosistemas tanto a nivel regional (Alcaraz-Segura et al., 2010) como de área protegida (Alcaraz-Segura et al., 2009a; Lourenço et al., 2018). Recientemente, el empleo de Atributos Funcionales de los Ecosistemas derivados de índices espectrales de vegetación en modelos de distribución de especies está permitiendo evaluar con gran precisión espacial y temporal la idoneidad del hábitat para especies de plantas (Arenas-Castro et al., 2018) y animales (Regos et al., 2019) pudiendo incluso anticipar los cambios esperados en la distribución de especies de plantas amenazadas como consecuencia del cambio climático (Alcaraz-Segura et al., 2017). Además, a partir los Atributos Funcionales de los Ecosistemas, se ha diseñado un programa de seguimiento de la Red de Parques Nacionales de España, que permite identificar los cambios y anomalías en el funcionamiento, informando a los gestores de la salud y estado de conservación de los ecosistemas (Cabello et al., 2016).

Para caracterizar la heterogeneidad regional en el funcionamiento de los ecosistemas mediante índices espectrales de vegetación podemos utilizar el enfoque basado en Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFEs), desarrollado por Paruelo et al., (2001) y Alcaraz-Segura et al., (2006, 2013). Conceptualmente, los Tipos Funcionales de Ecosistemas (TFEs) fueron definidos como parches de la superficie terrestre que poseen dinámicas similares en los intercambios de materia y energía entre la biota y el ambiente físico (Alcaraz-Segura et al., 2006). Metodológicamente, el empleo de teledetección permite identificar TFEs a partir de tres descriptores sintéticos del funcionamiento ecosistémico derivados de la curva anual o dinámica estacional de índices espectrales de vegetación (Figura 1). Estos atributos funcionales, relacionados con la producción primaria anual, la estacionalidad y fenología de las ganancias de carbono, capturan la mayor parte de la varianza de la serie temporal de los índices de vegetación (Paruelo et al., 2001; Alcaraz-Segura et al., 2006; 2009b). Investigaciones recientes (Cazorla et al., 2019a) han demostrado cómo esta aproximación para identificar TFEs permite obtener clases de ecosistemas homogéneos en términos de su dinámica del inter-

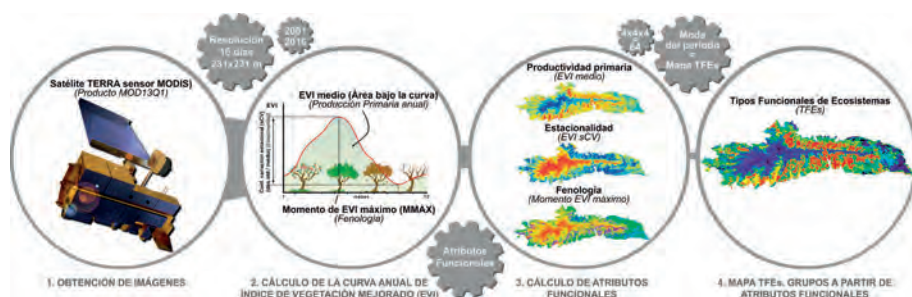


Figura 1. Flujo de trabajo para la construcción de los Tipos Funcionales de Ecosistemas. Se utilizó el producto MOD13Q1 del sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) a bordo del satélite Terra de la NASA. Este producto contiene imágenes con resolución temporal de 16 días (23 imágenes por año) y resolución espacial de 231 x 231 m del *Enhanced Vegetation Index* (EVI). El periodo de estudio fue de 2001 a 2016. A partir de la curva estacional del EVI para cada año se calcularon tres atributos funcionales descriptores del funcionamiento de los ecosistemas. El rango de valores de cada atributo se dividió en cuatro intervalos, que dan lugar al número potencial de 64 TFEs ($4 \times 4 \times 4 = 64$).

cambio neto de CO_2 medido en campo con torres de covarianza de torbellinos (*eddy covariance*), ofreciendo una separación entre distintas dinámicas ligeramente superior a la que proporciona el esquema tradicional basado en tipos funcionales de plantas. Esta capacidad de los TFEs para capturar la diversidad funcional de los ecosistemas ha sido empleada para evaluar la representatividad de redes de seguimiento ambiental (como Ameriflux y NEON en Estados Unidos; Villarreal et al., 2018) y para establecer prioridades geográficas en conservación (en la red de áreas protegidas de Baja California; Cazorla et al., 2019b).

Desde que apareció el concepto de TFE en 2001 (Paruelo et al., 2001), su implementación o la de metodologías similares no ha parado de crecer para caracterizar la heterogeneidad funcional a escala regional (Alcaraz-Segura et al., 2006; Karlsen et al., 2006; Duro et al., 2007; Fernández et al., 2010; Geerken, 2009; Alcaraz-Segura et al., 2013; Ivits et al., 2013; Pérez-Hoyos et al., 2014; Müller et al., 2014; Wang y Huang, 2015; Villarreal et al., 2018; Coops et al., 2018; Mucina, 2018).

En España, son clásicos los estudios del paisaje vegetal bajo una perspectiva composicional (método fitosociológico) o sucesional (series de vegeta-

ción). Estos estudios han sido muy útiles para describir la heterogeneidad de la vegetación a mesoescala (Valle et al., 2003; Loidi, 2017), han estado en la base de la caracterización de los hábitats de interés para la conservación (Directiva 92/43/EEC), y sirvieron para el desarrollo de políticas de restauración forestal orientadas a la recuperación de la diversidad vegetal (Valle et al., 2004). Sin embargo, estas aproximaciones son difíciles de usar para monitorear la respuesta de los ecosistemas frente al cambio global, y la caracterización y cartografía de la vegetación desde el punto de vista de la provisión de servicios ecosistémicos (Cabello et al., 2019). Este es el caso de Sierra Nevada, una montaña que cuenta con excelentes descripciones de la vegetación, pero no dispone de estudios de los patrones de funcionamiento de la vegetación. El estudio de estos patrones puede ayudar al seguimiento de los efectos de las acciones de gestión, a la comprensión de los gradientes ambientales a escala de área protegida que subyacen a la biodiversidad, y a evaluar el papel de los ecosistemas proveyendo beneficios a la sociedad.

Este capítulo persigue contribuir a la descripción de la heterogeneidad espacial y variabilidad temporal del funcionamiento de los ecosistemas de Sierra Nevada a partir de la dinámica del verdor de la vegetación, proporcionando además la primera caracterización de la diversidad funcional a nivel de ecosistema realizada como área protegida. En primer lugar, el capítulo analiza los patrones espaciales de tres atributos funcionales de los ecosistemas, como son la producción primaria anual, la estacionalidad y la fenología de las ganancias de carbono por parte de la vegetación, así como su integración en una cartografía sintética de tipos funcionales de ecosistemas (TFEs). En segundo lugar, para identificar los puntos calientes de riqueza y rareza funcional en Sierra Nevada, se muestran dos formas de describir la diversidad funcional a nivel de ecosistemas, como son la riqueza y la rareza de tipos funcionales de ecosistemas (ver fórmula utilizada más adelante). A continuación, para mostrar cuáles son las zonas más estables y más variables entre años (ya sea por cambios direccionales o por fluctuaciones) en términos del funcionamiento ecosistémico, se evaluó la variabilidad interanual en el funcionamiento de los ecosistemas a partir de dos medidas, el número de TFEs que fueron observados durante el periodo 2001-2016 a nivel de píxel, y la similitud interanual en la composición de TFEs a nivel de paisaje. En todos los casos, para facilitar al lector la interpretación de los patrones espaciales hallados, se proporciona una comparación con los tipos de vegetación natural de Sierra Nevada. Por último, se identifican las implicaciones que una evaluación funcional de los ecosistemas puede tener para la conservación y gestión del Espacio Natural protegido de Sierra Nevada.

¿Cómo abordar el estudio del funcionamiento de los ecosistemas a nivel de paisaje en Sierra Nevada?

Para caracterizar el funcionamiento de los ecosistemas de Sierra Nevada se emplearon series temporales de imágenes de satélite para el *Enhanced Vegetation Index* (EVI). Concretamente, se usó el producto MOD13Q1 del sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) a bordo del satélite Terra de la NASA. Este producto consiste en imágenes con resolución temporal de 16 días (23 imágenes por año) y resolución espacial de 231 x 231 m. El periodo de estudio fue de 2001 a 2016. A partir de la curva estacional del EVI para cada año se calcularon tres atributos funcionales descriptores del funcionamiento de los ecosistemas (Figura 1): el EVI medio anual como estimador de la producción primaria anual (EVI medio), el coeficiente de variación estacional del EVI como descriptor de la estacionalidad (EVI sCV), y el momento de máximo EVI como indicador de la fenología del máximo verdor anual (EVI MMAX). Se eligieron estos tres atributos porque capturan la mayor parte de la varianza en las series temporales de índices de vegetación y guardan un claro significado biológico (Paruelo et al., 2001; Alcaraz-Segura et al., 2006, 2009a).

Los TFEs se identificaron siguiendo la metodología de Alcaraz-Segura et al. (2013) (Figura 1) a partir de los tres atributos funcionales de los ecosistemas anteriores. El rango de valores de cada atributo se dividió en cuatro intervalos, que dan lugar al número potencial de 64 TFEs ($4 \times 4 \times 4 = 64$). Para EVI MMAX se usaron las cuatro estaciones del año. En el caso de EVI medio y EVI sCV se empleó la mediana interanual del primer, segundo y tercer cuartiles obtenidos en cada año. Para nombrar cada TFE se utilizó la terminología sugerida por Alcaraz-Segura et al., (2013), basada en dos letras y un número. La primera letra, en mayúscula (A-D), indica la producción primaria y corresponde con el valor medio del índice de vegetación (EVI medio), incrementando en orden alfabético su valor (de menor a mayor productividad). La segunda letra, en minúscula (a-d), muestra la estacionalidad (EVI sCV), decreciendo en orden alfabético su valor (de mayor a menor estacionalidad). Los números son un indicador fenológico de la estación de crecimiento, momento del máximo EVI (1-4 para primavera, verano, otoño e invierno). Por ejemplo, el TFE Aa1 posee una baja productividad (A), elevada estacionalidad (a) y momento del máximo EVI en primavera (1). Una vez que se han fijado los límites entre los intervalos de cada variable, se aplicaron a las imágenes de los tres atributos para cada año, obteniendo así una serie temporal de 16 mapas de TFEs, uno por año (2001-2016). Para ob-

tener un solo mapa que represente la heterogeneidad funcional característica del período se seleccionó la moda interanual de los 16 mapas anuales.

Para evaluar la correspondencia espacial entre los TFEs y los tipos de vegetación, se empleó un análisis de correspondencias sin tendencia (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA) (Legendre y Legendre, 2012) a partir de la tabla de contingencia entre ambos mapas (Alcaraz-Segura et al., 2006; Fernández et al., 2010). El análisis de correspondencias sin tendencia representa en un espacio multidimensional reducido la relación espacial existente entre las clases de ambos mapas. Por tanto, este espacio visualiza la relación espacial entre cada TFE y un tipo de vegetación estructural. Así, si un grupo de TFEs y tipo de vegetación aparecen cercanas entre sí en el DCA, y distantes de otro grupo, es porque existe un alto grado de correspondencia espacial o solapamiento entre ellas. Usamos un DCA para evitar que las unidades muestrales se agrupen en los extremos del gradiente, ya que reescala los ejes e iguala la varianza. El mapa de tipos de vegetación que se utilizó fue elaborado a partir del mapa de vegetación de Andalucía 1:10000 (1996-2006) (Bonet et al., 2010). Los tipos de vegetación considerados fueron: pastizales, canchales y roquedos de alta montaña; borreguiles; matorral de alta montaña; pastos de media montaña; matorral de media montaña; pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* (H.Christ) Heywood; pinares autóctonos sobre dolomías; repoblaciones de coníferas; robledales; encinares; y cultivos de montaña extensivos (Figura 3 c y d).

Para caracterizar la diversidad funcional de ecosistemas y poder identificar los puntos calientes de riqueza y rareza funcional, se utilizó la riqueza y la rareza de TFEs como indicador de la diversidad de tipos de funcionamiento ecosistémico que ocurren en el paisaje. El mapa de riqueza de TFEs se calculó contando el número de TFEs que existen dentro de una ventana móvil de 4x4 píxeles MODIS (924 x 924 m; ~1 km²) a través de toda el área de estudio. El mapa de rareza de TFEs se obtuvo calculando el valor de rareza relativa de cada TFE (Rareza_TFE_i; Cabello et al., 2013) como:

$$\text{Rareza_TFE}_i = (A_TFE_{\text{max}} - A_TFE_i) / A_TFE_{\text{max}}$$

donde *i* es el TFE en cuestión, *A_TFE_{max}* es el área ocupada por el TFE más abundante y *A_TFE_i* es el área del TFE en cuestión. Este índice de rareza posee valores entre 0 y 1, siendo 0 el tipo de funcionamiento ecosistémico más abundante, y 1 el tipo de funcionamiento ecosistémico más raro o poco común.

Para mostrar cuáles son las zonas más estables y con mayor variabilidad interanual (ya sea por cambios direccionales o por fluctuaciones) en el funcionamiento de los ecosistemas, se calculó el número de TFEs diferen-

tes que tuvieron lugar en un mismo píxel en el periodo 2001-2016. Como medida adicional de la variación interanual que tuviera en cuenta no sólo los cambios que experimenta un píxel sino también los movimientos en el funcionamiento ecosistémico que pudieran ocurrir a nivel de paisaje, se empleó el índice de similitud de Jaccard (Jaccard, 1901) en ventanas móviles de 4x4 píxeles MODIS (924 x 924 m; ~1 km²). Esta medida representa cómo de parecidos son los TFEs que ocurren en dicha ventana a lo largo de toda la serie temporal (2001-2016). Para cada ventana, primero se calculó el índice de Jaccard entre todas las combinaciones posibles de años y después se obtuvo la media interanual de todos los índices calculados. Para obtener una medida igual a la variabilidad interanual, se calculó la disimilitud, es decir, 1-coeficiente de Jaccard. Los valores de disimilitud oscilan entre 0 y 1, siendo 1 el mayor grado de disimilitud en la composición y abundancia relativa de TFEs y 0 ausencia de la misma.

Patrones espaciales del funcionamiento de la vegetación

ATRIBUTOS DESCRIPTORES DEL FUNCIONAMIENTO DEL DOSEL VEGETAL

Los atributos funcionales indicadores de la producción primaria anual, la estacionalidad y fenología de los ecosistemas mostraron un claro patrón altitudinal (Figura 2). Así, los valores más bajos productividad primaria se registraron en el crioro- y oromediterráneo (Figura 3 a y b), en pastizales, canchales, roquedos de alta montaña y borreguiles. Los valores más altos se observaron en el supra- y mesomediterráneo asociados a los robledales, encinares, repoblaciones de coníferas y pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis*. En los extremos este y oeste del espacio protegido, en los pisos termo- y mesomediterráneos (Figura 3 a) se obtuvieron valores intermedios de productividad, siendo medio-altos en la zona occidental, y medio-bajos en la oriental, ambas dominadas por matorral, y pastos de media montaña (Figura 2 a y b).

Para la estacionalidad (Figura 2 c y d), entendida como coeficiente de variación de EVI, encontramos un patrón inverso al de la productividad, es decir, valores altos en el crioro- y oromediterráneo que disminuyen conforme bajamos en altitud hacia los pisos supra-, meso- y termomediterráneo (Figura 3 a). El crioro- y oromediterráneo se caracterizan por los ecosistemas más estacionales, como pastizales, canchales y roquedos de alta

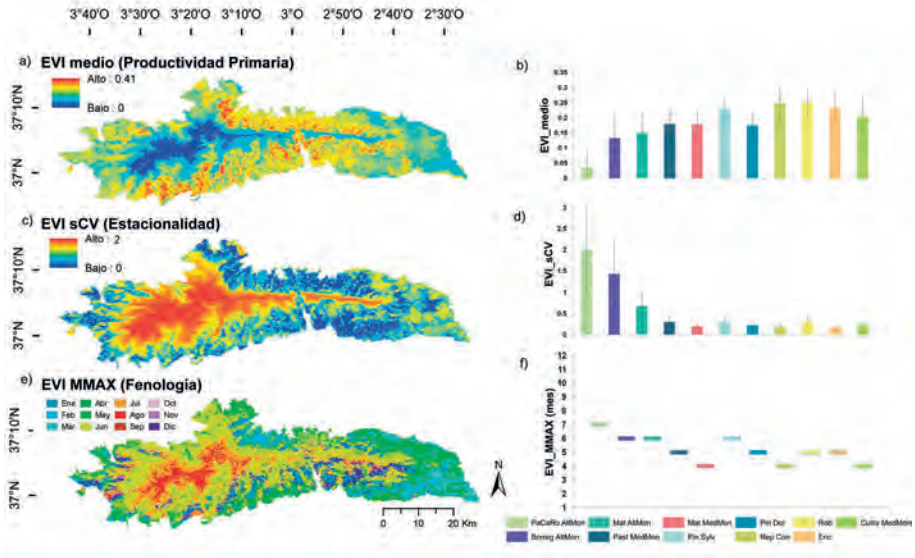


Figura 2. Atributos descriptores del funcionamiento del dosel vegetal basados en el índice de vegetación EVI (Enhanced Vegetation Index), derivado del producto MOD13Q1-TERRA (píxel 230 m) para el periodo 2001-2016. En el margen izquierdo aparecen los patrones espaciales de cada atributo funcional (EVI medio, sCV y MMAX) y en el margen derecho los valores medios de cada atributo por ecosistema. 1: PaCaRo AltMon: Pastizales, canchales y roquedos de alta montaña; Borreg: 2: Borreguiles; 3: Mat AltMon: Matorral de alta montaña; 4: Pas MedMon: Pastizal de media montaña; 5: Mat MedMon: Matorral de media montaña; 6: Pin Syl: Pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis*; 7: Pin Dol: Pinares autóctonos sobre dolomías; 8: Rep Con: Repoblaciones de coníferas; 9: Rob: Robledal; 10: Enc: Encinar; 11: Cult MedMon: Cultivos de media montaña extensivos. Mapa de vegetación de Andalucía 1:10000 (1996-2006) (Bonet et al., 2010).

montaña, borreguiles, y matorral de alta montaña, donde las nevadas son el factor limitante determinante. En los pisos supra- y mesomediterráneo (Figura 3 a) encontramos también valores altos de estacionalidad debido a la presencia de robledales. Además, aparecen los pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* y los pastos de media montaña con valores medios de estacionalidad, y los encinares, las plantaciones de coníferas y los matorrales de media montaña con baja estacionalidad (Figura 2 d). Al descender más en altitud, hacia la parte oriental del espacio protegido,

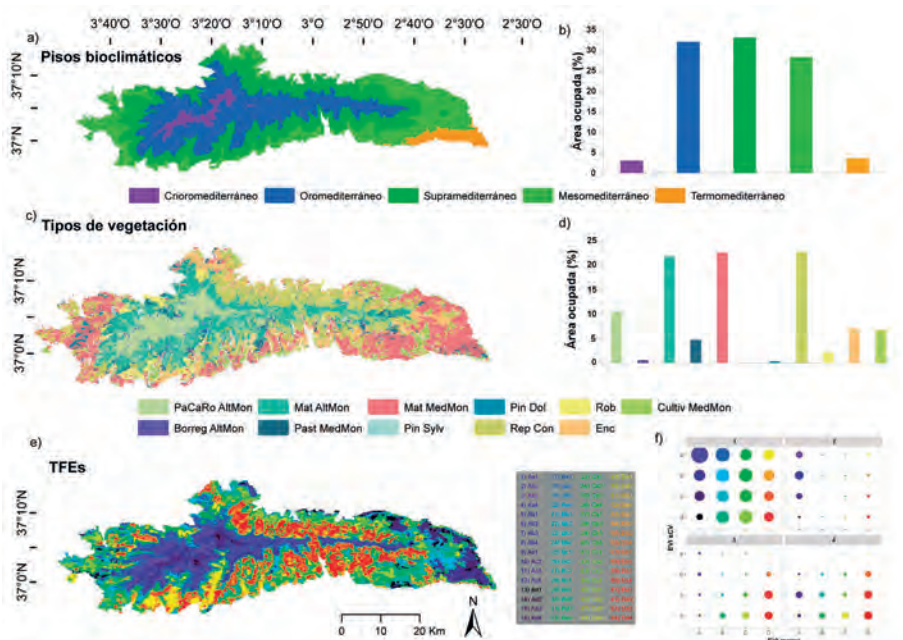


Figura 3. Clasificaciones ecológicas de Sierra Nevada. a) Pisos bioclimáticos y b) área ocupada por cada categoría; c) Tipos de vegetación y d) área ocupada por cada categoría; e) Tipos Funcionales de ecosistemas basados en el índice de vegetación EVI (Enhanced Vegetation Index), derivado del producto MOD13Q1-TERRA para el periodo 2001-2016 y d) Abundancia relativa de cada TFE. Las clases de TFEs están indicadas en la leyenda. PaCaRo AltMon: Pastizales, canchales y roquedos de alta montaña; Borreg: Borreguiles; Mat AltMon: Matorral de alta montaña; Pas MedMon: Pastizal de media montaña; Mat MedMon: Matorral de media montaña; Pin Syl: Pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* subsp. *nivadensis*; Pin Dol: Pinares autóctonos sobre dolomías; Rep Con: Repoblaciones de coníferas; Rob: Robledal; Enc: Encinar; Cult MedMon: Cultivos de media montaña extensivos. Mapa de vegetación de Andalucía 1:10000 (1996-2006) (Bonet et al., 2010).

en los pisos meso- y termomediterráneo, los valores de estacionalidad volvieron a ser medio-altos (Figura 2 c).

Respecto a la fenología, en el crioro- y oromediterráneo, en los tipos de vegetación de pastizales, canchales, roquedos y borreguiles, dominó el momento de máximo verdor de la vegetación en verano (julio-agosto) (Figura 2 e). En el supra- y mesomediterráneo, asociados a los pastizales y matorra-

les de media montaña, pinares autóctonos, robledales y encinares, el momento de máximo verdor de la vegetación solía ocurrir en primavera tardía (mayo-junio). No obstante, algunos valles del oeste y del sur mostraron pequeñas zonas con máximo verdor durante los meses de otoño e invierno temprano, llegando incluso a ser de invierno en el extremo oriental termomediterráneo semiárido (Figura 2 f).

TIPOS FUNCIONALES DE ECOSISTEMAS Y SU RELACIÓN CON LOS TIPOS DE VEGETACIÓN NATURAL

Resultado de la combinación de los tres atributos funcionales del dosel vegetal, productividad media, estacionalidad y fenología, representados en la Figura 2, se obtuvo el mapa de TFEs (Figura 3 e) que recoge una caracterización sintética de los patrones espaciales del funcionamiento ecosistémico. Se observaron un total de 62 clases de las 64 posibles. Los TFEs más abundantes presentaron el máximo verdor en primavera, con valores de productividad de baja a intermedia y bajo todos los grados de estacionalidad posibles: Aa1, Ba1, Cb1, Cd1, Bb1, y Cc1 acumularon el 37% de la superficie de la Sierra. Por el contrario, los TFEs más raros fueron Bc2, Ca4 y Ba3, caracterizados por una productividad media, estacionalidad media o alta y un máximo de verano, invierno y otoño respectivamente. Por último, los que no aparecieron representados en el área de estudio correspondieron a ecosistemas poco productivos, muy estacionales y máximo de verdor en invierno: Aa4 y Ba4 (Figura 3 f).

El análisis de correspondencias sin tendencia (*Detrended Correspondence Analysis* (DCA)) (Figura 4) usado evaluar el grado de asociación entre los TFEs y los tipos de vegetación, ordenó los tipos de vegetación de Sierra Nevada con un marcado gradiente altitudinal de productividad. El primer eje (Dimensión 1) del DCA representó el 61% de la varianza de los datos y el segundo eje (Dimensión 2) el 24%. El gráfico está dividido en cuatro cuadrantes, donde los tipos de vegetación y funcionamiento de alta montaña se situaron en la margen derecha y los de media montaña en el centro y la margen izquierda. Por un lado, los tipos de vegetación del crioro- y oromediterráneo, presentaron TFEs de productividad baja e intermedia, muy estacionales y con momentos de máximo verdor principalmente en verano, pero también en primavera. En particular, los tipos de vegetación pastizales, canchales y roquedos se asociaron con los TFEs Aa2, Ab2, Ac3, mientras que los borreguiles con los TFEs Aa1, Ba1 y los matorrales de alta montaña

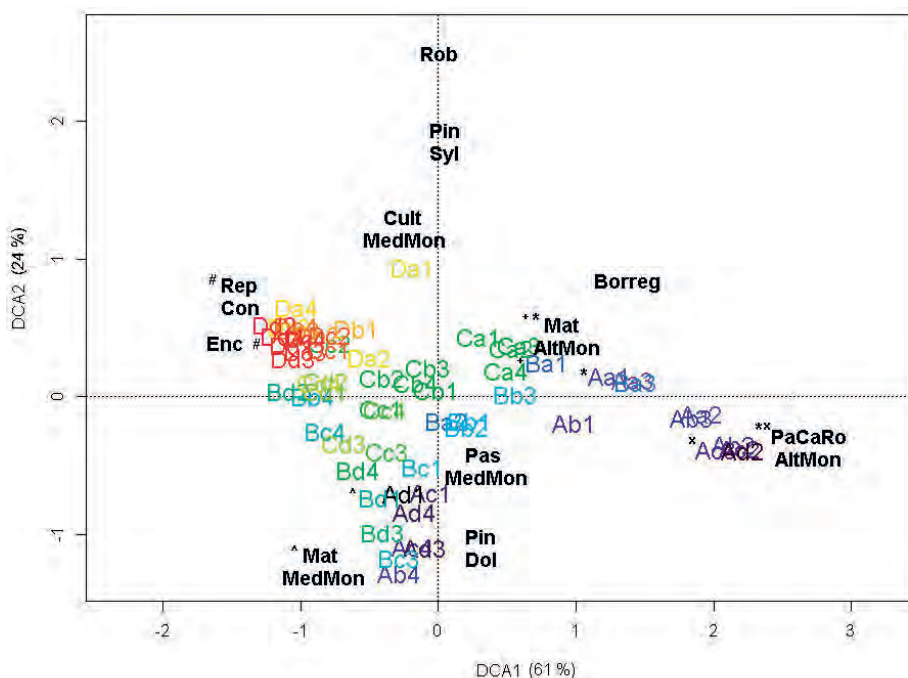


Figura 4. Análisis de correspondencias sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis, DCA) entre funcionamiento (TFEs, ver leyenda de colores en la Figura 3) y tipos de vegetación. El primer eje (Dimensión 1) del DCA representó el 61% de la varianza de los datos y el segundo eje (Dimensión 2) el 24%. Las asociaciones significativas están marcadas con el mismo símbolo para el TFE y el tipo de vegetación.

con Ba1, Bb3 (Figura 4). Las extremas condiciones para la vida en este ambiente, caracterizadas por escasa presencia de suelo (Martín Peinado et al., 2019), una elevada radiación solar, temperaturas extremas, fuertes vientos y precipitaciones en invierno en forma de nieve y hielo, dan lugar a un corto periodo vegetativo. Esto se traduce en la existencia de una escasa cobertura vegetal, limitada por las bajas temperaturas, que únicamente desarrolla su periodo vegetativo en verano, de ahí que estas áreas se hayan denominado como “desierto de frío” (Blanca et al., 2019). Los tipos de vegetación del supra- y mesomediterráneo, tuvieron asociados TFEs de productividad intermedia-alta, media-baja estacionalidad y momento de máximo verdor en primavera y otoño (e.g., Cc1-3) (Figura 4). El piso supramediterráneo se caracteriza por la presencia de especies de hoja caduca, e.g., robledales que

fueron los tipos funcionales de ecosistemas más productivos y estacionales de la Sierra, con máximo en primavera (TFE Da1). El mesomediterráneo es donde tienen su óptimo las comunidades vegetales perennifolias (Rivas-Martínez y Arnáiz, 1984; Salazar y Valle, 2019). Ahí se diferenció un grupo de TFEs muy productivos, TFEs Cd1, Dc1, Da4, Db3, correspondientes a encinares y repoblaciones de coníferas. Además, encontramos pinares autóctonos asociados con el TFE Bb1, acompañados de pastos de media montaña y matorrales de media montaña, que se asociaron con los TFEs Bc3, Bc1, Bb1. En el termomediterráneo seco y semiárido del extremo oriental, caracterizado por especies termófilas, que apenas sufren heladas, se detectó un comportamiento funcional de los ecosistemas diferente. Este área presentó valores bajos de productividad, estacionalidad medio-baja y máximo verdor de la vegetación en primavera o invierno (e.g., Ac1-4). Aquí, el principal control de funcionamiento ecosistémico es la disponibilidad de agua, con especies vegetales que presentan una rápida respuesta a los escasos aportes hídricos (Cabello et al., 2012b) (Figura 4).

Diversidad funcional a nivel de ecosistema

La riqueza osciló entre 1 y 12 TFEs por ventana móvil de $\sim 1 \text{ km}^2$. La mayor riqueza de TFEs se observó en los pisos supra- y mesomediterráneo, particularmente en la cara sur de la Sierra (Figura 5 a), donde el número de series de vegetación también es mayor que en otros pisos bioclimáticos (Valle et al., 2003). La presencia de puntos calientes de riqueza de TFEs principalmente en la media montaña, y en particular en la cara sur, podría estar relacionada con dos factores. Por un lado, muchas montañas mediterráneas muestran altos valores de diversidad beta hasta los 1750-1800 m (Wilson y Schmida, 1984; Peñas et al., 1995), y a partir de estas cotas existe un importante reemplazamiento en la estructura y composición de la vegetación. Por otro lado, en la media montaña y especialmente en su cara sur existe un mosaico muy diverso de distintos tipos de vegetación natural mezclada con diferentes tipos de repoblaciones forestales, cultivos y aprovechamientos tradicionales (Camacho et al., 2002), lo que les confiere el calificativo de paisajes multifuncionales desde el punto de vista del suministro de servicios ecosistémicos (García-Nieto et al., 2013; Mastrangelo et al., 2014; Cabello et al., 2019).

Molero Mesa et al. (1996) y Fernández Calzado et al. (2012) señalaron que la riqueza florística de Sierra Nevada decrece con la altitud, al tiempo que se incrementa el porcentaje de taxones endémicos (Blanca et al., 2019).

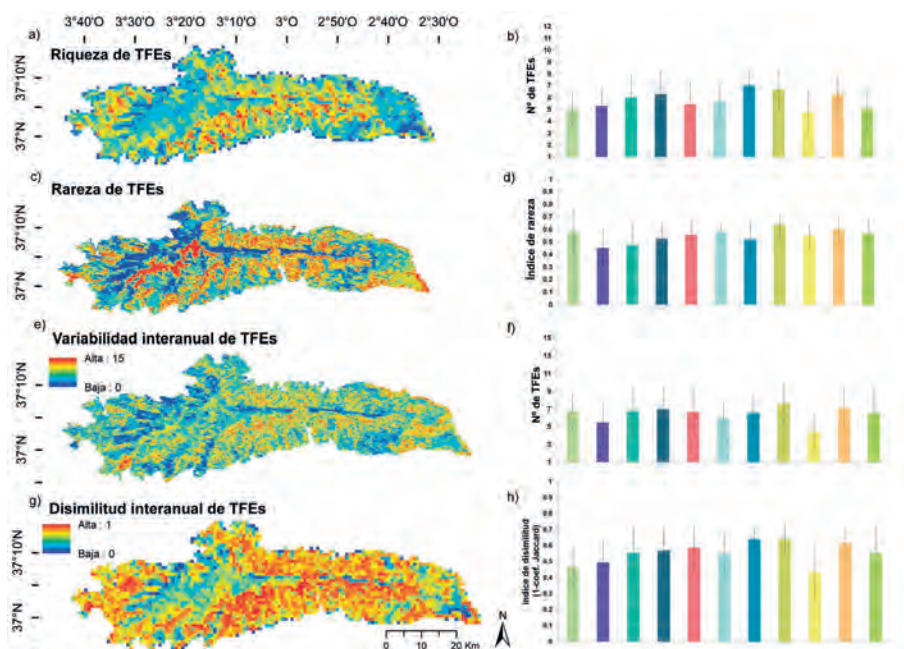


Figura 5. Patrones de diversidad funcional basados en el índice de vegetación EVI (Enhanced Vegetation Index), derivado del producto MOD13Q1-TERRA para el periodo 2001-2016. a) Patrones espaciales de riqueza de TFEs a partir de una ventana móvil de 4x4 píxeles MODIS ($\sim 1 \text{ km}^2$) y b) valores de riqueza por ecosistema; c) Patrones espaciales de rareza de TFEs y d) valores por ecosistema; e) Variabilidad interanual de TFEs para el periodo y f) valores por ecosistema; g) Disimilitud interanual de TFEs o 1 - coeficiente de Jaccard para el periodo y h) valores por ecosistemas. PaCaRo AltMon: Pastizales, canchales y roquedos de alta montaña; Borreg: Borreguiles; Mat AltMon: Matorral de alta montaña; Pas MedMon: Pastizal de media montaña; Mat MedMon: Matorral de media montaña; Pin Syl: Pinares autóctonos de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis*; Pin Dol: Pinares autóctonos sobre dolomías; Rep Con: Repoblaciones de coníferas; Rob: Robledal; Enc: Encinar; Cult MedMon: Cultivos de media montaña extensivos. Mapa de vegetación de Andalucía 1:10000 (1996-2006) (Bonet et al., 2010).

En la diversidad funcional de ecosistemas se observa algo similar, ya que la máxima riqueza se encuentra en pisos de altitud media. Concretamente, como tipos de vegetación con alta riqueza funcional, aparecen los pinares

autóctonos sobre dolomías (riqueza 7), que también han sido identificados como zonas de elevada riqueza de especies endémicas (Mota et al., 1996, 2019). También muestran alta riqueza funcional los pinares de repoblación (riqueza 6-7), lo que se explica porque las masas de coníferas de Sierra Nevada funcionan de maneras muy distinta entre ellas (Cabello et al., 2016; Reyes et al., 2016). Esto muestra que pese a la alta densidad, monoespecificidad y coetaneidad de las repoblaciones de coníferas (Zamora et al., 2015), las distintas especies utilizadas (Aragonés et al., 2019), las condiciones locales (e.g., el suelo), las perturbaciones (e.g., plagas, incendios, decaimiento forestal) (Hódar et al., 2012), y con total seguridad las acciones de gestión (e.g., naturalización y diversificación de las masas de pinares durante la última década) (Bonet et al., 2009; Gómez-Aparicio et al., 2009) han modificado el funcionamiento de estas manchas de forma diferente en distintos lugares, consiguiendo que, al menos a nivel de funcionamiento ecosistémico, sean bastante heterogéneas a escala regional (Figura 5 b).

Los matorrales de alta montaña, y los pastizales de media montaña también estuvieron entre los tipos de vegetación más ricos en TFEs diferentes (riqueza 6). Los primeros son zonas con gran riqueza de flora endémica (Lorite, 2001; 2016), mientras que los segundos se han utilizado tradicionalmente para la actividad ganadera, cuya intensidad ha cambiado en los últimos años (Camacho et al., 2002), lo que podría reflejarse en los distintos tipos de funcionamiento observados.

Las zonas con menor riqueza de TFEs se situaron en los pisos oro- y crioromediterráneo, y en el extremo oriental termomediterráneo semiárido, donde las duras condiciones edafoclimáticas (Martín Peinado et al., 2019) causan una disminución en la diversidad florística, aunque promuevan una alta endemidad (Fernández Calzado et al., 2012). Por ecosistemas, los valores más bajos de riqueza de TFEs (riqueza 4-5), se dieron en los robledales supramediterráneos. La baja heterogeneidad espacial observada en el funcionamiento ecosistémico de cada una de las manchas de robledal, observada también por Dionisio et al., (2012) y Requena-Mullor et al., (2018), puede deberse tanto a la homeogeneidad interna de sus condiciones ambientales, como de su composición florística (Pérez-Luque et al., 2015; Requena-Mullor et al., 2018).

La rareza de TFEs fue máxima en el crioromediterráneo, coincidiendo con el área con mayor concentración de endemismos nevadenses (Cañadas et al., 2014; Peñas et al., 2019) (Figura 5 c). La vegetación crioromediterránea se desarrolla bajo unas condiciones ecológicas muy particulares que determinan unos tipos de funcionamiento ecosistémico poco comunes (rareza 0,6; Figura 4 d), como por ejemplo, en los roquedos y canchales rela-

tivamente móviles situados en fuertes pendientes, donde el porcentaje de rareza o endemidad de especies se eleva hasta un 80% (Blanca y Algarra, 2011). La rareza de TFEs también fue muy alta en el extremo oriental termomediterráneo semiárido, situado ya en el sector biogeográfico Almeriense (Peñas et al., 2019), con alta concentración de endemismos propios del Desierto de Tabernas (Mota et al., 2004) (Figura 5 c). En el oromediterráneo la rareza de TFEs disminuyó bruscamente, alcanzando su mínimo, debido a la gran extensión en Sierra Nevada de este piso bioclimático (Figura 3 a y b), que hizo que su funcionamiento no apareciese como raro, y volviendo a aumentar en el supra- y mesomediterráneo (Figura 5 c). Los tipos de vegetación supra- y mesomediterráneas de mayor rareza se correspondieron con repoblaciones de coníferas y encinares (rareza 0,6), las cuales también se diferenciaron del resto en el análisis de correspondencias sin tendencia (Figura 4, Figura 5 d). La elevada rareza promedio de las repoblaciones de coníferas puede deberse a que, en el contexto del espacio natural protegido, las perturbaciones o intervenciones de gestión dan lugar a funcionamientos singulares en las distintas masas de coníferas, por los motivos mencionados anteriormente. Por otro lado, la rareza en los encinares puede deberse a que su funcionamiento es muy exclusivo, es decir, tienen TFEs muy concretos asociados (e.g., Cc1, Dc1). No obstante, la rareza promedio de los distintos tipos de vegetación (entre 0,45 y 0,64) quedó lejos del máximo posible de rareza (1).

Estabilidad en el funcionamiento de los ecosistemas

La variabilidad interanual osciló entre 1 y 15 TFEs diferentes a lo largo del periodo de 16 años para un mismo píxel (Figura 5 e y f). El número de TFEs que se observó en un mismo píxel a lo largo de los 16 años fue mayor en los pisos supra- y mesomediterráneos, coincidiendo con el rango altitudinal donde más afecta la variabilidad climática interanual (e.g., pueden presentar mucha nieve en años fríos y verse afectados por sequía en años secos y cálidos). En estas zonas, los tipos de vegetación que más variaron su funcionamiento durante el periodo de estudio fueron los encinares, las repoblaciones de coníferas (quizá por las mismas razones explicadas anteriormente en relación a la riqueza y rareza de TFEs, como las perturbaciones y las acciones de gestión), los pastos de media montaña y el matorral de alta montaña (ecosistemas sometidos a importantes cambios en los usos y manejo del suelo, especialmente drásticos en el caso de la ganadería du-

rante las últimas décadas). Alcaraz-Segura et al., (2015) ya identificaron las plantaciones de coníferas y los encinares como zonas con tendencias significativas en el índice de vegetación, lo que también produciría una mayor variabilidad interanual relacionada con ese cambio direccional. También destaca la gran variabilidad interanual del extremo oriental termomediterráneo semiárido, donde existe una mayor fluctuación del clima y donde pequeños cambios en la precipitación producen grandes cambios en la dinámica de la producción primaria (Houérou et al., 1988; Cabello et al., 2012b), al igual que el área incendiada en 2005 cerca de Lanjarón, donde el incendio eliminó la vegetación que se viene regenerando desde entonces. Por otro lado, los tipos de vegetación más estables interanualmente, es decir, los que menos cambiaron durante el periodo, se situaron en los pisos meso- oro-mediterráneo y crioromediterráneo, concretamente robledales y borreguiles, ecosistemas sometidos a una baja presión antrópica (e.g., baja gestión forestal y baja presencia de ganado).

Los resultados de la inversa del coeficiente de Jaccard para obtener la disimilitud o los cambios funcionales entre años en la composición de TFE a lo largo del periodo 2001-2016 (Figura 5 g y h), mostraron un patrón altitudinal donde la disimilitud entre TFEs fue menor en el piso oro- y crioromediterráneo (pastizales, canchales y roquedos de alta montaña junto con borreguiles), así como en los robledales del mesomediterráneo (estabilidad funcional ya mostrada por otros autores, i.e. Requena-Mullor et al., 2018). Dicho patrón de disimilitud aumentó hacia pisos inferiores, encontrando los valores más altos de disimilitud (o mayores de cambio) en zonas donde los cambios de uso y manejo del suelo son más importantes (Zamora et al., 2015). Como ocurre en los pinares autóctonos sobre dolomías, las repoblaciones de coníferas y los encinares meso- y termomediterráneos. Además, el extremo Este del Sierra Nevada tuvo un área con bajos valores de disimilitud, es decir, no existieron cambios significativos a lo largo de los años.

Conclusión

Este estudio proporciona una caracterización del funcionamiento de los ecosistemas de Sierra Nevada mediante el análisis de series temporales de imágenes de satélite de índices espectrales que recogen la actividad fotosintética de la vegetación. La combinación de los atributos funcionales en una clasificación sintética de Tipos Funcionales de Ecosistemas, integra en un solo mapa la heterogeneidad espacial y temporal de las ganancias de carbono por parte de la vegetación. Por otro lado, el empleo de los TFEs

como entidades biológicas permitió analizar los patrones espaciales y la variabilidad interanual en la diversidad funcional a nivel de ecosistema y reveló la existencia de puntos calientes de riqueza y rareza funcional en la Sierra, así como de zonas más estables y otras con mayor variabilidad entre años.

Conocer y describir las dinámicas del funcionamiento ecosistémico del conjunto de Sierra Nevada sienta las bases para poder conservar y gestionar la biodiversidad funcional de manera eficaz y para incorporar los procesos ecológicos a escala de ecosistema en la gestión del área protegida. De hecho, ya existen programas de seguimiento basados en índices de vegetación, derivados de imágenes de satélite, (e.g., sistema REMOTE, Cabello et al., 2016) cuyo objetivo es informar a los tomadores de decisiones y gestores de la Red de Parques Nacionales de España de la salud y estado de conservación de los ecosistemas de cada parque, entre los que se incluye Sierra Nevada.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Plan Propio de Investigación de la Universidad de Almería a través del contrato predoctoral a B.C. La investigación se ha desarrollado en el marco de los proyectos europeos Life ADAPTAMED (LIFE14 CCA/ES/000612) y ECOPOTENTIAL (que recibió fondos del Programa Horizonte 2020 de la Unión Europea. No. 641762).

Valores y argumentos para la conservación de la diversidad vegetal de Sierra Nevada

**Javier Cabello, María D. López-Rodríguez,
Manuel Pacheco-Romero, María Trinidad Torres-García
y *Andrés Reyes**

**In memoriam:*

A Andrés Reyes, por tu amistad, profesionalidad, honestidad y buen humor. Gracias por todos los esfuerzos invertidos en la generación de valores para la conservación de Sierra Nevada. Afortunados de haberte tenido en nuestras vidas. Siempre estarás entre nosotros.

Resumen

Las perspectivas de conservación de la biodiversidad han evolucionado desde puntos de vista centrados en las especies y los ecosistemas prístinos, hacia enfoques que reconocen la complejidad de las relaciones entre los humanos y la naturaleza. Ello ha llevado a la generación de conflictos y debates que deben ser resueltos para poner en marcha políticas de conservación más eficientes que tengan en cuenta la pluralidad de valores que las personas otorgan a la biodiversidad. El concepto de servicios de los ecosistemas tiene un papel central en este debate, debido a que surgió como una aproximación a la valoración instrumental (utilitaria) de la biodiversidad. Sin embargo, en la práctica está siendo muy útil para analizar los vínculos entre las personas y la naturaleza y, por tanto, para alcanzar objetivos de conservación en el Antropoceno que tengan en cuenta los intereses de las personas. Sierra Nevada, como una montaña humanizada, representa un escena-

Departamento de Biología y Geología, Universidad de Almería
Centro Andaluz para la Evaluación y Seguimiento del Cambio Global (CAESCG), Universidad de Almería
Autor para correspondencia: jcabello@ual.es

rio ideal para desarrollar evaluaciones que integren la pluralidad de valores que la sociedad tiene hacia su biodiversidad. Mostramos avances conceptuales y metodológicos que han surgido en este sentido, y su posible aplicación a la conservación de la diversidad vegetal de este espacio natural.

Palabras clave: perspectivas de conservación, servicios de los ecosistemas, transdisciplinariedad, valor intrínseco, valor instrumental, valor relacional.

Retos y perspectivas para la conservación de la biodiversidad en el Antropoceno

De acuerdo con la perspectiva con la que son concebidas las relaciones entre los seres humanos y la naturaleza, se pueden distinguir cuatro fases en los enfoques de conservación de la biodiversidad (Mace, 2014; Tabla 1). Al principio, en los años 60 del siglo XX, el foco se situaba en las especies y la gestión de áreas protegidas bajo la perspectiva de “Proteger la naturaleza por su propio bien”. El objetivo en este caso era priorizar la protección de los ecosistemas prístinos. Más tarde, a lo largo de las décadas de los 70 y 80, y debido a la creciente conciencia de la importancia del impacto de las actividades humanas, surgió la perspectiva denominada “Proteger la naturaleza a pesar de las personas”. Bajo este punto de vista, el objetivo fundamental era la conservación de las especies y los hábitats amenazados por las actividades humanas, y el desarrollo de acciones de gestión para revertir dichas amenazas.

A partir del año 2000, el foco se desplazó desde las especies hacia los ecosistemas, dando lugar a la corriente “Proteger la naturaleza por el bien de las personas”. Este enfoque surgió de la idea de que la protección de los ecosistemas conlleva beneficios potenciales para la sociedad, asume la presencia humana en los ecosistemas y pone el foco en la capacidad de la biodiversidad de proveer bienes y servicios para la especie humana. Finalmente, la conservación se está moviendo hacia un enfoque con más matices, que reconoce la complejidad de las relaciones entre los humanos y la biodiversidad e incorpora diferentes formas de valorar la biodiversidad (Pearson, 2016). Esta última perspectiva ha sido denominada “Proteger a la naturaleza y a las personas”, y enfatiza en la importancia de las estructuras culturales e institucionales para el desarrollo sostenible y las relaciones resilientes entre las sociedades humanas y la naturaleza.

En la práctica, todas las perspectivas de conservación siguen coexistiendo y, en función de los valores que las personas asignan a la biodiversidad (Cuadro 1), es fácil encontrar representantes de cada una de ellas. Ade-

Tabla 1. Evolución en las perspectivas de conservación (modificado a partir de Mace, 2014)

<i>Periodo en el que surge</i>	<i>Perspectiva de conservación</i>	<i>Valores asignados a la biodiversidad</i>	<i>Ideas clave</i>	<i>Bases científicas</i>
1960-1970	Proteger la naturaleza por el bien de la naturaleza (<i>Nature for itself</i>)	Intrínseco	Especies Ecosistemas prístinos Áreas protegidas	Ecología evolutiva Hábitats de las especies Ecología de los sistemas naturales
1980-1990	Proteger la naturaleza a pesar de las personas (<i>Nature despite people</i>)	Intrínseco	Extinción Especies amenazadas Pérdida de hábitat Contaminación Sobreexplotación	Biología de poblaciones Gestión de recursos naturales
2000-2010	Proteger la naturaleza por el bien de las personas (<i>Nature for people</i>)	Instrumental	Ecosistemas Enfoque ecosistémico Servicios de los Ecosistemas y su valor como externalidades al sistema económico	Funciones ecosistémicas Economía ambiental Ecología termodinámica y funcional
2010-actualidad	Proteger a la naturaleza y a las personas (<i>People and nature</i>)	Intrínseco Instrumental Relacional	Cambio global Resiliencia Adaptación al cambio climático Sistemas socioecológicos	Interdisciplinariedad Ciencia de la Sostenibilidad Transdisciplinariedad

En los últimos 50 años, la evolución de las perspectivas de conservación ha dado lugar a un cambio de énfasis desde las especies hacia los ecosistemas. Aún así, las nuevas perspectivas no han eclipsado a las anteriores, y como resultado, todas ellas conviven en la actualidad.

Cuadro 1. Valores de la biodiversidad para las personas.

El debate sobre por qué protegemos la naturaleza está en la base de la relación de nuestra especie con el planeta y es fundamental para el desarrollo de las políticas medioambientales. Un ejercicio que forma parte de casi todas (si no todas) las decisiones que tomamos sobre los recursos naturales y el uso del territorio es la valoración de la biodiversidad que, implícita o explícitamente, es el procedimiento que seguimos para “asignarle importancia”. Actualmente, el desafío para que las políticas de conservación sean eficientes es tratar de integrar la pluralidad de valores que muestran el conjunto de las personas que están vinculadas a la conservación de un elemento de biodiversidad.

En función de los principios que ponemos en juego al valorar la biodiversidad, se puede distinguir entre:

- Valor intrínseco: refleja el valor inherente que concedemos a la naturaleza, independientemente de las personas.
- Valor instrumental: se relaciona con el valor que tiene la naturaleza para las personas en función de su capacidad de proveer beneficios (e.g., alimentos, agua, medicinas, regulación del clima, control de la erosión).
- Valores relacionales: conjunto de preferencias, principios y virtudes asociadas a las relaciones, tanto interpersonales como articuladas por políticas o normas sociales que involucran a la naturaleza.

Cuando se trata de estimar el valor económico total de la biodiversidad a partir de mercados económicos alternativos se tienen en cuenta las siguientes categorías de valores (de Groot et al., 2002):

- Valor de uso directo: se refiere a los recursos que se pueden usar directamente o con los que se puede comerciar. Son enormemente importantes porque, aunque no siempre den beneficios económicos, aportan otras ventajas sin las cuales el mantenimiento de los ecosistemas, y por tanto de la vida, no serían posibles.
- Valor de uso indirecto: se refiere al papel que juega la diversidad biológica en mantener los llamados servicios de los ecosistemas.
- Valor de no uso: es el valor que las personas asignan a la biodiversidad, aunque nunca la usen. Incluye tres tipos de valores: 1) valor

Cuadro 1. (Cont.) Valores de la biodiversidad para las personas.

de legado: relacionado con la solidaridad hacia las generaciones venideras y su derecho a disfrutar de los beneficios que la biodiversidad proporciona; 2) valor de opción: se refiere a la importancia que puede tener para el futuro la biodiversidad inexplorada y desconocida, y cuyo único requisito para que pueda ser útil es que no se extinga; 3) valor de existencia: se refiere al valor de las especies por el mero hecho de ser el producto de la evolución.

más, puesto que la adopción de una u otra tiene profundas implicaciones científicas y sociales, son frecuentes la generación de tensiones y fricciones entre actores y colectivos que comparten el objetivo común de conservar la biodiversidad. En concreto, en el ámbito científico se ha abierto un profundo debate entre los que ven la naturaleza como un imperativo moral y defienden su valor de existencia (valor intrínseco) como única motivación para la conservación (Soulé, 2013; Silvertown, 2015), y los que consideran que los paisajes prístinos, sin influencia humana, ya no existen, y por tanto, el destino de la naturaleza y el de las personas están profundamente entrelazados (Kareiva y Marvier, 2012; Marvier, 2014). Para éstos últimos, los valores que subyacen a las acciones de conservación son constructos humanos y asumen que la biodiversidad puede tener un valor utilitario para las personas (valor instrumental). A pesar de las diferencias entre ambas perspectivas, las dos tienen en común el deseo de atender a la continua pérdida de biodiversidad que sigue produciéndose en todo el planeta. Por ello, y asumiendo la pluralidad de valores que tienen las personas, se han hecho llamadas hacia la integración de ambas visiones para ser más eficientes en el objetivo de conservar la biodiversidad (Tallis y Lubchenco, 2014; Holmes et al., 2017).

Actualmente estamos inmersos en una nueva era geológica caracterizada por la capacidad transformadora de la especie humana sobre el planeta: el Antropoceno (Crutzen y Stoermer, 2000). Aunque su inicio es aún motivo de debate, resulta evidente que después de la segunda guerra mundial, y casi a la par que el desarrollo del movimiento conservacionista, el planeta ha sufrido la transformación más profunda en la historia de la humanidad (Steffen et al., 2015a). Sin embargo, gracias a la intensa explotación de

los recursos naturales durante este periodo, la sociedad ha experimentado enormes mejoras en su bienestar (principalmente en occidente) (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Esta dicotomía ha provocado una pérdida de conciencia de la dependencia que las personas tenemos de la naturaleza (Rodríguez-Martínez, 2018). Además, estas presiones nos han llevado a superar los límites de procesos ambientales clave, poniendo en riesgo nuestra forma de vida (Steffen et al., 2015b). No obstante, los rápidos y profundos cambios ambientales nos están llevando a percibir que esa entidad que denominamos “naturaleza” es una realidad dinámica y cambiante con la que mantenemos una interacción cada vez más compleja (Arias-Maldonado, 2018), lo que representa un nuevo escenario para la conservación.

Servicios de los ecosistemas: un concepto para el análisis de los vínculos de las personas con la biodiversidad

En 1997, un equipo liderado por Robert Costanza publicó un estudio en el que se estimó el valor económico total de los beneficios que producen al año 16 biomas para el conjunto de la humanidad (Costanza et al., 1997). Esta publicación fue determinante para mostrar la importancia de la biodiversidad en términos de su valor instrumental, y promover el concepto de servicio ecosistémico (Cuadro 2). Otras iniciativas posteriores, particularmente la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de Naciones Unidas (Millenium Ecosystem Assessment, 2005), ayudaron a extenderlo y consolidarlo como forma de referirnos a los beneficios directos o indirectos que los seres humanos obtenemos de los recursos y procesos que tienen lugar en los ecosistemas. Más allá de las críticas recibidas a este concepto por sus implicaciones en la valoración monetaria de la biodiversidad, en la práctica está resultando una herramienta muy útil para el análisis de los vínculos entre la especie humana y los ecosistemas (Tallis y Polasky, 2011).

Una aproximación frecuentemente utilizada para comprender y analizar estos vínculos es el modelo conceptual conocido como la “cascada de los servicios ecosistémicos” (Haines-Young y Potschin, 2010). En éste, se ordenan las relaciones entre los ecosistemas y el bienestar humano a través de una secuencia lógica que comienza por las características funcionales de la biodiversidad (ver Cazorla et al., 2019) y termina en los beneficios que la sociedad obtiene a partir de ella (Figura 1). A pesar de la sencillez de este modelo, sus implicaciones para la gestión de la biodiversidad son enormes, ya que revela que, para comprender los vínculos entre la biodiversidad y la

Cuadro 2. Concepto y tipos de servicios de los ecosistemas.

Con el término servicios de los ecosistemas nos referimos a los beneficios directos o indirectos que los seres humanos obtienen de los recursos y procesos que tienen lugar en los ecosistemas. Pueden ser de tres tipos:

- Servicios de abastecimiento: productos materiales o energéticos que directamente obtenemos de los ecosistemas. Incluyen los alimentos, el agua dulce, las materias primas de origen biótico y geótico, o el acervo genético.
- Servicios de regulación: beneficios obtenidos a partir de procesos tales como la regulación climática, la purificación del aire, la regulación hídrica, la depuración del agua, el control de la erosión, la fertilidad del suelo, el control biológico, o la polinización.
- Servicios culturales: beneficios no materiales que obtenemos de la naturaleza a través del enriquecimiento espiritual, el desarrollo cognitivo, la reflexión, la recreación, el sentido de pertenencia y las experiencias estéticas.



Infografía tomada del proyecto Life ADAPTAMED.

Las evaluaciones de servicios ecosistémicos pueden referirse a la capacidad de un área particular para proporcionar un paquete específico

Cuadro 2 (cont.). Concepto y tipos de servicios de los ecosistemas.

de servicios en un tiempo dado, o a la suma de todos los bienes y servicios actualmente consumidos o usados en un área y periodo determinado. En el primer caso, lo que se evalúa es la provisión del servicio, y alude a la capacidad del ecosistema de desarrollar funciones ecológicas, mientras que en el segundo se evalúa la demanda del mismo, y alude a la importancia de dichas funciones para la sociedad.

Desde el Panel Intergubernamental de Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos (IPBES) se está revisando el marco conceptual de los servicios ecosistémicos, y ello ha llevado a la propuesta del término “contribuciones de la naturaleza a las personas”, para referirse a todas las contribuciones o beneficios positivos y, en ocasiones, también negativos, que las personas obtienen de la naturaleza (Díaz et al., 2018). El término es casi sinónimo de servicios de los ecosistemas, pero va más allá, ya que incorpora explícitamente nociones asociadas con otras visiones del mundo sobre las relaciones hombre-naturaleza y los sistemas de conocimiento (e.g., “los dones de la naturaleza” en muchas culturas indígenas).

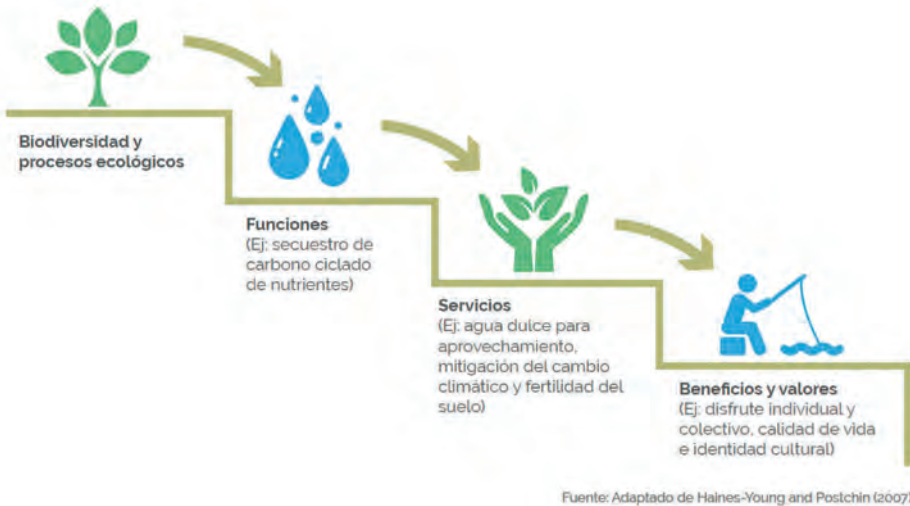


Figura 1. Modelo conceptual de la cascada de los servicios ecosistémicos (Haines-Young & Potschin, 2010). Infografía tomada del proyecto *Life ADAPTAMED*.

sociedad y, por tanto, para poner en marcha acciones de conservación basadas en ellos, es necesario combinar la investigación ecológica con la social y económica.

Las implicaciones sociales de la evaluación de servicios son especialmente evidentes cuando reparamos en que las decisiones de ordenación del territorio favorecen de forma voluntaria o involuntaria algunos servicios por encima de otros. Tal y como ha sido mostrado (e.g., García-Llorente et al., 2012, Castro et al., 2015), mientras que las áreas protegidas o con un alto nivel de naturalidad maximizan la provisión de servicios de regulación, los territorios con un alto grado de intensificación maximizan los de abastecimiento. Entre ambos extremos se sitúan las áreas de uso multifuncional del territorio (e.g., zonas rurales, parques naturales) que mantienen una provisión equilibrada de todos los tipos de servicios. En la práctica, esto supone reconocer que al gestionar el territorio se producen disyuntivas y sinergias entre los beneficios que obtenemos de los ecosistemas derivados de las decisiones sociales e institucionales. En multitud de ocasiones esto genera conflictos en la gestión de la biodiversidad que podrían ser atendidos más fácilmente bajo la perspectiva de los servicios ecosistémicos (Castro et al., 2011).

Avances en la búsqueda de una perspectiva de conservación integradora

Recientemente se han producido avances conceptuales y metodológicos que están permitiendo la integración de puntos de vista para la conservación. Entre dichos avances se encuentran: a) la evaluación de los valores de la biodiversidad a través de los niveles de organización biológicos; b) la identificación de valores que escapen a la dualidad intrínseco-instrumental; y c) la adopción de enfoques transdisciplinares para integrar la pluralidad de valores que manifiestan las personas hacia la biodiversidad.

VALORES DE LA BIODIVERSIDAD A TRAVÉS DE LOS NIVELES DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA

La conservación de especies y paisajes de gran belleza estética se asocia generalmente con valores intrínsecos y de no uso de la biodiversidad. Sin embargo, la asignación de dicho tipo de valores a toda la biodiversidad por igual puede limitar la eficiencia de las acciones de conservación y fomentar la aparición de conflictos entre las personas. Por ejemplo, priorizar las

especies más vulnerables a la extinción (con poblaciones pequeñas o dispersas, rangos estrechos de distribución o sometidas a algún factor de amenaza) frente al resto de las especies, puede entrar en contradicción con el valor intrínseco universal de la biodiversidad (Pearson, 2016). Por otro lado, la idea de proteger a todas las especies por igual implicaría detener cualquier desarrollo humano, y ello podría situar a grandes sectores de la sociedad en contra de las acciones de conservación.

Aceptar que la biodiversidad tiene valor intrínseco no impide usar argumentos de conservación basados en su valor instrumental (i.e., servicios ecosistémicos), particularmente si consideramos los diferentes niveles de organización biológica (Pearson, 2016). Por ejemplo, para proteger poblaciones de interés para la conservación se podría aludir a los servicios ecosistémicos que estas proveen. Un caso muy evidente en este sentido es el de las poblaciones de abejas, cuya conservación puede ser fácilmente apoyada en el servicio de polinización que prestan. Así mismo, la sociedad podría entender mejor la necesidad de proteger los bosques a partir de su contribución al secuestro de carbono. Lo mismo se podría decir de los matorrales que contribuyen al control de la erosión, o de los pastizales que son la base de la alimentación para la ganadería extensiva. En todos estos casos, la asignación de valores instrumentales puede ayudar enormemente a comunicar a la sociedad la importancia de las acciones de conservación.

Por otro lado, la ponderación de argumentos alternativos de conservación se ve reforzada si consideramos la extensión espacial de los elementos de la biodiversidad necesaria para el reconocimiento de su valor intrínseco o la provisión de servicios. El valor de existencia (intrínseco) de la biodiversidad tiene fundamentalmente sentido en el contexto global (una especie puede estar extinta localmente, pero su presencia en otros lugares evita su extinción), y lo mismo podría decirse de la capacidad de regular el clima de los ecosistemas. Sin embargo, la mayoría de servicios ecosistémicos se proveen regional o localmente. Por ello, examinar las razones para conservar la biodiversidad a diferentes escalas espaciales y niveles de organización biológica ayuda a clarificar cuándo el uso de un argumento u otro de conservación es más relevante.

IDENTIFICACIÓN DE VALORES QUE ESCAPAN A LA DUALIDAD INTRÍNSECO-INSTRUMENTAL

Recientemente se ha ampliado el espectro de valores que podemos asignar a la biodiversidad al reconocer que su valor intrínseco o instrumental no suele estar entre las motivaciones que inspiran las decisiones de las perso-

nas cuando se enfrentan a la complejidad ambiental (Levine et al., 2015). Algo que se considera mucho más influyente en este sentido es la importancia que atribuimos a las emociones y responsabilidades que los seres humanos derivamos de nuestra relación con la naturaleza (Klain et al., 2017, Arias-Arévalo et al., 2017). Ello ha llevado a la propuesta del concepto de valor relacional como forma de considerar los principios, virtudes y nociones de buena calidad de vida que derivamos de los vínculos tangibles e intangibles que establecemos con la naturaleza (Chan et al., 2016). Ejemplos de tales valores relacionales son el reconocimiento de que “mi salud o la de otros de los que soy responsable (e.g., mi familia), depende de una naturaleza bien conservada”, o “sentir orgullo porque otras personas que han visitado previamente un ecosistema lo han hecho de una manera responsable, minimizando su propio impacto”.

Los valores relacionales han irrumpido con fuerza en el marco de la caracterización de los lazos entre las personas y la naturaleza, ya que rellenan el hueco dejado por las ambigüedades y matices que emergen en la aplicación del paradigma de los valores instrumental/intrínseco (Himes y Muraca, 2018). Estos últimos son ajenos a la experiencia humana, ya que su asignación implica el reconocimiento de la naturaleza como una entidad aparte de la especie humana (Chan et al., 2016), y se apoyan en el concepto de bienestar hedónico centrado en la satisfacción obtenida a partir de las preferencias personales. Sin embargo, el valor relacional de la biodiversidad está vinculado al concepto de bienestar eudaimónico, en el que lo más relevante es el desarrollo armónico de las personas. Diversos estudios experimentales han mostrado que los valores eudaimónicos (que pueden incluir la apreciación de la belleza estética o el disfrute espiritual) juegan un papel clave en las motivaciones para actuar sobre la conservación de la biodiversidad (e.g., Admiraal et al., 2017).

ENFOQUES TRANSDISCIPLINARES PARA LA REALIZACIÓN DE EVALUACIONES INTEGRADAS DE LA BIODIVERSIDAD

Los valores intrínsecos, instrumentales y relacionales coexisten en las narrativas de las personas sobre la importancia de los ecosistemas y de la biodiversidad y, por tanto, forman parte implícita o explícitamente de las decisiones de conservación (Arias-Arévalo et al., 2017). Aunque reconocer este hecho puede parecer sencillo, no lo es tanto llevarlo a la práctica. Tratar de realizar evaluaciones de la biodiversidad que abarquen la pluralidad de

valores representa un gran desafío científico y social, ya que implica integrar y poner en la balanza los diferentes enfoques que tiene el conjunto de personas implicadas en su conservación. Tales evaluaciones demandan enfoques de trabajo transdisciplinarios que faciliten la participación de colectivos con diferentes intereses en las acciones de conservación de la biodiversidad (López-Rodríguez et al., 2015). Dichos enfoques enfrentan la solución o transición de los problemas ambientales (e.g., pérdida de la biodiversidad), fortaleciendo los vínculos entre diversas disciplinas científicas y otras partes de la sociedad a través de la deliberación y el aprendizaje entre actores con pluralidad de conocimiento, perspectivas y valores (Lang et al., 2012). Además, asumen que la cooperación entre la comunidad científica y otros grupos de interés (tomadores de decisiones y/o actores sociales) es útil y necesaria en términos de legitimidad, propiedad y responsabilidad compartida para implementar soluciones a los problemas ambientales (Hegger et al., 2012).

Las aproximaciones transdisciplinarias están proliferando para generar, desde una perspectiva integrada, valores y argumentos que ayuden a conservar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Jacobs et al., 2016). Sin embargo, su puesta en práctica aún presenta muchos desafíos metodológicos derivados, en gran parte, por su marcado carácter contexto-dependiente (López-Rodríguez, 2016). No existen estándares que puedan ser adaptados a todas las situaciones, sino que requieren del diseño de procesos participativos adaptados al contexto y los participantes, y orientados hacia objetivos de conservación comunes. En este marco, el aprendizaje mutuo y la coproducción son la base para la integración del conocimiento que poseen personas con diferencias ontológicas, epistemológicas y socioculturales. En la actualidad, las plataformas de colaboración para la gestión de los espacios naturales protegidos (como el Consejo de Participación del Espacio Natural de Sierra Nevada), se postulan como espacios sociales para investigar la implementación de enfoques de trabajo transdisciplinarios orientados a promover una conservación inclusiva (López-Rodríguez et al., 2017).

Hacia una perspectiva de conservación integrada de la diversidad vegetal del Espacio Natural de Sierra Nevada

Los valores ecológicos que atesoran los ecosistemas de Sierra Nevada, junto con la gran influencia humana a la que se ha visto sometida durante siglos, hacen de ella una montaña claramente definida por la interacción entre las

Tabla 2. Ejemplos de valores de la diversidad vegetal de Sierra Nevada a través de los niveles de organización biológica y la extensión espacial a la que se vincula dicho valor. Puesto que la asignación de valores y la valoración de servicios es dependiente del contexto, factores como el conocimiento científico o el conocimiento ecológico local disponible en cada momento determinan dicha asignación. Por otro lado, algunos elementos de biodiversidad son susceptibles de ser valorados de múltiples maneras. Los ejemplos que se exponen no son exhaustivos y sólo pretenden mostrar que los valores intrínsecos e instrumentales representan aproximaciones complementarias. Además, al espectro de los valores indicados se pueden añadir los valores relacionales que inspiran en cada persona o colectivos de personas (p.ej. agricultores, ganaderos, montañeros, voluntarios, turistas, científicos).

Niveles de organización biológica Valor intrínseco	Importancia Local		Importancia Regional y Global	
	Valor instrumental	Valor intrínseco	Valor instrumental	
Genes			Acervo genético del endemismo bé-tico <i>Pinus sylvestris</i> subsp. <i>nevadensis</i> (H. Christ) Heywood	Semillas de cultivares autóctonos (patata copo de nieve), y parientes salvajes (<i>Prunus insititia</i> L., <i>P. avium</i> L.) Genes de resistencia a la salinidad de especies del género <i>Limonium</i> spp.
Individuos	Árboles singulares (Castaño - <i>Castanea sativa</i> Mill. - de la Vereda de la Estrella conocido como el abuelo, Tejo de la Cortijuela - <i>Taxus baccata</i> L.)			

Poblaciones	Poblaciones de especies amenazadas no endémicas (<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Swartz, <i>Ophioglossum vulgatum</i> L., <i>Asplenium billotii</i> F. W. Schultz, <i>Taxus baccata</i> L., <i>Adonis vernalis</i> L.) Poblaciones periféricas de especies singulares no endémicas (<i>Forsskaalea tenacissima</i> L.)		Poblaciones de especies endémicas con reducido número de individuos, distribución dispersa, o amenazadas (<i>Alyssum nevadense</i> P.W. Ball & T.R. Dudley, <i>Iberis carnosa</i> subsp. <i>embergeri</i> (Serve) Moreno, <i>Papaver Cuthbertii</i> , <i>Ranunculus bupleuroides</i> subsp. <i>cherubicus</i> J.A.Sánchez Rodr., M.J.Ellas & M.A.Martín, <i>Salix hastata</i> subsp. <i>sierrane-nevadae</i> Rech.f.)	
Especies	Especies relicticas y raras (<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz)	Especies silvestres o de cultivos naturalizados de las que derivamos productos (<i>Prunus ramburii</i> Boiss., <i>Castanea sativa</i> Mill., <i>Pinus</i> spp.)	Especies endémicas no amenazadas. Sierra Nevada es un punto caliente de biodiversidad con casi un centenar de especies vegetales endémicas (<i>Erysimum nevadense</i> Reut., <i>Plantago nivalis</i> Boiss., <i>Saxifraga nevadensis</i> Boiss., <i>Viola crassiuscula</i> Bory)	
Hábitats Ecosistemas	Formaciones vegetales de belleza estética (robleal de <i>Quercus pyrenaica</i> Wild. de la Dehesa del Camarate, Alisedas en Dúrcal y Laujar de Andarax)	Regulación hídrica (borreguiles, vegetación riparia) Protección del suelo/control de la erosión (bosques y matorrales) Producción ganadera gracias al pastoreo extensivo durante el verano (formaciones de <i>Genista versicolor</i> Boiss.)	Regulación climática a través del secuestro de carbono (pinares, encinares, robledales, matorrales, etc.) Producción de conocimiento científico asociado al seguimiento efectos del cambio climático.	

nal, siempre ha sido considerado como un argumento para apoyar la conservación. Más recientemente, desde el ámbito de la gestión y la investigación, se ha comenzado a profundizar y divulgar el papel de la biodiversidad como base de las funciones y procesos de los ecosistemas nevadenses (ver Cazorla et al., 2019) que subyacen a la provisión de servicios. Este es el caso del proyecto Life ADAPTAMED (Figura 2), una experiencia pionera en la gestión y evaluación de los ecosistemas desde este punto de vista, cuyos avances están permitiendo promover la visión del Espacio Natural de Sierra Nevada como un espacio protector para las personas, en virtud del papel esencial que su biodiversidad ejerce en nuestro bienestar.

Conclusiones

Las perspectivas de conservación de la biodiversidad han ido cambiando a lo largo del desarrollo de la biología de la conservación. Dichos cambios han estado determinados por la reinterpretación continua a lo largo del tiempo de la interacción entre la especie humana y la naturaleza. Al comienzo, los esfuerzos de conservación estuvieron centrados en la protección de hábitats y ecosistemas intactos como forma de conservar esa entidad que denominamos naturaleza. Sin embargo, a medida que ha aumentado la población humana y su capacidad de impacto, ha ido cobrando más importancia el papel que tienen las interacciones de nuestras sociedades con los ecosistemas. En este contexto, las áreas protegidas se han revelado siempre como una herramienta fundamental para la conservación de la biodiversidad, ya que su designación está asociada al alto valor intrínseco de la biodiversidad que albergan, y son dotadas de los mecanismos institucionales y normativos adecuados para la gestión sostenible de los ecosistemas. Actualmente se revelan como elementos clave para ensayar modelos de conservación que integren el conjunto de valores que la sociedad tiene hacia la biodiversidad, ya que junto al valor estético de sus paisajes o de existencia de las especies (valores intrínsecos), cada vez son más percibidas como territorios que proveen servicios ecosistémicos para la sociedad (valor instrumental), y representan una experiencia vivencial de las que las personas derivan principios de convivencia y desarrollo personal (valores relacionales). Hemos presentado una aproximación para la conservación de la diversidad vegetal del Espacio Natural de Sierra Nevada basada en el reconocimiento de estos valores. Consideramos que los avances en este sentido ayudarán a su protección, y a derivar reglas sociales que contribuyan a la conservación de la biodiversidad dentro y fuera de los espacios protegidos.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto europeo LIFE14 CCA/ES/000612 (*Life* ADAPTAMED). <https://www.lifeadaptamed.eu/>. Agradecemos a Rut Aspizua, José Miguel Barea, Javier Cano, Antonio J. Pérez-Luque y Regino Zamora su autorización para reproducir las infografías presentadas en el capítulo. Muchas gracias también a Eva Díaz Cabello y Juan Fernández Olmo por permitirnos conocer sus motivaciones como amantes de la naturaleza para apoyar las políticas de conservación.

Conservación de plantas útiles y del conocimiento tradicional

M.^a de los Reyes González-Tejero García, Manuel Casares Porcel,
Joaquín Molero Mesa y Guillermo Benítez Cruz

Resumen

En este texto revisamos las particularidades del uso del territorio nevadense en relación con el aprovechamiento de los recursos vegetales y comentamos algunas singularidades derivadas de la situación latitudinal y la altitud del macizo. Entre las montañas europeas, Sierra Nevada es un macizo original no solo por la riqueza y distribución de su flora endémica, concentrada en las zonas cacuminales, sino por el rico patrimonio cultural, que se manifiesta en unos usos originales y en un singular manejo del territorio, conocimientos imprescindibles para aplicar estrategias de conservación de la biodiversidad que contemplen también la diversidad de usos tradicionales.

Palabras clave: Etnobotánica, usos tradicionales, flora silvestres, variedades de cultivo, conservación.

Introducción

La ratificación por la mayor parte de los países miembros de Naciones Unidas del Convenio sobre la Diversidad Biológica, nacido como consecuencia de la Conferencia de Río de 1992, supuso un impulso para la investigación, la educación y la aplicación de los conocimientos en etnobotánica, exigiendo la adopción de métodos y objetivos muy concretos. El Convenio obliga, por ejemplo, a cada una de las partes (países) firmantes a:

[...] respetar, preservar y mantener los conocimientos, las innovaciones y las prácticas de las comunidades indígenas y locales que entrañen estilos tradicionales de vida pertinentes para la conservación y utilización sostenible de la diversidad biológica (<http://www.cbd.int/gspc/>).

Departamento de Botánica, Universidad de Granada
Autora para correspondencia: mreyes@ugr.es

La conservación de un espacio natural no puede concebirse prescindiendo del patrimonio cultural asociado al conocimiento y manejo de dicho espacio. Distintas normativas y convenios nacionales e internacionales derivados del convenio de Río, como la *"Global Strategy for Plant Conservation for 2020"* (Nagoya, Japón, 2010), recogen entre sus objetivos la importancia de los conocimientos tradicionales en relación a la conservación de la biodiversidad.

La normativa nacional (Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad) incide específicamente en la necesidad de tener en cuenta los conocimientos tradicionales para la conservación del Patrimonio Natural y la Biodiversidad, en el Título IV, Capítulo IV, se indica:

De acuerdo con las normas, resoluciones y principios del Convenio sobre la Diversidad Biológica y de la Organización Mundial de Propiedad Intelectual, las Administraciones públicas:

- a) Preservarán, mantendrán y fomentarán los conocimientos y las prácticas de utilización consuetudinaria que sean de interés para la conservación y el uso sostenible del patrimonio natural y de la biodiversidad.
- b) Promoverán que los beneficios derivados de la utilización de estos conocimientos y prácticas se compartan equitativamente.
- c) Promoverán la realización de Inventarios de los Conocimientos Tradicionales relevantes para la conservación y el uso sostenible de la biodiversidad y geodiversidad, con especial atención a los etnobotánicos. Éstos se integrarán en el Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos al Patrimonio Natural y la Biodiversidad.

La Etnobotánica ha sido la herramienta tradicional para inventariar la utilidad asociada a la biodiversidad vegetal. Aunque en su origen se concebía como el *"estudio de las plantas utilizadas por los pueblos primitivos y aborígenes"* (Harshberger, 1896), hace tiempo que ha trascendido la mera catalogación de plantas con interés farmacéutico, alimenticio, textil, etc., para ocuparse de aspectos que permitan el manejo del medio natural de una manera racional y sostenible, contemplando de forma paralela biodiversidad vegetal y diversidad cultural. Por otra parte, como indican Pineda et al. (2002) *"aunque puede ser un argumento mecanicista, una de las muchas razones para conservar la biodiversidad es el valor utilitario de recursos naturales"*. La preocupación por estos aspectos se refleja en las recientes publicaciones del "Inventario español de los conocimientos tradicionales relativos a la biodiversidad" (Pardo de Santayana et al., 2014; 2018a; 2018b;



Figura 1. Vista parcial de la vertiente oeste de Sierra Nevada.

2018c; Tardío et al., 2018), derivadas del Real Decreto 556/2011, de 20 de abril de 2011.

La especial situación de Sierra Nevada en comparación con otras montañas mediterráneas acentúa su comportamiento como una isla bioclimática en la que la mayor tasa de endemidad se concentra en las zonas de cumbreras haciendo que el macizo sea mucho más vulnerable ante los riesgos derivados de las alteraciones ambientales (Fernández-Calzado et. al, 2012). De forma paralela, el aislamiento y la heterogeneidad del espacio con importantes diferencias en relación a las condiciones climáticas, altitud, variedad de sustratos, etc., han generado distintos manejos y usos del territorio y por tanto un diverso conocimiento tradicional que está también amenazado.

Son muchos los trabajos relacionados con los recursos naturales de Sierra Nevada (Figura 1). Desde el punto de vista etnobotánico nuestro grupo de investigación, que ha sido pionero en la introducción de la etnobotánica en España, comenzó a estudiar el entorno de Sierra Nevada mediante una Tesis de Licenciatura en Güéjar-Sierra (González-Tejero, 1985), iniciando una

serie de trabajos entre los que había que citar el estudio de Muñoz Leza (1989) en el Valle de Lecrín, la Memoria Doctoral “Investigaciones etnobotánicas en la provincia de Granada” (González-Tejero, 1989), que incluye numerosas localidades de Sierra Nevada, la investigación sobre recuperación de variedades tradicionales de cultivo desarrollado en la alta alpujarra (Romero et al., 2011) y más recientemente se ha publicado un trabajo con la información recopilada en Lanjarón (Pastor y Molero, 2015). A esto hay que sumar otros trabajos que se centran en los usos de las plantas en la Alpujarra granadina, bien desde la perspectiva tradicional (Gil y Juárez, 2005), o no (Sandoval y Donat, 2006).

Recursos vegetales y manejo del territorio

Las condiciones geográficas y climáticas de Sierra Nevada, derivadas de su estructura orográfica, generan distintas formas de percepción y manejo del territorio. Estas peculiaridades pueden reconocerse fácilmente entre las solanas y umbrías, zonas calcáreas y silíceas, pero es, sobre todo, el gradiente altitudinal el que condiciona de forma más relevante la gestión de los recursos naturales. Hemos estructurado el texto que ofrecemos a continuación en dos grandes bloques siguiendo este criterio.

LAS ZONAS ALTAS

Muchos trabajos han resaltado la importancia de Sierra Nevada respecto a su diversidad vegetal (Molero Mesa, 1994), y por albergar el mayor porcentaje de especies endémicas de la Península (Buirá et al., 2017; Domínguez Lozano et al., 2000), siendo especialmente importantes las zonas de cumbrés. Sin embargo, se trata de un territorio que, por sus condiciones, climáticas, orográficas y de sustrato, es difícil de explotar.

La población de Sierra Nevada se distribuye en pequeños núcleos más o menos aislados que tradicionalmente han basado su economía en la ganadería y la agricultura. La abundancia de agua procedente del deshielo ha permitido cultivos que varían en relación a la altitud, tipo de sustrato, disponibilidad de agua, etc.

Como han sugerido otros autores (Sorre, 1932), es tentador suponer que el aprovechamiento de los recursos en Sierra Nevada es fruto de una larga interacción entre el medio y sus pobladores, sin embargo es difícil establecer la antigüedad de los usos agrarios en Sierra Nevada, ya que des-

pués de la expulsión de los moriscos en 1572 la población del macizo se renovó prácticamente al completo. De cualquier modo, la explotación del territorio sigue en Sierra Nevada una pauta distinta a otras montañas europeas pues la latitud permitió el establecimiento de cultivos estivales en zonas altas y, junto con el pastoreo, favoreció la habitación estacional del territorio de cumbres. Como indica Carandell (1935).

[...] la actividad humana durante el invierno se concentra allí donde la temperatura no interrumpe la vida vegetal; esto es en las soleadas y abrigadas faldas de Sierra Nevada, cabe los ríos Guadalfeo, Cádiar, etcétera. Y el ganado pasta en lo hondo de los valles.

Pero en cuanto llega Mayo-Junio se inicia el éxodo hacia la extensa región subalpina, fresca, húmeda por los regatos mil que la nieve destila a medida que se bate en retirada hacia los recovecos de los circos.... La región subalpina es teatro de una vida agrícola, sedentaria, y de una vida nómada, pastoral.

Son abiertos los toscos silos en que, bajo fuerte espesor de tierra, permaneció guardada la simiente de centeno y las patatas. [...]

En el promedio del verano abren su flor la manzanilla, la genciana, las plantas medicinales, en fin. Y una tercera oleada, la de los buscadores, asciende hasta las cumbres.

De modo que puede decirse que hay tres estratos de vida hiperurbana: el inferior, fijo, atento al agro; el medio, y el superior, nómadas.

Como en otras montañas mediterráneas el pastoreo ha debido ser un factor modelador del actual paisaje favoreciendo, mediante la quema, el desarrollo de los piornales y pastizales en detrimento de otras formaciones leñosas. Aunque escasos, los cultivos contribuían al sustento familiar sembrando patata, la variedad conocida como copo de nieve, y centeno que se cultivaban a más de 2000 m de altitud, como indica, entre otros, Rein (1994):

El cultivo de los campos es posible gracias sobre todo al riego artificial. El cultivo comienza con los sembrados de patatas y centeno, a más de 2000 m de altitud, de los que las primeras alcanzan su madurez a los 11 meses [...].

El centeno ha sido un cultivo tradicional en las zonas altas de Sierra Nevada de lo que tenemos noticias desde los agrónomos andalusíes (Hernández Bermejo et al., 2012). A principios del siglo XVIII Fernández Navarrete (1997) y posteriormente Rojas Clemente (2002), dan noticia de la importancia de este cultivo sobre todo en la alta Alpujarra y refieren la existencia de un centeno silvestre que podría tratarse de lo que, algo más tarde, Boissier

(1839-1845) identificaría como *Secale montanum* Guss., para el que recoge el nombre de centeno morisco, una especie perenne, posiblemente ancestro de *Secale cereale* L. (Sencer y Hawkes, 1980). En Sierra Nevada es una especie rara que no se ha observado desde hace tiempo (Romero, 2011). Junto con Marruecos, la Bética debe ser la estación más occidental de la especie. La conservación de este reservorio genético podría ser muy importante en el futuro del cultivo del centeno.

La papa “copo de nieve”, pequeña y con carne blanca, se conservaba durante todo el año en silos excavados en la tierra. Esta patata, que se creía perdida, se ha recuperado gracias al germoplasma conservado por los campesinos de la sierra y actualmente se siembra en algunas localidades como Güéjar Sierra o Nigüelas (Figura 2).

[...] mientras los labradores de Güéjar y Monachil almacenan bellotas y cerezas, los de las estribaciones mediterráneas de la Alpujarra guardan almendras y naranjas. Aquellos conservan patatas bajo la nieve; estos secan higos al calor del sol” (Carandell, 1935).

La riqueza de la flora de la Sierra ya era proverbial entre los autores islámicos que desde el siglo X hacen repetidas referencias a la diversidad y virtudes de las plantas de Sierra Nevada (Torres Palomo, 1967).

Como es habitual, la parcela del conocimiento tradicional mejor conservada es la del uso medicinal de las plantas (Benítez et al. 2010). Fruto de nuestra labor de años, en la provincia de Granada tenemos catalogadas 478 plantas (439 especies y 39 subespecies) con interés etnobotánico, de las que 325 tienen uso medicinal, y 160 uso alimenticio (Benítez et al., 2016). Además, en torno al 17 % de ellas son endémicas (considerando ibéricas, béticas o ibérico-norteafricanas), y 7 de ellas son especies protegidas.

En general, la gente suele recolectar los recursos vegetales de lugares cercanos a las poblaciones. De hecho, los hábitats que llegan a ofrecer más recursos etnobotánicos son las zonas de vegetación alterada o antrópica, fácilmente accesibles y ricas, por ejemplo, en comunidades nitrófilas, las zonas de pastos y pastizales, muy biodiversas y favorecidas históricamente por la actividad ganadera, y las arbustedas y los matorrales que suelen representar estados de vegetación serial resultado de la alteración histórica de los bosques originales (Benítez et al., 2016). Por el contrario, las zonas supraforestales ofrecen, en general, recursos que o son menos conocidos, o son menos explotados, en parte por el esfuerzo de desplazamiento que requiere su recolección. Quizás por esto, con independencia de su actividad real, la percepción popular asigna una mayor eficacia en sus propiedades medici-



Figura 2. a) Cultivo de patata “copo de nieve” en Fuente Alta, 2100 m (Foto. J.M. Romero Molina), b) Papa “copo de nieve” (Foto. J.M. Romero Molina).

nales a las plantas que son más difícilmente accesibles, y este es uno de los factores de riesgo que amenazan la supervivencia de algunas especies de las zonas cacuminales.

El caso más notable es el de la manzanilla real o manzanilla de Sierra Nevada, *Artemisia granatensis* Boiss. (Figura 3a), uno de los elementos más emblemáticos de la Sierra y una de las especies medicinales más amenazada de Europa (Allen et al., 2014), considerada en peligro crítico de extinción en la Lista Roja de la Flora Vascular Española (Moreno, 2008). Ha sido una de las primeras plantas españolas que se sometieron a planes de recuperación y conservación. Aunque la planta seguramente era conocida por los botánicos andalusíes (Navarro García y Hernández Bermejo, 1994), para la botánica moderna las primeras referencias datan de los comienzos del siglo XIX (Lagasca y Rodríguez, 1802; Bory de Saint-Vincent, 1820; Webb, 1838; 1839), aunque finalmente fue Boissier en 1838 el primero en publicarla válidamente como una especie nueva. Todos hacen referencia a sus virtudes aromáticas y medicinales y a la gran reputación que tenía en la zona. Boissier comenta su abundancia en las cumbres de la Sierra y la gran cantidad de la planta que se vendía durante el verano en los mercados de la ciudad de Granada. A principios del siglo XX, las referencias de Pau (1908) no dejan lugar a dudas sobre la abusiva recolección de la manzanilla (Figura 3b):

Si aquí indico esta especie, lo hago para señalar la guerra de exterminio que se le hace por los manzanilleros. Está condenada a desaparecer: no conozco planta en España ni región alguna que la monomanía o epidemia social esté con más furor encarnada en los naturales del país... Yo dije al guía que la cultivasen para atender las demandas y así pudiera evitarse su exterminio.

En este mismo sentido, Font Quer en 1924 (citado en Font Quer, 1962) comenta que:

En todas las comarcas vecinas de Sierra Nevada, lo mismo en Granada que en las Alpujarras y el Marquesado, goza de gran fama como hierba medicinal. Hasta los pastores de Dalías, que llegan con sus ganados a la sierra [...] conocen la manzanilla real. Unos y otros son hoy, mejor que los llamados manzanilleros, los que recogen la hierba y la venden en los pueblos cercanos [...] ha llegado a escasear tanto, que para recoger unos cuantos pliegos para el herbario, es preciso buscar mucho.

Y nos da noticia del precio que alcanzaba en el mercado:

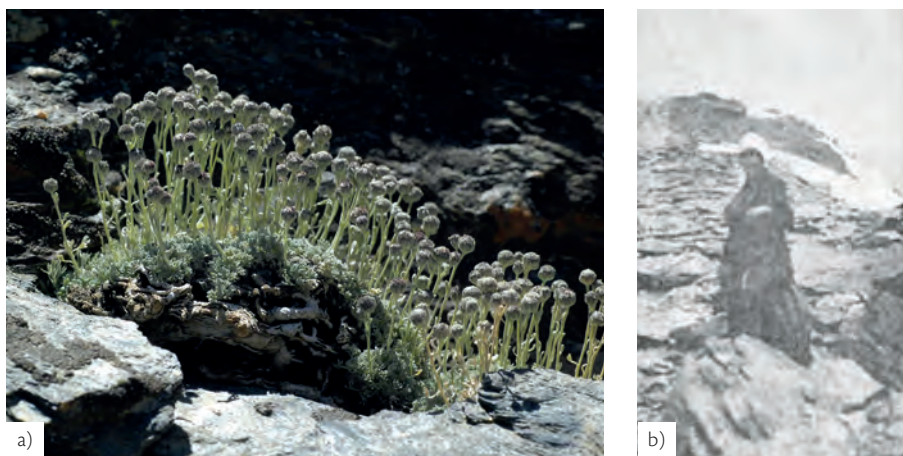


Figura 3. a) *Artemisia granatensis*, b) Manzanillera. Tomada de Carandell (1935).

A último de Agosto del año pasado (1923), se ha pagado en Jerez del Marquesado a 14 reales la libra, precio elevado si se tiene en cuenta que se vende entera la planta, con raíz inclusive y todo lo que arrastra la matita al ser arrancada, tierra y piedrecitas.

Continúa recogiendo los comentarios de Serrano y Vera Guglieri (1935) en la “Materia Farmacéutica” que ilustran claramente el alto valor que la manzanilla de la sierra tenía en la provincia de Granada:

Debido a la irracional recolección que de ella se hace, está casi agotada en Sierra Nevada, pues, a consecuencia del alto precio que alcanza en el mercado, la cortan tan pronto nace para evitar que otros recolectores se adelanten, no dando con ello lugar a que la producción de semilla y su diseminación la multipliquen debidamente (Molero Mesa et al., 2014).

A pesar de las medidas de protección, su comercio fue habitual hasta casi final siglo XX (Mas Guindal, 1941). Aunque hoy en día sigue siendo una planta muy rara, las medidas de protección asociadas a la figura del Parque Nacional están favoreciendo la recuperación de las poblaciones. Si bien la cifra es revisable, en Sierra Nevada han sido catalogadas más de 150 especies de interés medicinal (González-Tejero, 1992). Sin ánimo de ser exhaustivos recogemos a continuación otras especies de las altas cumbres que son objeto de recolección por sus propiedades medicinales.



Figura 4. a) *Acinos alpinus*, b) *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis*, c) *Sideritis glacialis*, d) *Thymus serpylloides* subsp. *serpylloides*.

Acinos alpinus (L.) Moench. (Figura 4a). El té de la sierra o te de Sierra Nevada, es una planta muy aromática que vive en pequeñas poblaciones formado parte del pastizal sobre sustrato calizo. Hasta hace relativamente poco tiempo se recolectaba y se comercializaba en mercadillos populares, por sus propiedades estomacales. Se trata de una especie fácil

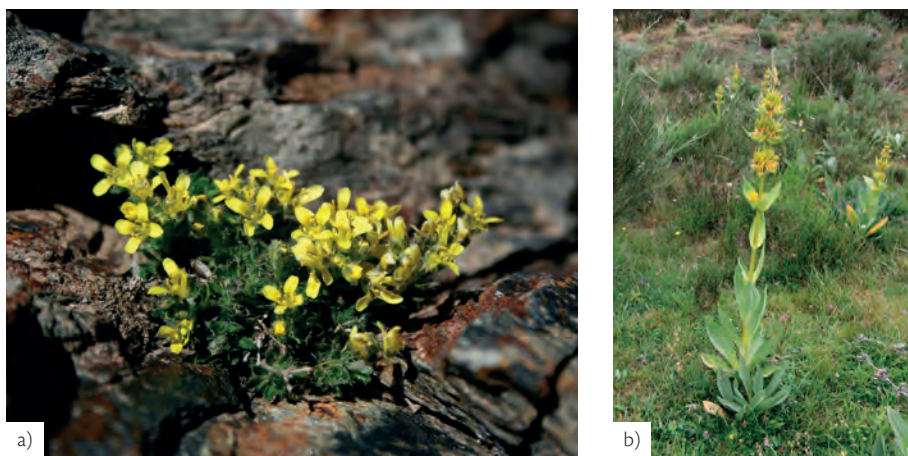


Figura 5. a) *Draba hispanica* subsp. *laderoi*, b) *Gentiana lutea*.

de cultivar que podría ser un recurso económico interesante, disminuyendo la presión sobre las poblaciones naturales. *Arenaria tetraquetra* L. subsp. *amabilis* (Bory) H. Lindb. fil. (Figura 4b). Endemismo de las altas cumbres nevadenses, esta subespecie, conocida como piel de león, es muy valorada en algunas localidades alpujarreñas para el tratamiento de afecciones renales. Es rica en saponinas, sales de potasio y flavonoides (López Casamayor, 2007) que, seguramente, proporcionarán efectos diuréticos y antiinflamatorios. *Sideritis glacialis* Boiss. (Figura 4c). Este endemismo es una de las tantas zaja-reñas utilizadas tradicionalmente por sus propiedades estomacales, antiinflamatorias y cicatrizantes. El uso de esta especie, muy apreciada por los pobladores del entorno de Sierra Nevada, es otro ejemplo de la percepción popular que atribuye virtudes excepcionales a las plantas que son más raras o más difíciles de recolectar (Benítez et al., 2016). Esta percepción se constata también en la denominación popular de estas especies, a la que se suele añadir un epíteto específico para distinguirlas de las más comunes. En este caso al término genérico zaja-reña, nombre que designa a distintas especies del género, incluso presentes en zonas más basales de la sierra (*S. hirsuta* L., *S. incana* L., *S. granatensis* (Pau) Alcaraz et al., del grupo *S. pusilla* (Lange) Pau), se añade el adjetivo especificativo de real, serrana o de cuerda, denotando así su mayor valía popular. *Thymus serpylloides* Bory subsp. *serpylloides*. (Figura 4d). El tomillo de la Sierra, o tomillo de Sierra Nevada, es otro elemento en-

démico de esta sierra empleado como estomacal y digestivo. *Draba hispanica* Boiss. subsp. *laderoi* Rivas Mart., M.E. García y Penas. (Figura 5a). Esta pequeña crucífera, también endémica de la Sierra, se ha recolectado para su empleo en infusión como analgésico en casos de dolores agudos muy intensos. *Gentiana lutea* L. (Figura 5b), por sus principios amargos, propiedades aperitivas y estomacales, es una de las especies medicinales más recolectadas y comercializadas en Europa, lo que ha hecho que actualmente esté incluida en la lista roja de plantas medicinales europeas (Allen et al., 2014). En Sierra Nevada solo existe una pequeña población, con uso puntual por los habitantes del entorno.

LAS ZONAS MEDIAS Y BAJAS

Como ya hemos indicado, en las zonas medias y bajas de Sierra Nevada la agricultura ha sido la base de la economía hasta la mitad del siglo XX, en que el turismo ha venido a complementar la actividad de algunas comarcas. En la vertiente sur, los cultivos de regadío, de origen medieval, establecidos sobre pequeñas terrazas escalonadas, han modelado el paisaje sobre todo en comarcas como la Alpujarra (Figura 6), configurando un agroecosistema que permite la autosuficiencia familiar, en el que se aprovecha la fuerte pendiente para sembrar especies con diferentes requerimientos ecológicos en las zonas bajas o en las altas (Romero et al., 2011) y alterna con áreas boscosas ocupadas por castaños y robles con cultivos de huerta.

La diversidad de hábitats y condiciones climáticas, los cambios poblacionales históricos y el aislamiento secular de la comarca hasta bien entrado el siglo XX han favorecido la deriva genética de los cultivos generando numerosas variedades locales (Romero et al., 2011) que se distinguen en cada uno de los valles y que hacen de esta zona un importante reservorio genético. A pesar del abandono de la agricultura en favor de la actividad turística, aún podemos encontrar en la Alpujarra variedades locales cultivadas desde antaño. La oferta del mercado constituida en su mayor parte por productos procedentes de variedades comerciales, ha despertado el interés por la recuperación de las variedades antiguas, locales o tradicionales. Esta labor se lleva a cabo entre otros organismos y centros de investigación, por entidades como la Red Andaluza de Semillas, apoyada en la ya mencionada *Global Strategy for Plant Conservation* que recoge entre sus objetivos la conservación de la diversidad genética de los cultivos y la protección de las especies silvestres relacionadas con ellos.



Figura 6. Paisaje típico de la Alpujarra. Barranco del Poqueira.



Figura 7. Antonio Jiménez, campesino de Júbar. (Foto J.M. Romero Molina).

En un reciente estudio en la alta alpujarra, realizado por nuestro grupo de investigación (Romero et al., 2011) (Figura 7) se censaron 34 especies o subespecies de hortalizas, cereales y frutales algunas de ellas con un gran número de variedades locales, como el maíz, tomate, pimiento, calabaza (Figura 8a) y sobre todo judías o habichuelas (Figura 8b). Mención especial merece el cultivo de los llamados frigüelos, en otros lugares garrubias o judiuelas, una habichuela de grano pequeño, blancas y con una pinta negra perteneciente al género *Vigna* (Figura 8c). Conocidas en el mediterráneo desde la antigüedad fueron abandonadas después de la llegada de las judías americanas del género *Phaseolus*. Las vignas son un tipo de habichuelas muy productivas y poco exigentes, necesitan poca agua y son resistentes a diversas plagas y enfermedades. En la Alpujarra se dice que “*al frigüelo no le da el piojo y que con unas cuantas matas se tiene suficientes para el gastillo de la casa*”.

La recolección de plantas silvestres y hongos, es otro recurso importante en las zonas de media altitud. A la tradicional recogida de especies con valor alimenticio como: las escobicas (*Mantisalca salmantica* (L.) Briq. y Cavill.), los hinojos (*Foeniculum vulgare* Mill.), collejas (*Silene vulgaris* (Moench) Garcke), espárragos (*Asparagus spp.*), cardos o cardillos (*Scolymus hispanicus* L.) (Figura 8d), borrajas (*Borrago officinalis* L.), cerrajas (*Sonchus spp.*), lenguazas (*Anchusa spp.*, *Echium spp.*), ortigas (*Urtica spp.*), etc., ingredientes de ensaladas, sopas, potajes, revueltos, etc. (Benítez et al., 2017), hay que añadir las plantas utilizadas para la elaboración de objetos artesanales o utensilios domésticos y de labranza, como el esparto (*Macrochloa tenacissima* (L.) Kunth), castaño, (*Castanea sativa* Mill.) cerezo (*Prunus avium* (L.) L.), almez (*Celtis australis* L.), chopo (*Populus alba* L.), mimbre (*Salix spp.*), etc., y sobre todo la recolección de plantas condimentarias, aromáticas y medicinales, que, en algunas ocasiones ha supuesto una parte importante de la economía de los habitantes de Sierra Nevada, como es el caso de la recolección para comercio de distintas especies de tomillo (principalmente *Thymus zygis* L., *Th. mastichina* L. y *Th. baeticus* Boiss. ex Lacaita), romero (*Rosmarinus officinalis* L.), salvia (*Salvia lavandulifolia* Vahl) o alhucemas (*Lavandula latifolia* Medik., *L. lanata* Boiss.).

En algunos casos, la presión sobre las poblaciones naturales puede ser excesiva, por ello es necesario desarrollar una regulación específica que permita que el aprovechamiento sea sostenible. Es importante tener en cuenta no solo el volumen del material recolectado sino aspectos cualitativos como las técnicas de extracción, periodicidad, zonas de recolección y, sobre todo, el estatus de abundancia, rareza o amenaza de la especie recolectada (González-Tejero et al., 1999).



Figura 8. Variedades tradicionales alpujarreñas. a) Variedades de calabaza cultivadas en La Alpujarra (Foto. J.M. Romero Molina), b) Algunas variedades de habichuelas cultivadas en la Alpujarra (1. Habichuela negra 2. Martillosa 3. Cora 4. Pinta chica 5. Mocha colorá 6. Friguelo negro. 7. Mataró 8. Pinta gorda o de la virgen 9. Perona 10. Jayena 11. Bolillo negro 12. Mocha blanca 13. Garrafal oro 14. del maíz 15. Pinta colorá) (Foto. J.M. Romero Molina),



Figura 8. (Cont). c) Frigüelo, *Vigna unguiculata*, d) Cardillo, *Scolymus hispanicus*.

Mientras que la explotación de plantas para destilar el aceite esencial pudo suponer un factor de riesgo, la recolección de plantas con fines medicinales no parece ser una amenaza para las poblaciones naturales ya que, en general, se recolectan en pequeñas cantidades destinadas al uso familiar o al comercio al por menor. Con buen criterio, la ley andaluza de la Flora y la Fauna Silvestres (8/2003), en su artículo 31 establece:

No requiere autorización administrativa la recogida esporádica en pequeñas cantidades de ejemplares de especies silvestres de invertebrados, plantas y hongos en los lugares y fechas tradicionales, siempre que la misma no entrañe riesgo de desaparición local de la especie.

Especies como el romero, la salvia, el olivo y su aceite o la mejorana (*Thymus mastichina*), entre otras, son consideradas por la población local como una verdadera panacea con un amplio abanico de empleos terapéuticos (en algunos casos, como por ejemplo el romero se han detectado más de 15 usos distintos) mientras que otras tienen un espectro de uso muy específico. Por ejemplo, *Thymus longiflorus* Boiss. se usa solo como

estomacal, *Rhaponticum coniferum* (L.) Greuter, para combatir las fiebres maltas o *Alkanna tinctoria* (L.) Tausch se emplea como vulneraria.

Conclusiones

Entre las montañas europeas, Sierra Nevada es un macizo original por la riqueza y distribución de su flora endémica, concentrada en las zonas cacuminales, a lo que se añade un rico patrimonio cultural, que se manifiesta en unos usos originales y en un singular manejo del territorio, que es imprescindible considerar en las estrategias de conservación de la biodiversidad.

Tres décadas de gestión de conservación de la flora en el Espacio Natural Sierra Nevada

Ignacio Henares Civantos¹ y José Miguel Muñoz Díaz²

Resumen

Se analizan tres décadas de acciones de conservación de flora en Sierra Nevada, que coinciden con el trigésimo aniversario de la declaración del Parque Natural de Sierra Nevada y el vigésimo del Parque Nacional.

Sierra Nevada, con su gran diversidad vegetal y el alto grado de endemismo de su flora, constituye un lugar privilegiado para analizar la evolución de las políticas de conservación de espacios y de especies y la interrelación entre ellas. Con un gradiente de protección desde las altas cumbres, menos antropizadas, hacia las vegas bajas, la gestión integrada que se ha ido configurando de un Parque Nacional y un Parque Natural, supone un modelo que ha sido validado por la UNESCO y reconocido por la UICN al incluir a Sierra Nevada en la *Green List* de las Áreas Mejor Gestionadas del Mundo. En este espacio natural protegido se asume que la conservación de la flora y la fauna debe estar orientada hacia la protección de los ecosistemas. Para cumplir este objetivo, deben complementarse las acciones de conservación específicas con las políticas sectoriales que inciden, de manera directa o indirecta, sobre las especies.

En primer lugar, hacemos un repaso de las principales actuaciones realizadas en materia de conservación de flora en este periodo en este espacio natural protegido y se avanzan algunos resultados, sobre todo en las especies catalogadas. Posteriormente se indica cómo se han integrado los criterios de conservación, a partir de los seguimientos de poblaciones, en la normativa del Espacio Natural Sierra Nevada, que cristalizaron en el Decreto 238/2011 por el que se aprueba la ordenación y la gestión de Sie-

1. Parque Nacional y Natural de Sierra Nevada. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible, Junta de Andalucía

2. Agencia de Medio Ambiente y Agua. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible, Junta de Andalucía

rra Nevada que incluye tanto el Plan de Ordenación de Recursos Naturales para todo el conjunto como los respectivos Planes Rectores de Uso y Gestión del Parque Nacional y del Parque Natural. Dedicamos un apartado a la relación entre la conservación y la gestión forestal, muy importante si se tiene en cuenta que un porcentaje muy elevado de Sierra Nevada está ocupado por masas forestales, tanto bosques autóctonos de encinas y robles, como pinares de repoblación en diferentes estadios. Finalmente, se hacen unos apuntes sobre la incidencia del Uso Público en la conservación de la flora y sobre ésta y la actividad científica en Sierra Nevada.

Palabras clave: Gestión, normativa, conservación, Espacios Naturales Protegidos.

Conservación de espacios más conservación de especies

La conservación de las especies y de los ecosistemas más singulares no es un elemento independiente de la gestión del espacio del que forman parte. En Sierra Nevada la conservación de la flora constituye uno de los elementos centrales de la gestión de este espacio natural protegido, que tiene en su diversidad vegetal una de las razones de su consideración como Parque Nacional, Parque Natural y Reserva de la Biosfera y, por ello, una de las líneas de gestión principales. El macizo montañoso de Sierra Nevada, esta gran montaña, pequeño continente, punto caliente de la biodiversidad en la Región Mediterránea, está rodeado por todo un enjambre de espacios naturales y sociales, con los que interrelaciona y de los que no es ajeno. En este escenario, las acciones de conservación dejan de tener sentido si no están integradas en una estrategia de gestión y en un ambiente social que favorezcan su efectividad. De lo contrario se convierten en actuaciones, que pueden tener incidencia de manera puntual, pero que pueden ser irrelevantes en el mantenimiento o mejora de las poblaciones más sensibles.

El término conservación en los últimos 30 años ha pasado a ser un concepto admitido socialmente y ampliamente desarrollado científicamente y a entenderse, por consiguiente, como un elemento integrado en las líneas estratégicas del espacio natural, como antagónico a extinción. Por tanto, ligado estrechamente a la ordenación del territorio, a la gestión de los aprovechamientos y de las masas forestales, y a toda la política de equipamientos y actividades de Uso Público. En caso contrario, se corre el riesgo de una pérdida o deterioro de la biodiversidad por acumulación

de múltiples impactos de baja incidencia, que individualmente no parecen amenazar la supervivencia de la especie amenazada pero que, de forma combinada, generan un deterioro progresivo de los ecosistemas y de las especies que albergan.

La historia de Sierra Nevada como espacio natural protegido arranca en 1989 con la Declaración del Parque Natural de Sierra Nevada, si exceptuamos la declaración como Reserva de la Biosfera de Sierra Nevada en junio de 1986 por la UNESCO. Se contaba con la publicación de algunos trabajos de investigación sobre la flora nevadense. Posteriormente se desarrolla el Catálogo Andaluz de Especies de la Flora Silvestre Amenazada, (Decreto 104/1994), que complementaba y ampliaba el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, que se había aprobado unos años antes (Real Decreto 439/1990). Se incluyó en el listado a 23 de las especies amenazadas de Sierra Nevada (5 béticas, 7 ibéricas, 3 iberonorteafricanas y 17 de distribución más amplia). En 1994 se aprueba el Plan de Ordenación de los Recursos Naturales (PORN) y el Plan Rector de Uso y Gestión (PRUG) del Parque Natural de Sierra Nevada (Decreto 64/1994) que será posteriormente renovado en 2011 (Decreto 238/2011), tras un amplio proceso de participación ciudadana y consenso. Con el primer PORN se establecieron como Zonas de Reserva la mayor parte del área de altas cumbres que posteriormente, en 1999, se incluirían en el territorio incluido como Parque Nacional. Con el segundo PORN se hace una delimitación más ajustada, a mayor escala, de la zonificación de todo el conjunto, identificando nuevas zonas de reserva y se hace una especial mención a la conservación de la flora como uno de los ejes principales de gestión de todo el Espacio Natural (Parque Nacional y Parque Natural).

Un hito especial lo constituyó la redacción de los «Planes de conservación de especies de la flora amenazada», contemplados en la legislación autonómica, promovidos por la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y realizados por grupos de investigación de las universidades andaluzas y del CSIC. En el caso concreto de Sierra Nevada, los planes se desarrollaron en dos fases. En la primera, que tuvo lugar entre los años 1992 y 1994, el Departamento de Botánica de la Universidad de Granada y el Jardín Botánico de Córdoba evaluaron las especies catalogadas «*en peligro de extinción*». La segunda se inició en octubre de 1995, se complementó con taxones «*en peligro de extinción*» que quedaban por estudiar y se incorporaron también todas las especies «*vulnerables*». En el Jardín Botánico de Córdoba se consigue la multiplicación artificial de algunas especies, que son introducidas en los dos jardines botánicos nevadenses establecidos por aquellos años, el de la Cortijuela y el Jardín Botánico Alpino

Universitario. También se almacena germoplasma de muchas especies amenazadas en los bancos de los Jardines Botánicos de Córdoba y de la Universidad de Granada.

En 2001 se publica el libro de La Flora Amenazada y Endémica de Sierra Nevada (Blanca et al., 2001), que recopila toda la información conocida hasta el momento de las múltiples especies consideradas amenazadas de Sierra Nevada. Además de una descripción minuciosa por especie, este libro hace una evaluación de los diferentes factores de amenaza, tanto los que podemos considerar naturales, (especificidad de hábitats, carácter relicto...), como los de clara influencia antrópica, (sobrepastoreo, la alteración del régimen hídrico, la deforestación, recolección, turismo y red viaria, especies exóticas, y abandono de actividades tradicionales). Todos estos factores, de una forma directa o indirecta, están sujetos a regulación mediante los diferentes instrumentos de gestión del Espacio Natural Sierra Nevada.

Gestionar la conservación, conservar lo gestionado

Paralelamente al marco legal se desarrolla una serie de Proyectos, Programas y Asistencias Técnicas de conservación de especies amenazadas (Tabla 1), que alimentan el conocimiento del estatus de conservación de las especies de flora y se determinan estrategias de intervención, así como empiezan a ejecutarse actuaciones de conservación *in situ* y *ex situ* principalmente con las especies catalogadas. Pronto se verán los primeros resultados. En 2002 las prospecciones llevadas a cabo dentro del proyecto AFA (Atlas de Flora Amenazada de España) y el proyecto *Life* («Recuperación de áreas con flora amenazada de Sierra Nevada»), permitieron el hallazgo de *Alchemilla fonqueri* e *Hippocrepis prostrata* (Lorite et al., 2003), especies de las que no había citas en las últimas décadas, lo que permitió la primera evaluación del estado de sus poblaciones. Se vuelve a localizar la única población conocida de *Laserpitium longiradium* y aumentan las poblaciones conocidas de *Erodium rupicola*, tejos, abedules, etc. Aumentan exponencialmente las citas de especies, se van equipando y dotado de contenido a los jardines botánicos de La Cortijuela, primero, y luego de Hoya de Pedraza, que quedarán integrados en una Red Andaluza representando a los sectores biogeográficos Malacitano-Almijareense, el primero, y Nevadense y Alpujarreño-Gadoreense, el segundo.

Para cada uno de estos proyectos se diseñaron y propusieron medidas efectivas para la mejora de las poblaciones. El volumen de información ge-

Tabla 1. Evolución temporal de los sucesivos proyectos y planes de conservación de flora llevados a cabo en el Espacio Natural de Sierra Nevada en los últimos 25 años.

Inicio	Fin	Nombre	Ejecuta
1995	1995	LIFE94 NAT/E/001203: Planes de restauración conservación y manejo de especies de flora amenazada de Andalucía	TRAGSA-CMA
1998	2000	Borradores Planes de Recuperación y Planes de Conservación	UGR-CMA
2000	2002	LIFE98 NAT/E/005358: Recuperación de áreas con flora amenazada de Sierra Nevada	TRAGSA-UGR-CMA
2003	2005	Proyecto de Recuperación de leñosas amenazadas de Sierra Nevada	PINUS
2003	2007	Proyecto de Recuperación de Flora en peligro crítico y en peligro de las Sierras de Andalucía Oriental	EGMASA-CMA
2003	2007	Consultoría y asistencia técnica para el seguimiento, investigación, propagación, formación y divulgación del proyecto de recuperación de la flora en peligro y en peligro crítico de las sierras de Andalucía oriental	EGMASA-CMA
2007	2011	Programa de Recuperación de Flora de Altas cumbres de Andalucía	EGMASA-CMA
2008	2010	Conservación de Flora Amenazada de Almería	EGMASA-CMA
2009	2011	Actuaciones de conservación de los recursos genéticos de <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>neva-densis</i>	EGMASA-CMA
2010	2011	Propuesta de Servicio para la conservación de la flora amenazada de Altas cumbres de Andalucía	AMAYA-CMA
2012	2013	Propuesta de Servicio para la conservación de la flora amenazada de Altas cumbres de Andalucía	AMAYA-CMAOT
2018	2019	Plan de recuperación de Altas Cumbres (Programa de Gestión)	AMAYA-CMAOT

CMA, Consejería de Medio Ambiente. TRAGSA, empresa (pública) de Transformación Agraria. EGMASA, empresa (pública) de Gestión Medio Ambiental. AMAYA, Agencia de Medio Ambiente y Agua. CMAOT, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. UGR, Universidad de Granada. PINUS, Empresa forestal.



Figura 1. Seguimiento de *Arenaria nevadensis*.

nerada hace difícil hacer una descripción pormenorizada de lo realizado en cada uno de los proyectos señalados. Nos limitamos a realizar una breve descripción de algunos de los resultados más relevantes conseguidos.

Se han realizado actuaciones de conservación, *in situ* y *ex situ*, con todas las especies amenazadas presentes en los diferentes catálogos legales. Destacan las actuaciones centradas en las especies «En Peligro Crítico» o «En Peligro», aunque también se han realizado sobre las que tienen un nivel de amenaza menor o incluso con otras especies de amplia distribución, pero poco representadas en Sierra Nevada.

De las especies amenazadas con un área de distribución más restringida destacamos las actuaciones realizadas sobre *Arenaria nevadensis* Boiss. & Reut. Se ha cartografiado su área de distribución y se realiza un seguimiento anual del estado de conservación en el marco de los trabajos del Observatorio de Cambio Global de Sierra Nevada. Además, se están ensayando técnicas de propagación. Durante los últimos 17 años ha mostrado una cierta estabilidad, que se refleja en su tasa de fertilidad, tanto en la producción de flores y frutos, como en la proporción de semillas viables. Su estructura poblacional fluctúa en concordancia con su condición de planta anual. Los estudios genéticos indican un alto nivel de diversidad genética a pesar de su distribución tan restringida (Figura 1).



Figura 2. *Laserpitium longiradium*, una especie en peligro de extinción de la que se han realizado refuerzos poblacionales.

De *Laserpitium longiradium* Boiss., se han realizado siembras que han supuesto un refuerzo poblacional de más de 220 ejemplares, sobre una población inicial que se estimaba en 1.200. Además, el seguimiento continuo permite observar cómo desde el año 2000 ha mostrado un comportamiento estacionario condicionado por la evolución de las diferentes fases de su ciclo biológico. En el último tramo de esta secuencia se ha constatado el incremento del ramoneo por ungulados y el efecto negativo de la sequía en la producción de flores y en el desarrollo de frutos. El análisis de la biología reproductiva, a partir del ensayo de germinación iniciado en 2010, indica una alta tasa de supervivencia de los ejemplares que germinaron el primer año (24%) y la pequeña fracción de ejemplares latentes (Figura 2).

En cuanto a *Artemisia granatensis* Boiss., la manzanilla real, se han conseguido técnicas de propagación masivas con una alta efectividad. Se ha creado un huerto semillero. Se han reforzado sus principales núcleos con más de 600 nuevos ejemplares y se hacen campañas anuales de control de furtivismo y recolecciones ilegales.

Para *Odontites visosus* subsp. *granatensis* (Boiss.) Bolliger se han realizado siembras de refuerzo en el interior de vallados junto a la localidad princi-

pal con notable éxito. Los trabajos de prospección han permitido conocer dos nuevas poblaciones (Fuentes & Algarra, 2015).

El caso de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* (H. Christ) Heywood es un ejemplo palpable de la integración entre conservación-ciencia-gestión. A partir de una investigación realizada con cargo a los Proyectos de Investigación de Parques Nacionales (Robledo, 2009) se realizan estudios genotípicos y se detecta un alto nivel de introgresión genética de los pinares de silvestre de repoblación sobre los nuevos brinzales en las poblaciones de pino silvestre autóctono. Se inició un ensayo de estaquillado a partir de púas procedentes de ejemplares ya presentes antes de las repoblaciones en el núcleo autóctono de La Cortijuela. Con esta técnica se consiguieron 300 ejemplares. Con ellos se creó el Huerto Semillero de *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis* en el paraje de La Dehesilla. En 2012 se colectó una nueva remesa de púas a partir de parentales procedentes del núcleo de Barranco del Espinar. Se obtuvieron 238 ejemplares que, cuando alcanzaron su tamaño óptimo se plantaron junto a los anteriores. En 2017 se realizaron las primeras colectas de piñas con un doble objetivo: determinar el nivel de viabilidad de las semillas que se supone escaso debido a su procedencia y, con los ejemplares conseguidos, hacer una plantación en el marco de la acción C1 de gestión de masas de pinar del Proyecto *Life Adaptamed* (<https://www.lifeadaptamed.eu/>).

Se han realizado protecciones perimetrales para los puntos en los que se ha detectado regeneración natural de tejo (*Taxus baccata* L.) y abedul (*Betula pendula* subsp. *fontqueri* (Rothm) G. Moreno & Peinado). El tejo, especie de crecimiento muy lento, muestra un alto nivel de diversidad genética, que indica un gran aislamiento entre los diferentes núcleos desde hace mucho tiempo (Burgarella et al., 2011). Se han realizado plantaciones masivas que no han dado los resultados esperados, ya que requiere de unas condiciones ecológicas muy concretas. Los plantones son muy sensibles a la sequía de verano. Las acciones de conservación se centran en el control de los factores de amenaza, protección de ejemplares juveniles y en potenciar los procesos ecológicos que favorecen su regeneración natural (García et al., 2000). Es el caso contrario del abedul, una especie de fácil germinación y crecimiento rápido. Los ejemplares plantados entre 2006 y 2008 con apenas 50 cm de altura, alcanzaban más de 5 metros en 2016 y, lo que es más importante, ya eran ejemplares reproductores. Se ha conseguido reforzar núcleos con pocos ejemplares con más de 100 individuos nuevos. Además, se ha conseguido con protectores individuales, que ejemplares juveniles muy ramoneados alcancen la capacidad reproductora en estos años.



Figura 3. Con la manzanilla real, *Artemisia granatensis*, se han conseguido técnicas de propagación masivas con una alta efectividad.

De forma breve destacar que se han conseguido reforzar las poblaciones de otras especies, como *Artemisia alba* subsp. *nevadensis*, *Artemisia umbelliformis*, *Sempervivum tectorum*, *Salix hastata* subsp. *sierrae-nevadae*, *Narcissus nevadensis*, *Erodium astragaloides*, *Artemisia chamaemelifolia* e *Ilex aquifolium*.

Integración de la Conservación en los planes de gestión del Parque Nacional y Parque Natural de Sierra Nevada

Las primeras evaluaciones de las poblaciones de especies amenazadas consideraban como prioritario el refuerzo poblacional. Con el tiempo, se han ido matizando los criterios básicos de actuación iniciales, que han ido derivando hacia actuaciones más propias al estatus de conservación concreto de cada población para intentar disminuir o mitigar el efecto pernicioso del



Figura 4. El Plan Sectorial de Ganadería Extensiva fija la carga ganadera y condiciona el pastoreo en zonas con mayor tasa de endemividad.

factor principal de amenaza. De esta forma, se incluyen criterios de conservación en los Planes Sectoriales de Gestión de materias concretas directamente relacionadas con sus factores de amenaza. Se han ido integrando los criterios de conservación, a partir de los seguimientos enmarcados en los Programas de Altas Cumbres, en los diferentes Planes Sectoriales, de Ganadería Extensiva, Gestión Forestal, Uso Público, Investigación y Gestión de Ungulados Silvestres. En todos los casos, el objeto es compatibilizar la actividad con mantener o mejorar, en su caso, el estado de los ecosistemas garantizando un uso sostenible de los recursos naturales.

A título de ejemplo, indicaremos tres de estos Planes Sectoriales. En el Plan Sectorial de Gestión Ganadera se propone un sistema de cálculo de la carga ganadera y se identifican las zonas sobrepastoreadas. Se calcula la capacidad sustentadora y se condiciona la carga ganadera en las zonas de mayor tasa de endemividad como es el caso de las comunidades dolomíticas, o en las que aparecen comunidades vegetales de especial interés como robledales y pinares autóctonos (Figura 4). Por otro lado, con los trabajos de Gestión Forestal se potencian las acciones de diversificación y aumento de la resiliencia de

los extensos pinares de repoblación y la prevención de incendios. La presencia de especies amenazadas condiciona el tipo e intensidad de dichas actuaciones. Finalmente, el Plan Sectorial de Investigación marca las líneas de conocimiento que se deben desarrollar, entre las que destacan la continuación de los trabajos de investigación sobre biología de conservación, evaluación de poblaciones catalogadas, incidencia del manejo de los recursos naturales sobre la flora y la incidencia de herbívoros sobre los ecosistemas singulares. Estos dos últimos, están muy relacionados con los planes específicos de gestión de la cabra montés (*Capra pyrenaica*), jabalí (*Sus scofra*) y de otro herbívoro en actual expansión en Sierra Nevada, el ciervo (*Cervus elaphus*), considerado especie alóctona en la normativa del parque. Aunque los factores de amenaza principales estén perfectamente delimitados es necesario tener en cuenta el efecto sinérgico entre ellos y el cambio de tendencia debido a las modificaciones en los usos y la evolución del escenario climático y social.

Conservación y Gestión Forestal

Cada especie responde a las alteraciones ambientales de forma diferente. Pero pocas especies vegetales pueden mantener sus poblaciones si sufren perturbaciones permanentes de sus hábitats. En los lugares donde sólo se han seguido actuaciones basadas en el aprovechamiento maderero intensivo se han producido alteraciones drásticas de hábitats que han alterado las poblaciones de forma permanente.

Un porcentaje muy elevado del Espacio Natural de Sierra Nevada aún sigue ocupado por masas forestales de repoblación con especies de coníferas. El conocimiento sobre las comunidades vegetales y el efecto de las actuaciones forestales permite generar nuevas líneas de actuación teniendo en cuenta los previsible escenarios futuros. Una gestión forestal eficaz permitiría aumentar la superficie de ocupación de los hábitats autóctonos, que redundaría en un aumento del área de ocupación potencial de las especies amenazadas de los ámbitos forestales. En Sierra Nevada se trabaja desde hace años en una gestión orientada a conseguir la evolución hacia el monte mediterráneo del siglo XXI, un monte más heterogéneo, con mayor diversidad de flora y fauna, menos vulnerable a los incendios forestales, más resistente a agentes agresivos, con mayor capacidad de regeneración y adaptación a los cambios de las condiciones climáticas. Se intenta llegar a este tipo de monte, tanto a través de la naturalización de las masas de pinares de repoblación, como por la restauración de áreas degradadas como son las afectadas por incendios forestales.

De esta orientación de la gestión forestal hay muchas especies beneficiadas, grupos completos como las Orquídeas, Briófitos y Pteridofitos. Así mismo, especies de árboles tan simbólicos como el tejo (*Taxus baccata*), el abedul (*Betula pendula* subsp. *fontqueri*), el sauce capruno (*Salix caprea*), el pino nevadense (*Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis*), los arces (*Acer granatensis*, *A. monspesulanum*), los serbales (*Sorbus aria*, *S. hybrida*, *S. torminalis*), etc., que actualmente están relegados a pequeñas localidades. Otras herbáceas o pequeños matorrales, como *Festuca elegans*, *Laserpitium longiradium*, *Centaurea gadorensis*, *C. pulvinata* y *Teucrium oxylepis*, *Delphinium nevadense*, *Amelanchier ovalis*, *Artemisia alba* subsp. *nevadensis*, que están incluidas en algún nivel de amenaza, ya que su población está reducida, se están viendo también beneficiadas.

Condicionando las actuaciones sobre las masas forestales con criterios de conservación, se ha permitido que en los últimos años aumenten las poblaciones de tejo en la zona caliza, las de abedul, sauce capruno y mostajo. También se han condicionado los tratamientos selvícolas en las masas forestales en zonas de distribución potencial de *Laserpitium longiradium*, o de poblaciones de especies como *Teucrium oxylepis* y *Centaurea pulvinata*.

Los escenarios ambientales futuros obligan a establecer actuaciones que mitiguen los efectos de cambio climático en las masas forestales. Las tendencias futuras, apuntan a una disminución de las principales especies forestales más sensibles en Sierra Nevada (como robledales, acerales o enebrales), frente a aquellas mejor adaptadas a ambientes más térmicos (encinares, retamales o tomillares) (Benito et al., 2011). De forma local, se realizan actuaciones de mitigación y se ensayan estrategias de gestión adaptativa, como las que se están realizando en el proyecto piloto demostrativo *Life Adaptamed*. Junto con las actuaciones directas (plantaciones o exclusiones), una gestión forestal eficiente permite aumentar las poblaciones y las áreas de ocupación de otras especies sensibles de áreas forestadas. Aumentar la biodiversidad aumenta la resiliencia del ecosistema y la capacidad de supervivencia de las especies amenazadas.

Uso Público: Actividades compatibles con la conservación

Es difícil compatibilizar la conservación de poblaciones o hábitats que estén sometidas a una sucesión de eventos estocásticos, intencionados o no, si no se conoce el nivel de tolerancia a la presión ejercida. No solo



Figura 5. Personal del parque realiza seguimiento y evaluación del impacto de las actividades de Uso Público.

se pone en peligro la conservación de las especies, sino que disminuyen o se eliminan los servicios ecosistémicos que aportan. Es fácil observar como el tránsito continuo por un punto de elevada pendiente deteriora la capa vegetal que, si es potencialmente escasa, recuperará su situación original con dificultad.

Regular estas actividades para minimizar impactos ha sido objeto de integración en las normativas sectoriales de las administraciones en general y de los Planes de Ordenación en los Espacios Naturales. Todas las actuaciones de ordenación del Uso Público en Sierra Nevada, como la configuración de la red de senderos, la gestión de equipamientos, la regulación de las actividades deportivas, etc., han tenido en consideración la conservación de la extraordinaria biodiversidad vegetal nevadense.

En los últimos años han crecido de forma lineal las visitas en Sierra Nevada. No solo las de senderistas y montañeros o las de turismo de natura-

leza, sino también aquellas con un importante componente 'activo'. Sirva como ejemplo la proliferación de competiciones por montaña que quieren rematar la actividad en las altas cumbres. La regulación de todas estas actividades se realiza mediante la normativa básica (PORN y PRUGs) y un protocolo de actuaciones en desarrollo actualmente. En el Espacio Natural se ha consensuado un programa de evaluación para minimizar su impacto en los puntos potencialmente más sensibles.

Pero también se han desarrollado otras iniciativas en este sentido. Son importantes las campañas de sensibilización al visitante sobre los potenciales impactos sobre las especies vegetales en las zonas de máxima afluencia, como la de altas cumbres y la orla dolomítica. Es importante controlar la proliferación de veredas y «trochas» en las zonas más erosionables. Entre 2015 y 2018, las vías que cruzan dos poblaciones de especies endémicas amenazadas de Sierra Nevada han sido objeto de reordenación. Una afecta a la amapola de Sierra Nevada, *Papaver lapeyrousianum*, en las altas cumbres y la otra a los alfilerillos de Los Alayos, *Erodium astragaloides*, en la orla dolomítica.

Conservación y actividad científica

Todo el conocimiento sobre especies raras o amenazadas es fruto de la colaboración entre científicos y gestores. Cada día sabemos más sobre la presencia y evolución de poblaciones de especies vegetales amenazadas. Los viajeros románticos de los siglos XVIII y XIX, ya eran conscientes de la singularidad de muchas especies (Molero Mesa, 2019). Al aumentar la sensibilidad social por la conservación se realizaron inventarios masivos y se levantaron los primeros mapas de distribución. En la actualidad ya se entiende la conservación bajo el enfoque genético, de estructura de población y se aplican nuevas técnicas analíticas para intentar detectar su respuesta a futuros escenarios.

Como ya se ha destacado anteriormente, el caso de las actuaciones de conservación sobre *Pinus sylvestris* subsp. *nevadensis*, han estado diseñadas a partir de un proyecto de investigación, conocimiento científico, que ha sido relevante en las estrategias de conservación desarrolladas con otras especies amenazadas. También se han considerado los estudios genéticos realizados sobre tejo (*Taxus baccata*) (Burgarella, 2011), el alto nivel de diversidad de los dos núcleos conocidos de *Arenaria nevadensis*, la elevada variabilidad de la población nevadense de *Sorbus aria* (Sosa 2013), de compatibilidad polínica de *Artemisia granatensis* (Peñas et al., 2011),

la incorporación de nuevas especies al catálogo florístico de endemismos nevadenses, como *Ranunculus cherubicus* subsp. *girelai* (Fernández 2015) o la reciente identificación de *Tanacetum funkii* (considerada Extinta) como sinónimo de *Anthemis cotula* mediante técnicas de análisis filogenético (Oberprieler, 2016).

Por último, destacar que se abren nuevos entornos para hacer más eficiente la intervención de la ciencia en la gestión en general y en la conservación en particular. Con el desarrollo del concepto Interfaz ciencia-gestión se abre un campo de posibilidades de integrar el potencial del método científico en la detección de los principales problemas para la conservación de una especie y en la toma de decisiones para solventarlos.

Conclusiones

La conservación de las especies amenazadas es un elemento transversal en la gestión del Parque Nacional y Parque Natural de Sierra Nevada. En los últimos 30 años se ha pasado de un entorno legislativo ambiental esencial a otro más complejo. De la Reserva Nacional de Caza en el núcleo silíceo a miembro de IUCN-*Green List* de espacios naturales mejor conservados del mundo.

Se han ido integrando en el desarrollo de las actuaciones de conservación nuevos conceptos que aún tienen un amplio recorrido, como desarrollo sostenible, servicios ecosistémicos, interfaz ciencia-gestión, que vienen para incluir nuevas perspectivas y justificar las acciones directas sobre las actuaciones. Pero es imprescindible acompañarlas de otras actuaciones encaminadas a potenciar su efectividad, encuadradas en los diferentes Programas Sectoriales como el forestal, ganadero, de investigación, etc.

Actualmente se conoce la distribución espacial de todas las especies amenazadas y sus factores de amenaza. Se ha trabajado en mitigar algunos de ellos. El salto de la perspectiva poblacional a la ecosistémica es un paso imprescindible para mejorar, con pequeños pasos, el estado de las poblaciones de las especies amenazadas de un espacio tan singular como el Parque Nacional y Parque Natural de Sierra Nevada.

Bibliografía general

- Abdelaziz, M., et al. (2011). Using complementary techniques to distinguish cryptic species: a new *Erysimum* (Brassicaceae) species from North Africa. *American Journal of Botany*, 98(6), 1049–1060.
- Abdelaziz, M. et al. (2014a). Association between inbreeding depression and floral traits in a generalist-pollinated plant. *Journal of evolutionary biology*, 27(11), 2495–2506.
- Abdelaziz, M., et al. (2014b). Phylogenetic relationships of *Erysimum* (Brassicaceae) from the Baetic Mountains (se Iberian Peninsula). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 71(1): e0052014.
- Achotegui-Castells, A., Llusia, J., Hódar, J. A. y Peñuelas, J. (2013). Needle terpene concentrations and emissions of two coexisting subspecies of Scots pine attacked by the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*). *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, 3047–3058.
- Adler, P. B., HilleRisLambers, J. y Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10, 95–104.
- Admiraal, F. et al. (2017). Motivations for committed nature conservation action in Europe. *Environmental Conservation*, 44(2), 148–157.
- Aedo, C. (2013). *Narcissus* L. In: Rico, E. et al. (Eds.), *Flora Iberica* 20 (pp. 340–397). Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Aedo, C., Medina, L. y Fernández-Albert, M. (2013). Species richness and endemism in the Spanish vascular flora. *Nordic Journal of Botany*, 31, 478–488.
- Aguilar, J., Simón, M., Fernández, J. Gil, C. y Marañés, A. (1986). Mapa de suelos (Escala 1:100.000) Aldeire-1028. Proyecto LUCDEME. Madrid: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Aguilar, R., et al. (2009). Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pp. 199-230). Santiago, Chile: Universitaria.
- Aizen, M.A., Morales, C. L. y Morales, J.M. (2008). Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS biology*, 6(2), e31.
- Alba-Sánchez, F. (1997). Caracterización polínica de la atmósfera de Granada: relación con las variables meteorológicas y modelos predictivos de los taxones más alergógenos. Tesis Doctoral: Universidad de Granada.

-
- Alba-Sánchez, F. et al. (2018). Paleobiogeografía de *Abies* spp. y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Ecosistemas*, 27(1), 26–37.
- Alba-Sánchez, F., et al. (2010). Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: a phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16, 214-228.
- Alba-Sánchez, F., González, A. y López-Sáez, J. A. (2019). Historia biogeográfica de la flora de Sierra Nevada. In: Peñas, J. y Lorite, J. (Eds.), *Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Albach, D., Schönswetter, P. y Tribsch, A. (2006). Comparative phylogeography of the *Veronica alpina* complex in Europe and North America. *Molecular Ecology*, 15, 3269-3286.
- Alcaraz-Segura D., Cabello J., Paruelo J.M. y Delibes M. (2009b). Use of descriptors of ecosystem functioning for monitoring a national park network: a remote sensing approach. *Environmental Management*, 43, 38-48.
- Alcaraz-Segura D., Paruelo J.M. y Cabello J. (2009a). Baseline characterization of major Iberian vegetation types based on the NDVI dynamics. *Plant Ecology*, 202, 13-29.
- Alcaraz-Segura, D., et al. (2017). Potential of satellite-derived ecosystem functional attributes to anticipate species range shifts. *International journal of applied earth observation and geoinformation*, 57, 86-92.
- Alcaraz-Segura, D., Paruelo, J. M., Epstein, H. E. y Cabello, J. (2013). Environmental and human controls of ecosystem functional diversity in temperate South America. *Remote Sensing*, 5(1), 127-154.
- Alcaraz-Segura, D., Reyes, A. y Cabello, J. (2015). Cambios en la productividad de la vegetación mediante teledetección. In: Zamora, R., Pérez-Luque, A.J., Bonet, F.J., Barea-Azcón, J.M. y Aspizua, R. (Eds.), *La huella del cambio global en Sierra Nevada: Retos para la conservación* (pp. 140-143). Sevilla: Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía.
- Alcaraz, D., Paruelo, J. y Cabello, J. (2006). Identification of current ecosystem functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 200-212.
- Aldaya, F., Avidad, J., Díaz de Federico, A., García Dueñas, V., Martínez García, E., Navarro Vilá, F. y Puga, E. (1979). Mapa y Memoria de la Hoja de Lanjarón (1042) del Mapa Geológico Nacional a escala 1:50.000 II serie. Madrid: IGME.

- Alexandre, J. et al. (2019). A macroecological approach to evolutionary rescue and adaptation to climate change. *Ecography*, <https://doi.org/10.1111/ecog.04264>.
- Algarra, J.A., et al. (2019). Tracking Montane Mediterranean grasslands: Analysis of the effects of snow with other hydro-meteorological variables and land-use change on pollen emissions. *Science of the Total Environment*, 649, 889-901.
- Allen, D. J., Bilz, M., Leaman, D. J., Miller, R. M., Timoshyna, A., y Window, J. (2014). European red list of medicinal plants. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 10, 907382.
- Andersen, R.A. (1998). What to do with protists? *Australian Systematic Botany*, 11, 185–201.
- Anderson, R. S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S. y Pérez-Martínez, C. (2011). Postglacial history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews*, 30, 1615-1629.
- Anderson, S. (2002). Identificación de áreas importantes para las plantas. Manual de selección de los sitios para Europa. Londres: Plantlife International.
- Anónimo. 1994. Decreto 104/1994, de 10 de mayo, por el que se establece el Catálogo Andaluz de Especies de la Flora Silvestre Amenazada. BOJA n.º 107 de 14/7/1994.
- Anónimo. 1990. Real Decreto 439/1990, de 30 de marzo, por el que se regula el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas. BOE n.º 82 de 5 de abril de 1990.
- Anónimo. 2011. Decreto 238/2011, de 12 de julio, por el que se establece la ordenación y gestión de Sierra Nevada. BOJA n.º 155 de 11 de Julio.
- Anónimo. 1994. Decreto 64/1994, de 15 de marzo por el que aprueba el PORN y el PRUG del Parque Natural de Sierra Nevada. BOJA n.º 53 de 21 de abril.
- Aragonés, D., Rodríguez-Galiano, V.F., Caparros-Santiago, J.A. y Navarro-Cerrillo, R.M. (2019). Could land surface phenology be used to discriminate Mediterranean pine species? *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 78, 281-294.
- Archibold, O.W. (1995). *Ecology of World Vegetation*. London: Chapman y Hall.
- Arenas-Castro, S., Gonçalves, J., Alves, P., Alcaraz-Segura, D. y Honrado, J.P. (2018). Assessing the multi-scale predictive ability of ecosystem functional attributes for species distribution modelling. *PloS one*, 13(6), e0199292.

-
- Arias Abellan, J. (1981). La repoblación forestal en la vertiente norte de Sierra Nevada. Cuadernos Geográficos, 11, 283-306.
- Arias-Arévalo, P., Martín-López, B. y Gómez-Baggethun, E. (2017). Exploring intrinsic, instrumental, and relational values for sustainable management of social-ecological systems. Ecology and Society, 22(4), 43.
- Arias-Maldonado, M. (2018). Antropoceno: La política en la era humana. Editorial Taurus.
- Arnold, B.J., et al. (2016). Borrowed alleles and convergence in serpentine adaptation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113, 8320–8325.
- Arnold, M.L. (2006). Evolution through genetic exchange. Oxford: Oxford University Press.
- Arrigoni, P.V. (1977). Le piante endemiche della Sardegna. Introduzione. Bollettino della Società Sarda di Scienze Naturali, 16, 259–264.
- Arroyo, J., Carrión, J. S., Hampe, A. y 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 (pp. 27–67). Madrid, Spain: Ministerio de Medio Ambiente.
- Aspizúa, R. et al. (Coords.). (2012). Observatorio de Cambio Global Sierra Nevada: metodologías de seguimiento. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- Avice, J.C. (2000). Phylogeography: The history and formation of species. Cambridge: Harvard University Press.
- Baas-Becking, L.G.M. (1934). Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. Netherlands: W.P. van Stockum and N.V. Zoon.
- Bacchetta, G. et al. (2008). Conservación ex situ de plantas silvestres. Gijón: Jardín Botánico Atlántico-Principado de Asturias/La Caixa.
- Bagnato, C. et al. (2019). Functional variables to capture ecosystem functioning heterogeneity. Ecosystems. (In press.).
- Bañares, A. (2002). Biología de la conservación de plantas amenazadas. Organismo Autónomo Parques Nacionales: Madrid.
- Bañares, Á. et al.(Eds.) (2003). Atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada de España. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza.
- Barea-Arco, J., Pérez-Martínez, C. y Morales-Baquero, R. (2001). Evidence of a mutualistic relationship between an algal epibiont and its host, *Daphnia pulex*. Limnology and Oceanography, 46, 871–881.
- Barreno, E. et al. (1984). Listado de plantas endémicas, raras o amenazadas de España. Información Ambiental, 3. Madrid: MOPU.

- Barrón, E. (2003). Evolución de las floras terciarias en la península ibérica. *Monografías del Jardín Botánico de Córdoba*, 11, 63–74.
- Barrón, E. et al. (2010). The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 382–402.
- Bartolomé, C. et al. (2005). Los tipos de hábitat de interés comunitario en España. Guía básica. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente. Dirección General para la Biodiversidad.
- Bascompte, J., Jordano, P. y Olesen, J.M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431–433.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38, 567–593.
- Bay, R.A. y Ruegg, K. (2017). Genomic islands of divergence or opportunities for introgression? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20162414.
- Beardmore, J.A. (1983). Extinction, survival and genetic variation. In: Schonewald-Cox, et al. (Eds.). *Genetics and Conservation* (pp. 125-151). Menlo Park, California: Benjamin/Cummings.
- Bell, R.C. et al. (2010). Patterns of persistence and isolation indicate resilience to climate change in montane rainforest lizards. *Molecular Ecology*, 19, 2531–2544.
- Bellard, C. et al. (2014). Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1376–1386.
- Bellot, F. (1968). D. Cayetano Cortés Latorre (1896-1966). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 24(1), 309–311.
- Ben-Menni Schuler, S., et al. (2019). Influence of the Quaternary Glacial Cycles and the Mountains on the Reticulations in the subsection *Willkommia* of the Genus *Centaurea*. *Frontiers in Plant Science*, 10:303. doi: 10.3389/fpls.2019.00303.
- Bengtsson, B.O., Weibull, P. y Ghatnekar, L. (1995). The loss of alleles by sampling: a study of the common outbreeding grass *Festuca ovina* over three geographic scales. *Hereditas*, 122(3), 221–238.
- Benítez, G., González-Tejero, M.R. y Molero-Mesa, J. (2010). Pharmaceutical ethnobotany in the western part of Granada province (southern Spain): ethnopharmacological synthesis. *Journal of Ethnopharmacology*, 129, 87–105.
- Benítez, G., Molero-Mesa, J. y González-Tejero, M.R. (2012). Chapter 7. Advances in the Knowledge of Medicinal Plants in Eastern Andalusia, Spain. In: Rai, M. et al. (Eds.). *Medicinal Plants, Biodiversity and Drugs* (pp. 179–208). Endfield; USA: Science Publishers & CRC Press.

-
- Benítez, G., Molero-Mesa, J. y González-Tejero, M.R. (2016). A model to analyse the ecology and diversity of ethnobotanical resources: case study for Granada Province, Spain. *Biodiversity and Conservation*, 25(4), 771–789.
- Benítez, G., Molero-Mesa, J. y González-Tejero, M.R. (2017). Gathering an edible wild plant: food or medicine? A case study on wild edibles and functional foods in Granada, Spain. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 86(3), 35–50.
- Benito, B., Lorite, J. y Peñas, J. (2011). Simulating potential effects of climatic warming on altitudinal patterns of key species in mediterranean-alpine ecosystems. *Climatic Change*, 108(3), 471–483.
- Benito, B. et al. (2014). Forecasting plant range collapse in a Mediterranean hotspot: when dispersal uncertainties matter. *Diversity and Distributions*, 20(1), 72–83.
- Benito, B.M. et al. (2009). Assessing extinction-risk of endangered plants using species distribution models: a case study of habitat depletion caused by the spread of greenhouses. *Biodiversity and Conservation*, 18(9), 2509–2520.
- Blanca, G. (1987). Importancia de la obra de E. Boissier en el conocimiento de la flora granadina. *Acta Botanica Malacitana*, 12, 16–22.
- Blanca, G. (1988). Origen de la flora nevadense. *Especiación. Endemismo. Monografías de Flora y Vegetación Béticas*, 3, 99–110.
- Blanca, G. (1991). Joyas Botánicas de Sierra Nevada. Granada: La Madraza.
- Blanca, G. (1993). Origen de la Flora Andaluza. In: B. Valdés (Ed.), *Introducción a la Flora Andaluza* (pp. 19-35). Sevilla: AMA.
- Blanca, G. (1996). Diversidad y protección de la flora vascular de Sierra Nevada (Granada, España). In: Chacón Montero, J. y Rosúa Campos, J. L. (Eds.), *Sierra Nevada. Conservación y Desarrollo Sostenible 2* (pp. 245–269). Madrid: Tiasa Gráfica.
- Blanca, G. (1997). Origen y Evolución de la Flora Andaluza. In: Rodríguez Hiraldo, C. (Ed.), *Naturaleza de Andalucía 3, La Flora* (pp. 76–134). Sevilla: Ed. Giralda.
- Blanca, G. (2001). Flora. In: Delgado, R. et al. (Eds.), *Parque Nacional de Sierra Nevada* (pp. 105-148). Ciudad Real: Canseco Editores.
- Blanca, G. et al. (1990). Proyecto de rehabilitación del Jardín de altura de Sierra Nevada. In: Hernández Bermejo JE. et al. (Eds.), *Conservación Técnicas in Botanic Gardens* (pp. 93-96). Königstein: Ed. Koeltz.
- Blanca, G. et al. (2001). *Flora Amenazada y Endémica de Sierra Nevada*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Blanca, G. et al. (2009, Eds.). *Flora Vascular de Andalucía Oriental*, 4 vols. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
-

- Blanca, G. y Algarra, J.A. (2011). Flora del Espacio natural de Sierra Nevada, In: Serra Lalliga, L. (Ed.), Jornadas Estatales de estudio y divulgación de la flora de los Parques Nacionales y Naturales (pp. 21-36). Alcoy: CAM.
- Blanca, G. y Valle, F. (1988, Eds.). Monografías de Flora y Vegetación Béticas 3 (Sierra Nevada). Granada: Universidad de Granada, Jardín Botánico de Sierra Nevada.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Cueto, M., Morales Torres, C. y Salazar, C. (Eds.). (2011). Flora Vascular de Andalucía Oriental (2ª Edición). Granada: Servicios de Publicaciones de las universidades de Granada, Almería, Jaén y Málaga.
- Blanca, G., Cueto, M., Martínez Lirola, M.J. y Molero, J. (1998). Threatened vascular flora of Sierra Nevada (Southern Spain). *Biological Conservation*, 85, 269–285.
- Blanca, G., Cueto, M. y Romero A.T. (2019). Rareza y endemismo en la flora vascular de Sierra Nevada. In: Peñas, J. y Lorite, J. (Eds.), *Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Blanca, G. y Molero Mesa, J. (1990). Peligro de extinción en Sierra Nevada. In: Hernández Bermejo J.E. et al. (Eds.), *Conservación Técnicas in Botanic Gardens* (pp. 97–101). Königstein: Ed. Koeltz.
- Blanco-Pastor, J.L. et al. (2019). Topography explains the distribution of genetic diversity in one of the most fragile European hotspots. *Diversity and Distributions*, 25, 74–89.
- Blanco-Pastor, J.L. y Vargas, P. (2013). Autecological traits determined two evolutionary strategies in Mediterranean plants during the Quaternary: low differentiation and range expansion versus geographical speciation in *Linaria*. *Molecular Ecology*, 22, 5651–5668.
- Blanco-Pastor, J.L., Fernández-Mazuecos, M. y Vargas P. (2013). Past and future demographic dynamics of alpine species: limited genetic consequences despite dramatic range contraction in a plant from the Spanish Sierra Nevada. *Molecular Ecology*, 22, 4177–4195.
- Bobo-Pinilla, J. et al. (2018). Phylogeography of an endangered disjunct herb: long-distance dispersal, refugia and colonization routes. *AoBP Plants_ Annals of Botany*, 10(5), ply047.
- Boissier, E. (1838a). Notice sur l'Abies pinsapo. Tiré de la Bibliothèque Universelle de Genève. Ser., 2(13), 401-410.
- Boissier, E. (1838b). *Elenchus Plantarum Novarum minusque cognitarum Hispania australis collectarum*. Genève: Typographia Lador et Ramboz.
- Boissier, E. (1839-1845). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837*. Paris: Gide et Cie Librairies-Éditeurs.

-
- Bolós, O. (1962). El paisaje vegetal barcelonés. Barcelona: Universidad de Barcelona.
- Bolós, O. (1963). Botánica y Geografía. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes Barcelona, 34, 443-480.
- Bonal, R., Muñoz, A. y Díaz, M. (2007). Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology*, 21, 367-380.
- Bonet, F.J., Pérez-Luque, A.J., Moreno, R. y Zamora, R. (2010). Observatorio de Cambio Global en Sierra Nevada. Estructura y Contenidos Básicos. Granada: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía - Universidad de Granada.
- Bonet, F.J., Villegas Sánchez, I., Navarro, J. y Zamora R. (2009). Breve historia de la gestión de los pinares de repoblación en Sierra Nevada. Una aproximación desde la ecología de la regeneración. Actas del 5º Congreso Forestal Español.
- Bory de Saint-Vincent, J.B.G.M. (1820). Florule de la Sierra Nevada ou catalogue des plantes observées dans une reconnaissance militaire faite de Grenade au sommet appelé Velleta. *Annales Générales des Sciences Physiques*, 3, 3-16.<
- Brock, E. M. (1960). Mutualism between the midge *Cricotopus* and the alga *Nostoc*. *Ecology*, 41, 474-483.
- Brodie, J., Andersen, R.A., Kawachi M. y Millar, A.J.K (2009). Endangered algal species and how to protect them. *Phycologia*, 48, 423-438.
- Brooks, T.M. et al. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313, 58-61.
- Brugués, M. y González-Mancebo J.M. (2012). Lista Roja de los Briófitos Amenazados de España. In: Garilleti, R. y Albertos, B. (Coords.), Atlas y Libro Rojo de los Briófitos Amenazados de España (pp. 26-44). Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- Buira, A., Aedo, C. y Medina, L. (2017). Spatial patterns of the Iberian and Balearic endemic vascular flora. *Biodiversity and Conservation*, 26(2), 479-508.
- Burgarella, C. et al. (2011). Aspectos genéticos y demográficos de *Taxus baccata* en la red de Parques Nacionales (pp. 125-138). Proyectos de investigación en Parques Nacionales. 2007-2010.
- Cabello, J. et al. (2008). Funcionamiento ecosistémico y evaluación de prioridades geográficas en conservación. *Ecosistemas*, 17, 53-63.
- Cabello, J. et al. (2012b). The role of vegetation and lithology in the spatial and inter-annual response of EVI to climate in drylands of Southeastern Spain. *Journal of Arid Environments*, 79, 76-83.

- Cabello, J., et al. (2019). Valores y argumentos para la conservación de la flora y vegetación de Sierra Nevada. In: Biología de la Conservación de Plantas en Sierra Nevada. In: Peñas, J. y J. Lorite (Eds.), Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Cabello, J., et al. (2012a). The ecosystem functioning dimension in conservation: insights from remote sensing. *Biodiversity and Conservation*, 21(13), 3287-3305.
- Cabello, J., et al. (2016). Diseño de un programa de Seguimiento del funcionamiento de ecosistemas mediante teledetección para la Red de Parques Nacionales de España. *Revista de Teledetección*, 46, 119-131.
- Cabello, J., Lourenço, P., Reyes, A. y Alcaraz-Segura, D. (2013). Ecosystem services assessment of national parks networks for functional diversity and carbon conservation strategies using remote sensing. *Earth Observation of Ecosystem Services*. CRC Press.
- Cabezudo B., et al. (2005). Lista roja de la flora vascular de Andalucía. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- Callicott, J. B., Crowder, L. B. y Mumford, K. (1999). Current normative concepts in conservation. *Conservation biology*, 13(1), 22-35.
- Camacho, MT. et al. (2002). Dinámica evolutiva del paisaje vegetal en la alta Alpujarra en la segunda mitad del siglo XX. *Cuadernos Geográficos*, 32, 25-42.
- Cánovas, J.L., Jiménez, J.F., Mota, J.F. y Sánchez-Gómez, P. (2017). Genetic diversity of *Viola cazorlensis* Gand., an endemic species of Mediterranean dolomitic habitats: implications for conservation, *Systematics and Biodiversity*, 13, 571-580.
- Canto, A. et al. (2008). Pollinator foraging modifies nectar sugar composition in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae): an experimental test. *American Journal of Botany*, 95(3), 315-320.
- Cañadas, E.M., et al. (2014). Hotspots within hotspots: Endemic plant richness, environmental drivers, and implications for conservation. *Biological Conservation*, 170, 282-291.
- Carandell, J. (1935). El hábitat en Sierra Nevada. Madrid: Publicaciones de la Sociedad Geográfica Nacional, Serie, B, n.º 48.
- Cariñanos, P. et al. (2013). The pollen counts as bioindicator of meteorological trends and tool for assessing the status of endangered species: the case of *Artemisia* in Sierra Nevada (Spain). *Climatic change*, 119(3-4), 799-813.
- Cariñanos, P., Alcázar, P., Galán, C. y Domínguez, E. (2014). Environmental behaviour of airborne *Amaranthaceae* pollen in the southern part of

-
- the Iberian Peninsula, and its role in future climate scenarios. *Science of the Total Environment*, 470-471, 480-487.
- Cariñanos, P., Galán, C., Alcázar, P. y Domínguez, E. (2004). Airborne pollen records response to climatic conditions in arid areas of the Iberian Peninsula. *Environmental and Experimental Botany*, 52, 11-22.
- Carnaval, A.C. et al. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323, 785-789.
- Carrión, J.S. (2002). Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews*, 21, 2047-2066
- Carrión, J.S. et al. (2003). Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene*, 13, 839-849.
- Carrión, J.S. et al. (2007). Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews*, 26, 1455-1475.
- Cartografía y evaluación de la vegetación de la masa forestal de Andalucía a escala de detalle 1:10.000, año 1996-2006. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- Casares, M. (1981). Investigaciones liquenológicas en las rocas carbonatadas de la provincia de Granada. Tesis doc. inéd. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada.
- Casas, J. (1935). La sineciología y las plantas medicinales de Sierra Nevada, *Boletín de Medicina*, 3, 4-9.
- Castro, A.J., et al. (2011). Social preferences regarding the delivery of ecosystem services in a semiarid Mediterranean region. *Journal of Arid Environments*, 75, 1201-1208
- Castro, A.J., et al. (2015). Do protected areas networks ensure the supply of ecosystem services? Spatial patterns of two nature reserve systems in semi-arid Spain. *Applied Geography*, 60, 1-9.
- Castro, J. et al. (2012). Post-fire salvage logging alters a key plant-animal interaction for forest regeneration. *Ecosphere*, 3, 1-12.
- Castroviejo, S. (Coord. Gen.). 1986-2012. *Flora iberica* Vols.: 1-8, 10-15, 17-18, 21. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Caujapé-Castells, J. y Pedrola-Monfort, J. (2004). Designing ex-situ conservation strategies through the assessment of neutral genetic markers: application to the endangered *Androcymbium gramineum*. *Conservation Genetics*, 5(2), 131-144.
- Cazorla, B.P., et al. (2019). Funcionamiento de la vegetación y diversidad funcional de los ecosistemas de Sierra Nevada. In: Peñas, J. y Lorite, J. (Eds.),

- Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Cazorla, B. P., et al. (2019a). Ecosystem Functional Types as descriptors of ecosystem functional diversity at regional scale (en preparación).
- Cazorla, B. P., et al. (2019b). Incorporating ecosystem functional diversity into geographic conservation priorities using remotely-sensed Ecosystem Functional Types. *Ecosystems* (en revisión).
- CBD (2011). Aichi Target 11. Decision X/2. Convention on Biological Diversity.
- CBD. Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2010). Global Biodiversity Outlook 3. Montréal.
- Ceska, J.F., Affolter, J.M. y Hamrick, J.L. (1997). Developing a sampling strategy for *Baptisia arachnifera* based on allozyme diversity. *Conservation Biology*, 11(5), 1133–1139.
- Chacón Montero, J. y Rosúa Campos, J.L. (1996, Eds.). Sierra Nevada. Conservación y Desarrollo Sostenible 2, Suelos, Biodiversidad de Flora y Vegetación, Conservación y Restauración. Madrid: Tiasa Gráfica.
- Chan, K.M.A. et al. (2016). Opinion: Why protect nature? Rethinking values and the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113 (6), 1462-1465.
- Chapin III, F. S. et al. (2010). Ecosystem stewardship: sustainability strategies for a rapidly changing planet. *Trends in ecology y evolution*, 25(4), 241-249.
- Chiarucci, A., Bacaro, G. y Scheiner, S.M. (2011). Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 366, 2426–2437.
- Ciofi, C., Beaumontf, M.A., Swingland, I.R. y Bruford, M.W. (1999). Genetic divergence and units for conservation in the Komodo dragon *Varanus komodoensis*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266, 2269–2274.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., y Bullock, J.M. (Eds.). (2012). Dispersal ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Coesel, P.F. (2001). A method for quantifying conservation value in lentic freshwater habitats using desmids as indicator organisms. *Biodiversity and Conservation*, 10, 177-187.
- Coesel, P.F. (1996). Biogeography of Desmids. *Hydrobiologia*, 336, 41-53.
- Colmeiro, M. (1864). Tentativa sobre la liquenología geográfica de Andalucía, por D. Simón de Rojas Clemente. *Rev. Progr. Ciencias*, 14, 39-58.
- Comes, H.P. y Kadereit, J.W. (2003). Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine system. *Taxon*, 52, 451–462.

-
- Conde-Porcuna, J.M. (1998). Chemical interference by *Daphnia* on *Keratella*: a life table experiment. *Journal of Plankton Research*, 20, 1637-1644.
- Conde-Porcuna, J. M. (2000). Relative importance of competition with *Daphnia* (Cladocera) and nutrient limitation on *Anuraeopsis* (Rotifera) population dynamics in a laboratory study. *Freshwater Biology*, 44, 423-430.
- Conde-Porcuna, J.M. y Declerck, S. (1998). Regulation of rotifer species by invertebrate predators in a hypertrophic lake: selective predation on egg-bearing females and induction of morphological defences. *Journal of Plankton Research*, 20, 605-618.
- Conde-Porcuna, J.M. y Sarma, S.S.S. (1995). Prey selection by *Asplanchna girodi* (Rotifera): the importance of prey defence mechanisms. *Freshwater Biology*, 33, 341-348.
- Conran, J.G. (1995). Family distributions in the Liliiflorae and their biogeographical implications. *Journal of Biogeography*, 22(6), 1023-1034.
- Coops, N.C., Kearney, S.P., Bolton, D.K. y Radeloff, V.C. (2018). Remotely-sensed productivity clusters capture global biodiversity patterns. *Scientific reports*, 8, 16261.
- Corlett, R.T. (2001). Pollination in a degraded tropical landscape: a Hong Kong case study. *Journal of Tropical Ecology*, 17(1), 155-161.
- Costanza et al. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.
- Costanza R., Norton B. G. y Haskell B.D. (1992). *Ecosystem Health: New goals for environmental management*. Washington D.C.: Island Press.
- Costanza, R. (2012). The value of natural and social capital in our current full world and in a sustainable and desirable future. In: *Sustainability Science* (pp. 99-109). New York: Springer.
- Cowling, R.M. et al. (1996). Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology y Evolution*, 11(9), 362-366.
- Cowling, R.M. et al. (2014). Variation in plant diversity in mediterranean-climate ecosystems: the role of climatic and topographical stability. *Journal of Biogeography*, 42(3), 552-564.
- Cowling, R.M., Pressey, R.L., Rouget, M. y Lombard, A.T. (2003). A conservation plan for a global biodiversity hotspot - The Cape Floristic Region, South Africa. *Biological Conservation*, 112, 191-216.
- Cox, B. (2001). The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28(4), 511-523.
- Crisci, J.V. (2001). The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28, 157-168.
- Crutzen, P.J. y Stoermer, E.F. (2000). The 'Anthropocene'. *IGBP Newsletter*, 41, 12.

- Cruz Pizarro, L. et al. (1996). Los lagos de alta montaña en la investigación limnológica: el ejemplo de la laguna de La Caldera. In: Chacón Montero, J. y Rosúa Campos, J. L. (Eds.), Sierra Nevada. Conservación y Desarrollo Sostenible 2 (pp. 205–221). Madrid: Tiasa Gráfica.
- Cueto, M., Blanca, G., Salazar, C. y Cabezudo, B. (2014). Diversity and ecological characteristics of the vascular flora in the Western Mediterranean (Eastern Andalusia, Spain). *Acta Botanica Malacitana*, 39, 81–97.
- Cueto, M., et al. (2018). First updated checklist of the vascular flora of Andalusia (S of Spain), one of the main biodiversity centres in the Mediterranean Basin. *Phytotaxa*, 339(1), 1–95.
- de Groot, R.S., Wilson, M.A., Boumans, R.M.J. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41, 393–408.
- De Linares, C., et al. (2017). Changes in the Mediterranean pine forest: pollination patterns and annual trends of airborne pollen. *Aerobiologia*, 33, 375–391.
- Deep Time Maps™ (21 enero 2019). <http://deeptimemaps.com/europe-series-thumbnails/>.
- Del Río, J. y Peñas, J. (2006). *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., redescubierta en el Marquesado del Zenete (Granada). *Acta Botanica Malacitana*, 31, 200–202.
- Delgado-Molina, J.A. et al. (2009). Interactive effects of phosphorus loads and ambient ultraviolet radiation on the algal community in a high-mountain lake. *Journal of Plankton Research*, 31, 619–634.
- Delgado, G. et al. (1993). Mapa de suelos (Escala 1:100.000) Lanjarón-1042. Proyecto LUCDEME. Madrid: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Delgado, R. et al. (1988). Mapa de suelos (Escala 1:100.000) Güejar Sierra-1027. Proyecto LUCDEME. Madrid: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Devesa, J.A. y Viera, M.C. (2001). Viajes de un botánico sajón por la península ibérica. Heinrich Moritz Willkomm (1821-1895). Cáceres: Serv. Publ. Univ. Extremadura.
- Díaz de Federico, A. (1980). Estudio geológico del complejo de Sierra Nevada en la transversal del Puerto de la Ragua (Cordilleras Béticas). Tesis doctoral, Universidad de Granada.
- Díaz de la Guardia, C. et al. (2003). Aerobiological analysis of *Olea europea* L. pollen in different localities of Southern Spain. *Grana*, 42, 234–243.
- Díaz, S. et al. (2018). Assessing nature's contributions to people. *Science* 359, 270–272.

-
- Dionisio, M.A., Alcaraz-Segura, D. y Cabello, J. (2012). Satellite-based monitoring of ecosystem functioning in protected areas: recent trends in the oak forests (*Quercus pyrenaica* Willd.) of Sierra Nevada (Spain). In: Young, S.S., Silvern, S.E., International Perspectives on Global Environmental Change, (pp. 355-374). Intech.
- Dixon, C.J., Schönswetter, P., Vargas, P., Ertl, S., y Schneeweiss, G.M. (2009). Bayesian hypothesis testing supports long-distance Pleistocene migrations in a European high mountain plant (*Androsace vitaliana*, Primulaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 580–591.
- Domínguez Lozano, F. et al. (2000). Areas of high floristic endemism in Iberia and the Balearic Islands: an approach to biodiversity conservation using narrow endemics. *Belgian Journal of Entomology*, 2, 171-185.
- Draper, I. et al. (2007). Contribution to the biodiversity conservation in Morocco (North Africa): important areas for epiphytic bryophytes. *Cryptogamie, Bryologie*, 28, 211–236.
- Drohan, P.J. y Merkle, D.J. (2009). How do we find a true gypsophile? *Geoderma*, 150, 96–105.
- Duro D., Coops N.C., Wulder M.A. y Han T. (2007). Development of a large area biodiversity monitoring system driven by remote sensing. *Progress in Physical Geography*, 31, 235–260.
- EEA (European Environment Agency) (2007). Climate change and water adaptation issues. Copenhagen, Denmark: EEA Tech. Report no. 2/2007.
- El Aallali, A. (2003). Cartografía botánico-ecológica de detalle en la Alpujarra: la vertiente sur del Parque Natural de Sierra Nevada. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada.
- El Aallali, A., López Nieto, J.M., Pérez Raya, F. y Molero Mesa J. (1998). Estudio de la vegetación forestal en la vertiente sur de Sierra Nevada (Alpujarra Alta granadina). *Itinera Geobotanica*, 11, 387–402.
- Ellstrand, N.C. y Elam, D.R. (1993). Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 217–242.
- Elser, J.J. y Hamilton, A. (2007). Stoichiometry and the New Biology: The future is now. *PLOS Biology*, 5(7): e181.
- Engler, R. et al. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17, 2330–2341.
- Ensonet. (2009). ENSCONET Seed Collecting Manual for Wild Species. London: Royal Botanic Gardens, Kew (UK) & Universidad Politécnica de Madrid (Spain).

- Espín, R., Ortiz, E. y Guzmán, J.R. (2014). Manual del Acequero. Parque Nacional y Parque Natural de Sierra Nevada. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Andalucía.
- Espinosa, P. (1976). Cartografía de la vegetación de Sierra Nevada. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Universidad de Granada.
- Essl, F. et al. (2009). Distribution patterns, range size and niche breadth of Austrian endemic plants. *Biological Conservation*, 142, 2547–2558.
- Eycott, A.E., Marzano, M. y Watts, K. (2011). Filling evidence gaps with expert opinion: The use of Delphi analysis in least-cost modelling of functional connectivity. *Landscape and Urban Planning*, 103(3-4): 400–409.
- Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10.
- Falk, D.A., y Holsinger, E.D. (Eds.). (1991). Genetics and conservation of rare plants. New York: Oxford University Press.
- Favarger, C. (1972) Endemism in the montane floras of Europe. In: D.H. Valentine (Ed.), *Taxonomy, phytogeography and evolution* (pp. 191–204). New York: Academic Press.
- Fenster, C.B. et al. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 375–403.
- Fernández Calzado, M. R., Molero Mesa, J., Merzouki, A. y Casares Porcel, M. (2012). Vascular plant diversity and climate change in the upper zone of Sierra Nevada, Spain. *Plant Biosystems*, 146(4), 1044–1053.
- Fernández Calzado, M.R. (2007). Delimitación del piso crioromediterráneo de Sierra Nevada. Tesis Doctoral inéd. Univ. Granada.
- Fernández Calzado, M.R. y Molero Mesa, J. (2011). The cartography of vegetation in the cryoromediterranean belt of Sierra Nevada: a tool for biodiversity conservation. *Lazaroa*, 32, 101–115.
- Fernández Casas, J. (1972). Estudio fitográfico de la cuenca del Guadiana Menor. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Univ. de Granada.
- Fernández Mazuecos, M., Jiménez-Mejías, P., Rotllan-Puig, X. y Vargas, P. (2014). Narrow endemics to Mediterranean islands: moderate genetic diversity but narrow climatic niche of the ancient, critically endangered *Naufraga* (Apiaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16, 190–202.
- Fernández Navarrete, F. (1997). 1732. Cielo y suelo granadino (1732). Transcripción, edición estudios e índices por Antonio Gil Albarracín. Editora GBG Almería-Barcelona.
- Fernández Ondoño, E., Roca Roca, A., Martínez Garzón, F.J., y Lorite, J. (2010). Ruta 1: Granada-Sierra Nevada-Nacimiento del río San Juan. Guía de

-
- las Rutas de Campo del IV Congreso Ibérico de la Ciencia del Suelo, Granada, 2010.
- Fernández-Carrión, M., García Montes, J.M. y Molero Mesa, J. (1993). El Jardín Botánico de la Universidad de Granada. Historia y Patrimonio 3. Serv. Publ. Univ. Granada.
- Fernández-Prieto, J.A. et al. (2015). Are they different species or vicariant elevational races of the same species? The case of an Iberian endemic plant, *Ranunculus bupleuroides* (Ranunculaceae). *Phytotaxa*, 239, 242–252.
- Fernández, M.R, Molero, J. y Merzouki, A. (2010). Monitoring plant diversity and climatic change in Sierra Nevada (Spain). *Acta Botanica Gallica*, 157(4), 669–676.
- Fernández, N., Paruelo, J. M. y Delibes, M. (2010). Ecosystem functioning of protected and altered Mediterranean environments: A remote sensing classification in Doñana, Spain. *Remote Sensing of Environment*, 114(1), 211–220.
- Fernández, S. et al. (2007). The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carihuela Cave, southern Spain. *Geobios*, 40, 75–90.
- Ferrer, M. (1971). Sierra Nevada y la Alpujarra. Ed. Anel. Granada.
- Figueroa, F.L., et al. (2009). The effects of UV radiation on photosynthesis estimated as chlorophyll fluorescence in *Zygnemopsis decussata* (Chlorophyta) growing in a high mountain lake (Sierra Nevada, Southern Spain). *Journal of Limnology*, 68(2), 206–216.
- Filipe, A. F., Lawrence, J. E. y Bonada, N. (2013). Vulnerability of stream biota to climate change in mediterranean climate regions: a synthesis of ecological responses and conservation challenges. *Hydrobiologia*, 719, 331–351.
- Finkel, Z.J. et al. (2010). Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 31 (1), 119–137.
- Finlay, B.J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296, 1061–1063.
- Fischer, M. y Matthies, D. (1998). Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology*, 86, 195–204.
- Fiz-Palacios, O. et al. (2010). The uneven phylogeny and biogeography of *Erodium* (Geraniaceae): radiations in the Mediterranean and recent recurrent intercontinental colonization. *Annals of Botany* 106, 871–884.
- Florschütz, F., Menéndez Amor, J. y Wijmstra, T.A. (1971). Palynology of a thick Quaternary succession. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 10, 233–264.

- Folch, R. (2014). Botánica para después de una guerra. El viaje de Joan Salvador y Antoine de Jussieu por España y Portugal. *Mètode Science Studies Journal*, 4, 125–131.
- Font Quer, P. (1962). Plantas medicinales: el Dioscórides renovado. Ed. Labor.
- Font-Quer, P. (1953). Diccionario de Botánica. Barcelona: Ed. Labor.
- Foré, S.A. y Guttman, S.I. (1999). Genetic structure of *Helianthus occidentalis* (Asteraceae) in a preserve with fragmented habitat. *American Journal of Botany* 86, 988–995.
- Forrest, A. et al. (2017). Testing the hypothesis of low genetic diversity and population structure in narrow endemic species: the endangered *Antirrhinum charidemi* (Plantaginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183, 260–270.
- Franklin, J. (2009). Mapping species distributions: Spatial inference and prediction. Cambridge University Press.
- Fraser, D.J. y Bernatchez, L. (2001). Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Molecular Ecology*, 10, 2741–2752.
- Frenguelli, G., et al. (1991). The influence of air temperature on the starting dates of the pollen season of *Alnus* and *Populus*. *Grana*, 30, 196–200.
- Frid, C.L.J., Paramor, O.A.L., Brockington, S. y Bremner, J. (2008). Incorporating ecological functioning into the designation and management of marine protected areas. *Hydrobiologia*, 606, 69–79.
- Fuentes, J. y Algarra, J.A. (2015). Nuevas localidades de *Odontites viscosus* subsp. *granatensis* (Boiss.) Bolliger (Scrophulariaceae). *Acta Botánica Malacitana*, 40, 264–267.
- Fuertes-Aguilar, J., Rosselló, J.A. y Nieto Feliner, G. (1999). Molecular evidence for the compilospecies model of reticulate evolution in *Armeria* (Plumbaginaceae). *Systematic Biology*, 44, 735–754.
- Fuertes-Aguilar, J., Gutiérrez-Larena, B. y Nieto Feliner, G. (2011). Genetic and morphological diversity in *armeria* (plumbaginaceae) is shaped by glacial cycles in Mediterranean refugia. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 68, 175–197.
- Galán, C., Cariñanos, P., Alcázar, P. y Domínguez, E. (2007). Quality and management manual of the Spanish aerobiology network. Spain, Córdoba: Servicio de Publicaciones de la Universidad de Córdoba.
- García Llorente, M. et al. (2012). The role of multi-functionality in social preferences toward semi-arid rural landscapes: An ecosystem service approach. *Environmental Science & Policy*, 19-20, 136–146.
- García Sánchez, E. (1996). La flora de Sierra Nevada a través de los autores árabes. In: Álvarez de Moráles (Ed.), *Ciencias de la Naturaleza en*

-
- al-Andalus. Textos y Estudios 4, 115-145. Escuela de Estudios Arabes (C.S.I.C.)
- García-Nieto, A. P., García-Llorente, M., Iniesta-Arandia, I. y Martín-López, B. (2013). Mapping forest ecosystem services: from providing units to beneficiaries. *Ecosystem Services*, 4, 126–138.
- García-Rossel, L. y Pezzi, M. (1979). Análisis del medio físico de Sierra Nevada: Ordenación de sus recursos y clasificación de unidades paisajísticas. Libro homenaje a J. Bosque, Pub. Depto. Geografía, Universidad de Granada.
- García, D. et al. (2000). Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation*, 95, 31–38.
- Garilleti, R. y Albertos, B. (Coords.) (2012). Atlas y Libro Rojo de los Briófitos Amenazados de España. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- GBO4. Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2014). Global Biodiversity Outlook 4. Montréal.
- Geerken R.A. (2009). An algorithm to classify and monitor seasonal variations in vegetation phenologies and their interannual change. *ISPRS Journal Photogrammetry and Remote Sensing*, 64, 422–431.
- Gil Albarracín, A. (2002). Transcripción de Simón de Rojas Clemente Rubio. Viaje a Andalucía: Historia Natural del Reino de Granada (1804-1809). GBG Editora. Barcelona.
- Gil Albarracín, A. (2002a). Vida y obra de Simón de Rojas Clemente Rubio. In: Viaje a Andalucía: Historia Natural del Reino de Granada (1804-1809) (pp. 47–82). GBG Editora. Almería.
- Gil Palomo, C., y Juárez Castillo, J.M. (2005). Sobre las plantas silvestres de Cástaras. Usos y costumbres tradicionales en un lugar de la Alpujarra. Ediciones Raro.
- Gil, J.A. (1976). Estudio Briosociológico de las Comunidades Higo-hidrófilas de Sierra Nevada. Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Universidad de Granada.
- Gitzendanner, M.A. y Soltis, P.S. (2000). Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany*, 87, 783–792.
- Glime, J.M. (2006-17). Bryophyte Ecology, Vol. 1-5. Houghton, USA: Michigan Technological University.
- Glowka L. et al. (1994). A guide to the Convention on Biological Diversity. IUCN: Gland, Switzerland.
- Gómez Aparicio, L., Zavala, M. A., Bonet, F. J. y Zamora, R. (2009). Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An as-

- assessment along abiotic and biotic gradients. Ecological applications, 19(8), 2124–2141.
- Gómez Campo, C. (ed.) (1987). Libro rojo de especies vegetales amenazadas de España peninsular e Islas Baleares. Madrid: Serie Técnica, ICONA.
- Gómez Campo, C. et al. (1987). Libro rojo de especies vegetales amenazadas de España peninsular e islas Baleares. ICONA, Madrid.
- Gómez, A. y Lunt, D.H. (2007). Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: S. Weiss y N. Ferrand (Eds.), *Phylogeography in Southern European Refugia: Evolutionary Perspectives on the Origins and Conservation of European Biodiversity* (pp. 155–188). Amsterdam: Springer.
- Gómez, A. et al. (2001). Location of permafrost in marginal regions: Corral del Veleta, Sierra Nevada, Spain. *Permafrost Periglacial Processes*, 12, 93–110.
- Gómez, A. et al. (2002). Mapa geomorfológico de Sierra Nevada. Morfología glaciar y periglacial. Sevilla: Junta de Andalucía.
- Gómez, J.M., García, D. y Zamora, R. (2003). Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, 180, 125–134.
- Gómez, J.M. y Zamora, R. (1992). Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia*, 91(3), 410–418.
- Gómez, J. M. y Zamora, R. (1999). Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80(3), 796–805.
- Gómez, J.M. y Zamora, R. (2000). Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *The American Naturalist*, 155, 657–668.
- Gómez, J.M. (2003). Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, 26, 573–584.
- Gómez, J.M. (2004). Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 58, 71–80.
- Gómez, J.M. et al. (2009a). Local adaptation and maladaptation to pollinators in a generalist geographic mosaic. *Ecology Letters*, 12(7), 672–682.
- Gómez, J.M. et al. (2010). Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. *Journal of Ecology*, 98, 1243–1252.
- Gómez, J.M. et al. (2013). Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany*, 113(2), 237–249.
- Gómez, J.M. et al. (2008a). Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1648), 2241–2249.

-
- Gómez, J.M. et al. (2008b). Association between floral traits and rewards in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *Annals of Botany*, 101(9), 1413–1420.
- Gómez, J.M. et al. (2015a). Climate change and the potential for hybridization-mediated extinction of endemic high-mountain plants: the silent extinction. *Biodiversity and Conservation*, 24, 1843–1857.
- Gómez, J.M. et al. (2015b). Evolution of pollination niches in a generalist plant clade. *New Phytologist*, 205(1), 440–453.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Bosch, J. y Camacho, J.P.M. (2009b). A geographic selection mosaic in a generalized plant–pollinator–herbivore system. *Ecological Monographs*, 79(2), 245–263.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C. y Schupp, E.W. (2008). Effectiveness of rodents as local seed dispersers of holm oaks. *Oecologia*, 155, 529–537.
- Gómez, J.M. y Hódar, J.A. (2008). Wild boars (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *Forest Ecology and Management*, 256, 1384–1389.
- González Bueno, A. (2019). Juan Casas Fernández. In: Real Academia de la Historia, Diccionario Biográfico electrónico <http://dbe.rah.es/biografias/21731/juan-casas-fernandez>.
- González Díaz, P. (2011). Algas de los borreguiles de Sierra Nevada: El barranco de S. Juan. Trabajo fin de Master. Universidad de Granada.
- González Guerrero, P. (1975). Los ficotopos de la alta Alpujarra. *Trabajos del Departamento de Botánica Universidad de Granada*, 3(2), 163–201.
- González-Olalla, J.M. et al. (2018). Climate-driven shifts in algal-bacterial interaction of high-mountain lakes in two years spanning a decade. *Scientific Reports*, 8, 10278.
- González-Sampériz, P. et al. (2010). Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 427–457.
- González-Tejero, M.R. (1985). Investigaciones etnobotánicas en el municipio de Güéjar Sierra (Granada). Memoria de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Universidad de Granada.
- González-Tejero, M.R. (1989). Investigaciones etnobotánicas en la provincia de Granada. Tesis doctoral. Facultad de Farmacia. Universidad de Granada.
- González-Tejero, M.R. (1992). Plantas medicinales. In: Molero Mesa, J., Pérez Raya, F., y Valle Tendero, F. (Eds.). *Parque Natural de Sierra Nevada* (pp. 472–487). Editorial Rueda.
- González-Tejero, M.R. et al. (1999). Catálogo y estudio de mercado de las especies andaluzas de interés etnobotánico. Contrato nº 1341-00 Con-

- sejería de Medio Ambiente – Fundación General Universidad de Granada-Empresa. Inédito.
- Gottfried, M. et al (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2, 111–115.
- Goulet, B.E., Roda, F. y Hopkins, R. (2017). Hybridization in plants: Old ideas, new techniques. *Plant Physiology*, 173, 65–78.
- Grabherr, G., Gottfried, M. y Pauli, H. (1994). Climate effects on mountain plants. *Nature* 369, 448.
- Guerra J. y Brugués, M. (Coords.) (2006-18). Flora Briofítica Ibérica, Vol. I-VI. Murcia, España: Universidad de Murcia, Sociedad Española de Briología.
- Guerrant E.O., Havens-Young, K. y Maunder, M. 2004. Ex situ plant conservation: supporting species survival in the wild. Island Press: Washington.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186.
- Guisan, A., Holten, J.I., Spichinger, R. y Tessier, L. (Eds.) (1995). Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. Geneva, Switzerland: Conservatory and Botanical Garden of Geneva.
- Guittonneau, G.G. (1972). Contribution à l'étude biosystématique du genre *Erodium* L'Hér. Dans le bassin méditerranéen occidental. *Boissiera*, 20, 1–154.
- Gutiérrez-Larena, B., Fuertes Aguilar, J. y Nieto Feliner, G. (2002). Glacial-induced altitudinal migrations in *Armeria* (Plumbaginaceae) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Molecular Ecology*, 11, 1965–1974.
- Gutiérrez-Larena, B., Fuertes-Aguilar, J. y Nieto Feliner, G. (2006). Dispersal across Southern Iberian refugia? Integrating RAPDs, sequence data and morphometrics in *Armeria* (Plumbaginaceae). *Folia Geobotanica*, 41, 305–322.
- Guzmán, B. y Vargas, P. (2009). Long-distance colonization of the Western Mediterranean by *Cistus ladanifer* (Cistaceae) despite the absence of special dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography*, 36, 954–968.
- Habel, J.C. y Assmann, T. (2010). Relict Species: Phylogeography and conservation biology. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Haines-Young, R. y Potschin, M. (2010). The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. *Ecosystem Ecology: a new synthesis*, 1, 110–139

-
- Hallinback, T. y Tan, B. (2010). Past and present activities and future strategy of bryophyte conservation. *Phytotaxa*, 9, 266–274.
- Hamrick, J.L. (1983). The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. In: Schonewald-Cox C.M., et al. (Eds.), *Genetics and Conservation: A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations* (pp. 335–348). Melon Park: Benjamin/Cummings.
- Hamrick, J.L. y Godt, M.J. (1989). Allozyme diversity in plant species. In: Brown et al., (Eds.), *Plant population genetics, breeding and germ-plasm resources* (pp. 43–63). Sunderland: Sinauer.
- Hardin, J.W. (1975). Hybridization and introgression in *Quercus alba*. *Journal of the Arnold Arboretum*, 56, 336–363.
- Harrison, S. y Noss, R. (2017). Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany*, 119, 207–214.
- Harshberger, J.W. (1896). The purposes of ethno-botany. *Botanical gazette*, 21(3), 146–154.
- Hatfield, J.L., Asrar, G. y Kanemasu, E.T. (1984). Intercepted photosynthetically active radiation estimated by spectral reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 14, 65–75.
- Heard, S.B. y Richardson, J.S. (1995). Shredder-collector facilitation in stream detrital food webs: is there enough evidence? *Oikos*, 72, 359–366.
- Hegger, D., Lamers, M., Van Zeijl-Rozema, A. y Dieperink, C. (2012). Conceptualising joint knowledge production in regional climate change adaptation projects: success conditions and levers for action. *Environmental Science & Policy*, 18, 52–65.
- Henares, I. (2016). Sierra Nevada: una gran montaña, un pequeño continente. Recopilación de artículos publicados semanalmente en el periódico Granada Hoy (24 de octubre de 2014 - 23 de octubre de 2015). Grupo Joly.
- Hernández-Bermejo, E., García, E. y Carabaza, J. (2012). *Flora agrícola y forestal de Al-Andalus*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- Herrera, C.M. (1992). Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist*, 140, 421–446.
- Herrera, C.M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C.M. y O. Pellmyr (Eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Herrera, C.M. y Pozo, M.I. (2010). Nectar yeasts warm the flowers of a winter-blooming plant. *Proceedings of the Royal Society of London series B-Biological Sciences*, 277, 1827–1834.

- Herrera, C.M., Pozo, M.I. y Medrano, M. (2013). Yeasts in nectar of an early-blooming herb: sought by bumble bees, detrimental to plant fecundity. *Ecology*, 94, 273–279.
- Hewitt, G.M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247–276.
- Hewitt, G.M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907–913.
- Hewitt, G.M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 359, 183–195.
- Hewitt, G.M. (2011). Mediterranean peninsulas: the evolution of hotspots. In: Zachos, F.E., Habel, J.C. (Eds.), *Biodiversity Hotspots* (pp. 123–147). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Heywood, V.H. (1995). The Mediterranean flora in the context of world biodiversity. *Ecologia Mediterranea*, 21, 11–18.
- Himes, A. y Muraca, B. (2018). Relational values: the key to pluralistic valuation of ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 35, 1–7.
- Hirst, J.M. (1952). An automatic volumetric spore trap. *Annals of Applied Biology*, 39, 257–265.
- Hobohm C. (2014). *Endemism in Vascular Plants*. Dordrecht, Heidelberg, New York, London: Springer.
- Hódar, J.A. y Zamora, R. (2004). Herbivory and climatic warming: A mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation*, 13(3), 493–500.
- Hódar, J.A., Zamora, R. y Cayuela, L. (2012). Cambio climático y plagas: algo más que el clima. *Revista Ecosistemas*, 21(3), 73–78.
- Hodgetts, N.G. (2015). Checklist and country status of European bryophytes – towards a new Red List for Europe. *Irish Wildlife Manuals*, No. 84. National Parks and Wildlife Service, Department of Arts, Heritage and the Gaeltacht, Ireland.
- Hof, C., Levinsky, I., Araújo, M.B. y Rahbek, C. (2011). Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology*, 17, 2987–2990.
- Holland, G.J. et al. (2012). Conservation cornerstones: Capitalising on the endeavours of long-term monitoring projects. *Biological Conservation*, 145, 95–101.
- Holmes, G., Sandbrook, Ch. y Fisher, J.A. (2017). Understanding conservationists' perspectives on the new-conservation debate. *Conservation Biology*, 31, 353–363.

-
- Holt, R.D. (1997). Community modules. Pp. 333-349 en Gange, A. C. y Brown, V. K. (Eds.). *Multitrophic interactions in terrestrial ecosystems*. Blackwell Science.
- Homet-Gutiérrez, P., Schupp, E.W. y Gómez, J.M. (2015). Naturalization of almond trees (*Prunus dulcis*) in semi-arid regions of the western Mediterranean. *Journal of Arid Environments*, 113, 108–113.
- Hortal, J. et al. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 46, 523–549.
- Houerou, H.N., Bingham, R.L. y Skerbek, W. (1988). Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. *Journal of Arid of Environments*, 15, 1–18.
- Huang, J. et al. (2012). Identifying hotspots of endemic woody seed plant diversity in China. *Diversity and Distribution*, 18, 673–688.
- Huarte, B. (2001) Estudio de la flora muscinal (clase Musci, subclase Bryidae) de Navarra: actualización, profundización, catálogo y análisis. Tesis Doctoral. Pamplona, España: Universidad de Navarra.
- Huck, S., Büdel, B., Kadereit, J.W. y Printzen, C. (2009). Range-wide phylogeography of the European temperate-montane herbaceous plant *Meum athamanticum* Jacq.: evidence for periglacial persistence. *Journal of Biogeography*, 36, 1588–1599.
- Humboldt, A. y Bonpland, A. (1805). *Essai sur la géographie des plantes, accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. Levrault, Schoell et compagnie. Paris.
- Infante, M. et al. (2017). View on bryophyte conservation in Peninsular and Balearic Spain: analysis of Red Lists and legal protection. *Cryptogamie, Bryologie*, 38(1), 19–51.
- Infante, M. y Heras, P. (2012). Red preliminar de Áreas Importantes para los Briófitos (IBrA). En: Garilletei R. y Albertos B. (Coords.), *Atlas y Libro Rojo de los Briófitos Amenazados de España* (pp. 215-287). Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- Irimia, D. (2018). Monitorizaje de la Biología Reproductiva de la Flora de Altas Cumbres a partir de las Emisiones Polínicas. Trabajo de Fin de Máster. Máster en Conservación, Gestión y Restauración de la Biodiversidad, Universidad de Granada.
- Iriondo, J.M. (2001). Conservación de germoplasma de especies raras y amenazadas. *Investigación Agraria: Prod. Prot. Veg.*, 16 (1), 5-24.
- IUCN - Species Survival Commission, Bryophyte Specialist Group (2014). *World Red List*. Uppsala, Suecia: Swedish University of Agricultural

- Sciences. <https://www.slu.se/en/Colaborative-Centres-and-Projects/bryo-conservation/world-red-list1/>.
- IUCN-Species, Invasive Species Specialist Group. (2013). Reintroduction and invasive species specialist Groups' task Force on Moving plants and animals for conservation purposes. Guidelines for Reintroductions and other Conservation Translocations.
- IUCN Standards And Petitions Subcommittee. (2014). Guidelines for using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 11. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. IUCN, 86.
- IUSS (International Union of Soil Science). 2014. Working Group WRB. Base referencial mundial del recurso suelo. Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos. Informes sobre recursos mundiales de suelos 106. Roma: FAO.
- Ives, A.R. y Carpenter, S.R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317, 58–62.
- Ivits, E., Cherlet, M., Horion, S. y Fensholt, R. (2013). Global biogeographical pattern of ecosystem functional types derived from earth observation data. *Remote Sensing*, 5(7), 3305–3330.
- Jaccard P. (1901). Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles*, 37(142), 547–579.
- Jacobs, S. et al. (2016). A New Valuation School: Integrating Diverse Values of Nature in Resource and Land Use Decisions. *Ecosystem Services*, 22, 213–220.
- Janzen, D.H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Jax, K. (2010). *Ecosystem functioning*. Cambridge University Press.
- Jiménez-Alfaro, B., García-Calvo, L., García, P. y Acebes, J.L. (2016). Anticipating extinctions of glacial relict populations in mountain refugia. *Biological Conservation*, 201, 243–251.
- Jiménez-Mejías, P., Fernández-Mazuecos, M., Amat, M.E. y Vargas, P. (2015). Narrow endemics in European mountains: high genetic diversity within the monospecific genus *Pseudomisopates* (Plantaginaceae) despite isolation since the late Pleistocene. *Journal of Biogeography*, 42, 1455–1468.
- Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S. y Suc, J.P. (2010). Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 403–415.

-
- Jiménez, J.F. y Sánchez-Gómez, P. (2012). Molecular taxonomy and genetic diversity of *Moricandia moricandioides* subsp. *pseudofoetida* compared to wild relatives. *Plant Biosystems*, 146, 99–105.
- Jiménez, Y. (1991). Los paisajes de Sierra Nevada. Cartografía de los sistemas naturales de una montaña mediterránea (Mapas). Granada: Servicio de Publicaciones Universidad de Granada.
- Johnston, I.M. (1941). Gypsophily among Mexican desert plants. *Journal of the Arnold Arboretum*, 22(2), 145–170.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A. y García-Castaño, J.L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3278–3282.
- Junta de Andalucía (2019). REDIAM. Hábitats de Interés Comunitario Terrestres en Andalucía. Consejería de Agricultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible. <http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/rediam>
- Kaiser-Bunbury, C.N. et al. (2011). The tolerance of island plant–pollinator networks to alien plants. *Journal of Ecology*, 99(1), 202–213.
- Kareiva, P. y Marvier, M. (2012). What Is Conservation Science? *BioScience*, 62 (11), 962–969.
- Karlsen, S.R., Elvebakk, A., Høgda, K.A. y Johansen, B. (2006). Satellite-based mapping of the growing season and bioclimatic zones in Fennoscandia. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 416–430.
- Kinross, J., Christofi, N., Read P. y Harriman, R. (1993). Filamentous algal communities related to pH in streams in The Trossachs, Scotland. *Freshwater Biology*, 30(2), 301–317.
- Klain, S., Olmsted, P., Chan, K.M.A. y Satterfield, T. (2017). Relational values resonate broadly and differently than intrinsic or instrumental values, or the New Ecological Paradigm. *PLOS ONE*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183962>
- Klaveness, D. (2017). *Hydrurus foetidus* (Chrysophyceae), an inland macroalga with potential. *Journal of Applied Phycology*, 29, 1485–1491
- Körner C. (2004). Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio*, Suppl., 13, 11–17.
- Körner C. y Spehn E. (2002). *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*. London: CPL Scientific Publishing Services Limited.
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life* (2ª Ed.). Springer.
- Kraft, N.J.B., Baldwin, B.G. y Ackerly, D.D. (2010). Range size, taxon age and hotspots of neoendemism in the California flora. *Diversity and Distributions*, 16, 403–413.

- Kreft, H. y Jetz, W. (2010). A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37(11), 2029–2053.
- Kristiansen, J. (1966). Dispersal of freshwater algae- A review. *Hydrobiologia*, 336, 151–157.
- Kropf, M., Comes, H.P. y Kadereit, J.W. (2006). Long-distance dispersal vs. vicariance: the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada. *New Phytologist*, 172, 169–184.
- Kropf, M., Comes, H.P. y Kadereit, J.W. (2008). Causes of the genetic architecture of south-west European high mountain disjuncts. *Plant Ecology and Diversity*, 1(2), 217–228.
- Kropf, M., Kadereit, J.W. y Comes, H.P. (2002). Late Quaternary distributional stasis of the submediterranean mountain plant *Anthyllis montana* L. (Fabaceae) inferred from ITS sequences and amplified fragment length polymorphism markers. *Molecular Ecology*, 11, 447–463.
- Kruckeberg A.R. y Rabinowitz, D. (1985). Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 16, 447–479.
- Kruckeberg, A.R. (2002) *Geology and plant life*. University of Washington Press. USA.
- Kumar, R. y Kumar, V. (2018). A review of phylogeography: biotic and abiotic factors. *Geology, Ecology, and Landscapes*, 2(4), 268–274.
- La Sorte, F.A. y Jetz, W. (2010). Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 3401–3410.
- Laffan, S.W. y Crisp, M.D. (2003). Assessing endemism at multiple spatial scales, with an example from the Australian vascular flora. *Journal of Biogeography*, 30, 511–520.
- Lagasca, M. y Rodríguez, J. (1802). Descripción de algunas plantas que colectó D. Guillermo Thalacker en Sierra Nevada. *Anales de Ciencias Naturales*, 5, 263–288.
- Lang, D.J. et al. (2012). Transdisciplinary research in sustainability science: Practice, principles, and challenges. *Sustainability Science* 7(SUPPL. 1), 25–43.
- Larios-López, J.E., Tierno de Figueroa, J.M., Alonso-González, C. y Nebot Sanz, B. (2015). Distribution of brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) (Teleostei: Salmonidae) in its southwesternmost European limit: possible causes. *Italian Journal of Zoology*, 82, 404–415.
- Lavergne, S., Hampe, A. y Arroyo, J. (2013). In and out of Africa: how did the Strait of Gibraltar affect plant species migration and local diversification? *Journal of Biogeography*, 40, 24–36.

-
- Le Roux, P.C. y McGeoch, M.A. (2008). Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology*, 14, 2950–2962.
- Leadlay, E. y Jury, S.L. 2006. *Taxonomy and plant conservation*. Cambridge University Press: Cambridge
- Legendre P. y Legendre, L.F. (2012). *Numerical ecology*, Vol. 24. Elsevier.
- Leibold, M.A., y Chase, J.M. (2018). *Metacommunity ecology*. Monographs in population biology. Princeton, USA. Princeton University Press.
- Levine, J., Chan, K.M.A. y Satterfield, T. (2015). From rational actor to efficient complexity manager: Exorcising the ghost of *Homo economicus* with a unified synthesis of cognition research. *Ecological Economics*, 114, 22–32.
- Linares Cuesta, J.E. y Sánchez Castillo, P.M. (2007). *Fragilaria nevadensis* sp. nov., a new diatom taxon from a high mountain lake in the Sierra Nevada (Granada, Spain). *Diatom Research*, 22, 127–134.
- Linares Cuesta, J.E., Oloffson, L. y Sánchez Castillo, P.M. (2007). Comunidades de diatomeas epipélicas en las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España). *Limnetica*, 26 (1), 99–113.
- Litardière, R. y Malcuit, G. (1926). Contribution a l'étude phytosociologique de la Corse. Le massif du Renoso. Lechevalier ed. Paris.
- Lobo, J.M., Castro, I., y Moreno, J.C. (2001). Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of Linnean Society*, 73, 233–253.
- Loidi, J. (2004). La Fitosociología como elemento renovador de la Botánica española en la segunda mitad del siglo XX. *Lazaroa*, 25, 15–21.
- Loidi, J. (Ed.). (2017). *The Vegetation of the Iberian Peninsula* (Vol. 1). Springer.
- Loidi, J. et al. (2015). Eco-geographical factors affecting richness and phylogenetic diversity patterns of high-mountain flora in the Iberian Peninsula. *Alpine Botany*, 125(2), 137–146.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.T., Whittaker, R.J., y Brown, J.H. (2010). *Biogeography* (4ª edición). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- López Casamayor, E. (2007). Estudio fitoquímico y aproximación genética en especies de la sección Plinthine del género *Arenaria* (Caryophyllaceae). Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Universidad de Granada.
- López García, P. y López Sáez, J.A. (1994a) El paisaje andaluz en la Prehistoria: datos paleopalinológicos. *Revista Española de Micropaleontología*, 26, 49–59.
- López García, P. y López Sáez, J.A. (1994b) Comparison of peats and archaeological samples in the Andalusian region, Spain. In: Davis, O.K. (Ed.) *Aspects of Archaeological Palynology: Methodology and Appli-*

- cations. (American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series Number 29) (pp. 127-139). Houston, TX: Palynology Laboratory, Texas A&M University.
- López Sáez, J.A., López Merino, L., Pérez Díaz, S. y Alba Sánchez, F. (2011). Paleopaisajes de Andalucía Oriental durante la transición Mesolítico-Neolítico antiguo. In: Gibaja, J.F. y Carvalho, A.F. (Eds.), Os últimos caçadores-recolectores e as primeiras comunidades produtoras do sul da península ibérica e do norte de Marrocos. (Promontoria Monográfica, 15, 213-220). Faro, Portugal: Universidade do Algarve.
- López-Rodríguez, M.D. (2016). Science - policy interfaces in the area of environmental governance: empirical tests for its methodological development (Tesis doctoral). Universidad de Almería, Almería, España.
- López-Rodríguez, M.D. et al. (2015). Science-policy interface for addressing environmental problems in arid Spain. *Environmental Science & Policy*, 50(1), 1–14.
- López-Rodríguez, M.D. et al. (2017). Exploring Institutional Mechanisms for Scientific Input into the Management Cycle of the National Protected Area Network of Peru: Gaps and Opportunities. *Environmental Management*, 60(6), 1022–1041.
- López-Rodríguez, M.J., Luzón-Ortega, J.M. y Tierno de Figueroa, J.M. (2012). On the biology of two high mountain populations of stoneflies (Plecoptera, Perlodidae) in the southern Iberian Peninsula. *Limnetica*, 31, 205–212.
- López-Rodríguez, M.J., Martínez-Megías, C., Salgado-Charrao, A.C., Cámara-Castro, J.P. y Tierno de Figueroa, J.M. (2018). The effect of large predators on the decomposition rate and the macroinvertebrate colonization pattern of leaves in a Mediterranean stream. *International Review of Hydrobiology*, doi: 10.1002/iroh.201801951.
- López-Rodríguez, M.J., Tierno de Figueroa, J.M. y Alba-Tercedor, J. (2008). Life history and larval feeding of some species of Ephemeroptera and Plecoptera (Insecta) in the Sierra Nevada (Southern Iberian Peninsula). *Hydrobiologia*, 610, 277–295.
- Loreau, M. (2010). From populations to ecosystems: theoretical foundations for a new ecological synthesis. *Monographs in Population Biology*. Princeton, USA. Princeton University Press.
- Lorite, J. (2001). Estudio Florístico y Fitosociológico de la Sierra Nevada Almeriense: Bases para la Gestión de las comunidades vegetales. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Granada.
- Lorite, J. (2001). La vegetación de Sierra Nevada. In: Blanca, G. et al. (Eds.), *Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada* (pp. 23–45). Editorial Universidad de Granada, Granada.

-
- Lorite, J. (2016). An updated checklist of the vascular flora of Sierra Nevada (SE Spain). *Phytotaxa*, 261(1), 1-57.
- Lorite, J. y Ruiz, M. (2003). *Alchemilla fontqueri* Rothm. (Rosaceae) e *Hippocrepis prostrata* Boiss. (Leguminosae, Papilionoideae), especies redescubiertas en Sierra Nevada (España). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 60 (2), 434-435.
- Lorite, J. et al. (2004). Actuaciones para la conservación de *Odontites granaensis* Boiss. (Scrophulariaceae) en Sierra Nevada (SE España). In: Peñas J., y Gutiérrez-Carretero L, (Eds.), *Biología de la Conservación; reflexiones, propuestas y estudios desde el SE Ibérico* (pp. 115-126). Almería: Instituto de Estudios Almerienses, Diputación de Almería.
- Lorite, J., Navarro F.B. y Valle F. (2007). Estimation of threatened orophytic flora and priority of its conservation in the Baetic range (S. Spain). *Plant Biosystems*, 141, 1-14.
- Lorite, J., Navarro, F.B. y Valle, F. (1998). Aportaciones a la flora vascular de Sierra Nevada. El elemento Murciano-Almeriense. *Acta Botánica Malacitana*, 23, 253-259.
- Lorite, J., Valle, F. y Ruiz, N. (1997). Cartography and vegetation dynamics in the Sierra Nevada, Almeria (S.E. Spain). *Lagascalia*, 19(1-2), 601-608.
- Lorite, J., Valle, F. y Salazar, C. (2003). Síntesis de la vegetación edafohigrófila del Parque Natural y Nacional de Sierra Nevada. *Monografías Flora y Vegetación Béticas*, 13, 47-110.
- Losa Quintana, JM., Molero Mesa J. Casares, M. y Pérez-Raya, F. (1986). El paisaje vegetal de Sierra Nevada. La cuenca alta del Río Genil. Granada: Servicio de Publicaciones de la Universidad de Granada.
- Lourenço, P. et al. (2018). Trends in vegetation greenness dynamics in protected areas across borders: what are the environmental controls. *International Journal of Remote Sensing*, 1-15.
- Ludi, W. (Ed.) (1956). *Die Pflanzenwelt Spanien (I Teil)*. Veröfl. Geobot. Inst. Rubel. Zurich, 31.
- Mace, G. (2014). Whose conservation? Changes in the perception and goals of nature conservation require a solid scientific basis. *Science*, 345, 1558-1559.
- Maclean, I.M.D. y Wilson, R.J. (2011). Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108 (30), 12337-12342.
- Madlung, A. (2013). Polyploidy and its effects on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*, 110, 99-104.
- Magri, D. et al. (2017). Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends. *Quaternary Science Reviews*, 163, 23-55.

- Maguilla, E. y Escudero, M. (2016). Cryptic species due to hybridization: A combined approach to describe a new species (*Carex*: Cyperaceae). PLoS ONE, 11, e0166949.
- Maguilla, E., Escudero, M., Hipp, A.L. y Luceño, M. (2017). Allopatric speciation despite historical gene flow: Divergence and hybridization in *Carex furva* and *C. lucennoiberica* (Cyperaceae) inferred from plastid and nuclear RAD-seq data. Molecular Ecology, 26, 5646–5662.
- Major, J. (1988). Endemism: a botanical perspective. In: Myers, A.A. y Giller, P.S. (Eds.). Analytical Biogeography (pp. 117-146). London and New York: Chapman y Hall.
- Malcolm, J.R. et al. (2006). Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. Biological Conservation, 20(2), 538–548.
- Mallet, J. (2005). Hybridization as an invasion of the genome. Trends in Ecology and Evolution, 20, 229–237.
- Malmqvist, B. (1993). Interactions in stream leaf packs: effects of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. Oikos, 66, 454–462.
- Manzano, S. et al. (2017). Mountain strongholds for woody angiosperms during the Late Pleistocene in SE Iberia. Catena, 149, 701–712.
- Marfil, J.M., Molero, J., Cantó, P. y Rivas-Martínez, S. (2017). Bioindicators and bioclimatic data as essential tools towards a consistent biogeographic district typology of Sierra Nevada National Park (Spain). Lazaroa, 38(1), 7–25.
- Margules, C.R. y Pressey, R.L. (2000). Systematic conservation planning. Nature, 405, 243–253.
- Martín Peinado, M., Jiménez Morales, M.N. y Fernández Ondoño, E. (2019). Los suelos de Sierra Nevada, su relación con la litología y la vegetación. In: Peñas, J. y Lorite, J. (Eds.), Biología de la Conservación de Plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Martín Peinado, F.J. et al. (2010). Ruta 2: Granada-Alpujarra-Estribaciones del Mulhacén. Guía de las Rutas de Campo del IV Congreso Ibérico de la Ciencia del Suelo, Granada.
- Martín, C., Parra, T., Clemente-Muñoz, M. y Hernandez-Bermejo, J.E. (2008). Genetic diversity and structure of the endangered *Betula pendula* subsp. *fontqueri* populations in the south of Spain. Silva Fennica, 42, 487–498.
- Martín, J.M., Braga, J.C. y Gómez, M.T. (2008). Itinerarios geológicos por Sierra Nevada. Guía de campo por el Parque Nacional y Parque Natural de Sierra Nevada. Sevilla: Consejería del Medio Ambiente. Junta de Andalucía.

-
- Martínez Carretero et al. (2016). Prodrómulo Sinistematizado de la República Argentina y una breve introducción a los estudios fitosociológicos. *Boletín de la Sociedad Argentina Botánica*, 51(3), 469–549.
- Martínez Parras, J.M., Peinado, M. y Alcaraz, F. (1987). Comunidades vegetales de Sierra Nevada (España). Alcalá de Henares: Servicio de Publicaciones Universidad de Alcalá de Henares.
- Martínez, R. (1977). Phytoplankton species, biomass and diversity in lake La Caldera (Sierra Nevada). *Acta Hydrobiologica*, 19(2), 95–107.
- Marvier, M. (2014). New Conservation Is True Conservation. *Conservation Biology*, 28, 1–3.
- Mas Guindal, J. (1941). Fitoterapia vulgar hispana. Discurso inaugural del curso 1941–1942. *Anales de la Real Academia de Farmacia*, 7, 5–6.
- Mastrangelo, M.E. et al. (2014). Concepts and methods for landscape multifunctionality and a unifying framework based on ecosystem services. *Landscape Ecology*, 29(2), 345–358.
- Matías, L., Mendoza, I. y Zamora, R. (2009). Consistent pattern of habitat and species selection by post-dispersal seed predators in a Mediterranean mosaic landscape. *Plant Ecology*, 203, 137–147.
- Matías, L. y Jump, A.S. (2012). Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: the case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 282, 10–22.
- Matías, L., Zamora, R., Mendoza, I. y Hódar, J.A. (2010). Seed dispersal pattern by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology*, 18, 619–627.
- Matías, L., Zamora, R. y Castro, J. (2012). Sporadic rainy events are more critical than increasing of drought intensity for woody species recruitment in a mediterranean community. *Oecologia*, 169(3), 833–844.
- McCann, K.S. (2011). Food webs. Monographs in Population Biology. Princeton, USA. Princeton University Press.
- McPeck, M.A. (2017). Evolutionary community ecology. Monographs in population biology. Princeton, USA. Princeton University Press.
- Médail, F. y Baumel, A. (2018). Using phylogeography to define conservation priorities: The case of narrow endemic plants in the Mediterranean Basin hotspot. *Biological Conservation*, 224, 258–266.
- Médail, F. y Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity pattern in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36, 1333–1345.
- Médail, F. y Quézel, P. (1997). Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84, 112–127.

- Médail, F. y Quével, P. (1999). Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conservation Biology*, 13(6), 1510–1513.
- Medina-Cazorla, J.M. et al. (2007). Análisis biogeográfico de la flora de dolomías de Andalucía: ensayo preliminar. In: Paracuellos M. (Ed.). *Entornos mediterráneos*. Colección Medio Ambiente (pp. 241–252). Almería: Instituto de Estudios Almerienses.
- Medina-Sánchez, J.M., Villar-Argaiz, M. y Carrillo, P. (2004). Neither with nor without you: A complex algal control on bacterioplankton in a high mountain lake. *Limnology and Oceanography*, 49, 1722–1733.
- Mendoza-Fernández, A.J. et al. (2019). Red List Index application for vascular flora along an altitudinal gradient. *Biodiversity and Conservation*, 28(5), 1029–1048.
- Mendoza, I., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R. y Matías, L. (2009). Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *Journal of Vegetation Science*, 20, 367–376.
- Menéndez Amor, J. y Florschütz, F. (1964). Results of the preliminary palynological investigation of samples from a 50 m boring in southern Spain. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (sección Geología)*, 62, 251–255.
- Merlo, M.E. et al. (2019). Threshold ionic contents for defining the nutritional strategies of gypsophile flora. *Ecological Indicators*, 97, 247–259.
- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. (1995). Inertia in plant community structure: State changes after cessation of nutrient enrichment stress. *Ecology Applied*, 5, 1195–2005.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human well-being: synthesis*. Island Press.
- Mishler, B.D. et al. (2014). Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia*. *Nature communications* 5, 4473.
- Mittermeier, R.A. et al. (2005). *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Chicago: University of Chicago Press.
- Molau, U. (2004). Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio, Suppl.*, 13, 24–28.
- Molero Mesa, J. (1981). *Estudio florístico y síntesis fitosociológica de las Alpujarras altas granadinas (vertiente sur de Sierra Nevada)*. Granada: Secr. Publ. Univ. Granada.
- Molero Mesa, J. (1984a). El patrimonio vegetal de Sierra Nevada y su protección. *Panda*, 6, 3–10.

-
- Molero Mesa, J. (1994). Baetic and sub-baetic mountains, Spain. In: Davis SD, Heywood VH, Hamilton AC, (Eds.) Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation (1) Europe, Africa, South West Asia and The Middle East. (pp. 55–58). Cambridge: WWW-IUCN.
- Molero Mesa, J. (1997). Willkomm, botánico alemán del XIX. In: Titos, M. (Ed.), Moritz Willkomm Granada y Sierra Nevada (pp. 9-101). Colección Sierra Nevada y la Alpujarra, 22. Granada: Fundación Caja Granada.
- Molero Mesa, J. (1999). The vegetation of Sierra Nevada. *Itinera Geobotanica*, 13: 105–118.
- Molero Mesa, J. (2019). Primeros pasos en la conservación vegetal en Sierra Nevada: historia de la investigación botánica. In: Peñas, J. y Lorige, J. (Eds.), *Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Molero Mesa, J. et al. (2001). Cartografía y evaluación de la vegetación de Sierra Nevada. Memoria final de investigación (inédito). Sevilla: Consejería de Medio Ambiente.
- Molero Mesa, J. y F. Pérez Raya (1987). *La Flora de Sierra Nevada*. Granada: Servicio de Publicaciones, Universidad de Granada.
- Molero Mesa, J. y Marfil J.M. (2015). The bioclimates of Sierra Nevada National Park. *International Journal of Geobotanical Research*, 5, 1–11.
- Molero Mesa, J. y Marfil, J.M. (2016). Sierra Nevada: breve historia de la descripción de su flora y paisaje vegetal (1800-1900). In: Segarra, S., Valenzuela, L.M. y Rosúa Campos, J.L. (Eds.), *Paisaje con + texto; Naturaleza, Jardín, Espacio Público* (pp. 387–407). Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Molero Mesa, J., González-Tejero, M.R. y Benítez Cruz, G. (2014). *Artemisia granatensis* Boiss. In: Pardo de Santayana, M., Morales, R., Aceituno-Mata, L., y Molina, M. (Eds.) (2014). *Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos a la Biodiversidad* (pp. 123–125). Madrid: Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- Molero Mesa, J., Pérez Raya, F. y Tendero, F. (Coord.). (1992). *Parque Natural de Sierra Nevada: Paisaje, Flora, Fauna e Itinerarios*. Madrid: Editorial Rueda.
- Molero Mesa, J., Pérez Raya, F. y González Tejero, M.R. (2007). Sierra Nevada, La Peza y Huétor. In: Blanca, G. y Valle, F. (Coord.), *Proyecto Andalucía. Naturaleza. Tomo XXIV: Botánica V* (pp. 273-286). La Coruña: Ed. Hércules.
- Molero Mesa, J., Pérez Raya, F. y González-Tejero, M.R. (1996). Catálogo y Análisis Florístico de la Flora Orófila de Sierra Nevada. In: Chacón
-

- Montero, J. y Rosúa Campos J.L. (Eds.), Sierra Nevada. Conservación y Desarrollo Sostenible 2 (pp. 271–290). Madrid: Tiasa Gráfica.
- Molero Mesa, J. y Fernández, M.R. (2010). Evolution of the high mountain flora of Sierra Nevada (1837–2009). *Acta Botanica Gallica*, 157(4), 659–667.
- Molero-Mesa, J. y García-Martínez, E. (1981). Resumen fitosociológico de la vegetación de Sierra Nevada. *Cuadernos geográficos de la Universidad de Granada*, 11, 215–266.
- Molero, J. y Marfil, J.M. (2017). Betic and Southwest Andalusia. In Loidi, J. (Ed.), *The Vegetation of the Iberian Peninsula, Plant and Vegetation* 13 (pp. 143–247). Springer International Publishing AG.
- Molero, J. y Pérez-Raya, F. (1987). La Flora de Sierra Nevada. Avance sobre el catálogo florístico nevadense. Granada: Universidad de Granada.
- Molina-Venegas, R. et al. (2015b). Investigating the evolutionary assembly of a Mediterranean biodiversity hotspot: deep phylogenetic signal in the distribution of eudicots across elevational belts. *Journal of Biogeography*, 42, 507–518.
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Lavergne, S. y Arroyo, J. (2015a). The building of a biodiversity hotspot across a land-bridge in the Mediterranean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 11–16.
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Lavergne, S. y Arroyo, J. (2016). How soil and elevation shape local plant biodiversity in a Mediterranean hotspot. *Biodiversity Conservation*, 25, 1133–1149.
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Lavergne, S. y Arroyo, J. (2017). Climatic and topographical correlates of plant palaeo- and neoendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Annals of Botany*, 119, 229–238.
- Molina-Venegas, R. y Roquet, C. (2014). Directional biases in phylogenetic structure quantification: a Mediterranean case study. *Ecography*, 37, 572–580.
- Momose, K., et al. (1998). Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany*, 85(10), 1477–1501.
- Monteith, J. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9, 747–766.
- Montori, A., Tierno de Figueroa, J.M. y Santos, X. (2006). The diet of the brown trout *Salmo trutta* (L.) during the reproductive period: size-related and sexual effects. *International Review of Hydrobiology*, 91, 438–450.
- Morales Torres, C. (1988). Flora Vascular Nevadense: Elementos más notables de la misma. *Monografías de Flora y Vegetación Béticas*, 3, 85–98.

-
- Morales-Baquero, R., Carrillo, P., Cruz-Pizarro, L. y Sánchez-Castillo, P. (1992). Southernmost high mountain lakes in Europe (Sierra Nevada) as reference sites for pollution and climate change monitoring. *Limnetica*, 8, 39–47.
- Morales-Baquero, R., Pulido-Villena, E. y Reche, I. (2006). Atmospheric inputs of phosphorus and nitrogen to the southwest Mediterranean region: Biogeochemical responses of high mountain lakes. *Limnology and Oceanography*, 51, 830–837.
- Morales, C. (1973). Estudio fitosociológico y florístico de la Dehesa de Güejar Sierra. (Sierra Nevada). Tesis Doctoral. Facultad de Farmacia. Universidad de Granada.
- Moreno, J.C. et al. (2013). New insights into the biogeography of south-western Europe: spatial patterns from vascular plants using cluster analysis and parsimony. *Journal of Biogeography*, 40, 90–104.
- Moreno, J.C. y Sainz Ollero, H. (1992). Atlas corológico de las monocotiledóneas endémicas de la península ibérica e islas Baleares. Madrid: ICONA.
- Moreno, J.C., Castro, I., y Sainz Ollero, H. (1998). Numerical analyses of distributions of Iberian and Balearic endemic monocotyledons. *Journal of Biogeography*, 25, 179–194.
- Moreno, J.C., coord. (2008). Lista Roja 2008 de la flora vascular española. Madrid: Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas).
- Morla Juaristi, C. (2003). El paisaje vegetal ibérico durante el Cuaternario. *Monografías del Real Jardín Botánico de Córdoba*, 11, 75–93.
- Morrone, J.J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43(3), 438–441.
- Morrone, J.J. (2009). *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Mota, J.F., Aguilera, A., Cabello, J. y Peñas, J. (1996). Biodiversidad, endemoflora y aspectos fitocorológicos de las cumbres calcáreas Béticas. In: 1st Conferencia Internacional Sierra Nevada, Conservación Y Desarrollo Sostenible (Vol. 2, pp. 307–319).
- Mota, J.F. et al. (2008). Dolomite flora of the baetic ranges glades (South Spain): a review. *Flora*, 203, 359–375.
- Mota, J.F., et al. (2019). Catálogo Delphi de la flora edafoendémica de los blanquizales dolomíticos béticos: bases para su conocimiento y conservación. In: Peñas, J. y Lorite J. (Eds.), *Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Granada: Editorial Universidad de Granada.

- Mota, J., Cabello, J., Cerrillo, M.I. y Rodríguez-Tamayo, M.L. (2004). Los subdesiertos de Almería: naturaleza de cine. Sevilla: Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente.
- Mota, J.F. et al. (2002). Phytogeographical relationships among high mountain areas in the Baetic Ranges (South Spain). *Global Ecology and Biogeography*, 11, 497–504.
- Mota, J.F. et al., (2009). Aproximación a la checklist de los gipsófitos ibéricos. *Anales de Biología*, 31, 71–80.
- Mota, J.F., Aguilera, A. Cabello, J. y Peñas, J. (1996). Biodiversidad, endemoflora y aspectos fitocorológicos de las cumbres calcáreas Béticas. In: Chacón Montero, J. y Rosúa Campos, J.L. (Eds.), *Sierra Nevada. Conservación y Desarrollo Sostenible 2* (pp. 307–319). Madrid: Tiasa Gráfica.
- Mota, J.F. et al. (1993). Vegetación gipsícola y conservación de la naturaleza. *Colloques Phytosociologiques*, 21, 677–688.
- Mota, J.F., et al. (2017). The edaphism: gypsum, dolomite and serpentine flora and vegetation. In: Loidi, J. (Ed.), *The Vegetation of the Iberian Peninsula* (pp. 277–354). Cham: Springer.
- Mota, J.F. et al. (2016). Conceptual baseline for a global checklist of gypsophytes. *Lazaroa*, 37, 7–30.
- Mota, J.F., Sánchez-Gómez, P. y Guirado-Romero, J.S. (Eds.) (2011). *Diversidad vegetal de las Yeseras Ibéricas: El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación*. Almería, Spain: ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores.
- Mota, J.F. y Valle, F. (1987). *Estudio Botánico-Ecológico de las cuencas altas de los ríos Bayárcal, Paterna y Andarax*. Almería: Serv. Publ. Diput. Prov. Almería.
- Mowat, A.B. y Walters, S.M. (1964). *Papaver* L. In: Tutin, T.G. et al. (Eds.), *Flora Europaea 1* (pp. 247–250). Cambridge: Cambridge University Press.
- MSBP-Millennium seed bank project. (2001). *A field manual for seed collectors*. London: Royal Botanical Gardens KEW.
- Mucina, L. (2018). Biome: evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. *New Phytologist*, doi: 10.1111/nph.15609.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York: John Wiley and Sons.
- Müller, O.V., Berbery, E.H., Alcaraz-Segura, D. y Ek, M.B. (2014). Regional model simulations of the 2008 drought in southern South America using a consistent set of land surface properties. *Journal of Climate*, 27(17), 6754–6778.
- Muñoz Leza, J.R. (1989). *Investigaciones etnobotánicas en el Valle de Lecrín (Granada)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Farmacia. Universidad de Granada.

-
- Muñoz Medina, J.M. (1946). Ojeada fitoecológica en el alto valle del Genil. *Anales Jardín Botánico Madrid*, 6(1), 173-185.
- Muñoz Medina, J.M. (1947). Datos para el estudio fitoecológico de Sierra Nevada. *Bol. Univ. Granada*, 19, 323-332.
- Muñoz-Pajares, A.J. et al. (2018). Niche differences may explain the geographic distribution of cytotypes in *Erysimum mediohispanicum*. *Plant Biology*, 20, 139-147.
- Musarella, C.M., et al. (2018). Checklist of gypsophilous vascular flora in Italy. *PhytoKeys*, (103), 61-82.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist*, 8, 187-208.
- Myers, N. et al. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Myklestad, A. y Birks, H.J.B. (1993). A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe. *Journal of Biogeography*, 20, 1-32.
- Naciones Unidas (1992). Convenio sobre la diversidad biológica. Río de Janeiro.
- Naidoo, R. et al. (2008). Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proceedings of the National Academic of Sciences USA*, 105, 9495-9500.
- Navarro García, M.A. y Hernández Bermejo, J.E. (1994). Las manzanillas en los autores andalusíes: algunos apuntes para la interpretación de los textos. *Ciencias de la Naturaleza en al-Andalus*, 3, 143-157.
- Nieto Feliner G. (2011). Southern European glacial refugia: A tale of tales. *Taxon*, 60(2), 365-372.
- Nieto Feliner, G. (2014). Patterns and processes in plant phylogeography in the Mediterranean basin. A review. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 16(5), 265-278.
- Nieto Feliner, G., Gutiérrez-Larena, B. y Fuertes-Aguilar, J. (2004). Fine-scale geographical structure, intra-individual polymorphism and recombination in nuclear ribosomal internal transcribed spacers in *Armeria* (Plumbaginaceae). *Annals of Botany*, 93, 189-200.
- Nieto-Lugilde, M., Werner, O., McDaniel, S.F. y Ros, R.M. (2018). Environmental variation obscures species diversity in southern European populations of the moss genus *Ceratodon*. *Taxon*, 67, 673-692.
- Nogué, S., Rull, V. y Vegas-Vilarrúbia, T. (2013). Elevational gradients in the neotropical table mountains: patterns of endemism and implications for conservation. *Diversity and Distributions*, 19, 676-687.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Errea, M.P. y Martínez-Rica, J.P. (2007). Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environment Change*, 17(3-4), 420-428.
-

- Noss, R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology*, 4(4), 355–364.
- Nybom, H. (2004). Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology*, 13, 1143–1155.
- Nybom, H. y Bartish, I.V. (2000). Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 93–114.
- Oberprieler, C. y Vogt, R. (2016). On the taxonomic position of *Tanacetum funkii* (Anthemideae, Compositae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 73(2), e0462016.
- Oksanen, J. et al. (2018). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-3.
- Olesen, J. M. y Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83(9), 2416–2424.
- Ollerton, J., Winfree, R. y Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326.
- Olson, D.M. et al. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933–938.
- Ortiz-Bernad, I. (2001). Reconstrucción paleoambiental de la Depresión de Granada a través del estudio de paleosuelos. Tesis doctoral. Departamento de Edafología y Química Agrícola. Universidad de Granada.
- Ortiz-Bernad, I., Aguilar Ruiz, J., Fernández García, J. y Dorronsoro Fernández, C. (2010). Ruta 4: Paleosuelos de la depresión de Granada-Nigüelas-Otura-Colomera. Guía de las Rutas de Campo del IV Congreso Ibérico de la Ciencia del Suelo, Granada, 2010.
- Oyonarte, C., Peñas, J., Cabello, J. y Mota, J.F. (1993). Climatic gradient and vegetational diversity in the sierra de Gádor (Almería, Spain). In: Wilpret, W. (Ed.), *Islands and High Mountain Vegetation: Biodiversity, Bioclimate and Conservation* (pp. 217–225). La Laguna: Universidad de La Laguna, Serie Informes, 40.
- Paine, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100, 65–75.
- Papke, R., Ramsing, N., Bateson, M. y Ward, D. (2003). Geographical isolation in hot spring cyanobacteria. *Environmental Microbiology*, 5, 650–659.
- Pardo de Santayana, M. et al. (Eds.). (2018a). *Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos a la Biodiversidad. Fase II (1)*. Madrid: Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente.

-
- Pardo de Santayana, M. et al. (Eds.). (2018b). *Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos a la Biodiversidad. Fase II (2)*. Madrid: Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente.
- Pardo de Santayana, M. et al. (Eds.). (2018c). *Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos a la Biodiversidad. Fase II (3)*. Madrid: Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente.
- Pardo de Santayana, M., Morales, R., Aceituno-Mata, L. y Molina, M. (Eds.). (2014). *Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos a la Biodiversidad*. Madrid: Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- Parsons, R.F. (1976). Gypsophily in plants-a review. *American Midland Naturalist*, 96, 1–20.
- Paruelo, J. M. et al. (2016). An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. *Ecological Indicators*, 71, 145–154.
- Paruelo, J. M., Jobbágy, E.G. y Sala, O.E. (2001). Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems*, 4(7), 683–698.
- Pastor, N., y Molero, J. (2015). *Las plantas de uso medicinal en Lanjarón: puerta de la Alpujarra*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Pau, C. (1909). Mi segunda visita a Sierra Nevada. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, 8, 104-124, 130–135.
- Pauli, H. et al. (2012). Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science*, 336, 353–355.
- Pauli, H. et al. (2015). *The GLORIA field manual – standard Multi-Summit approach, supplementary methods and extra approaches*. 5Th edition. GLORIA- Coordination, Austrian Academy of Sciences & University of Natural Resources and Life Sciences, Vienna.
- Pauli, H., et al. (2007). Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: Observations (1994–2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 13, 147–156.
- Pausas, J.G. (1999). Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. *Plant Ecology*, 140, 27–39.
- Pearson, R.G. (2016). Reasons to Conserve Nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(5), 366–371.
- Peay, K., Beslisle, M. y Fukami, T. (2012). Phylogenetic relatedness predicts priority effects in nectar yeast communities. *Proceedings of the Royal Society of London series B-Biological Sciences*, 279, 749–758.
- Pelkey N.W., Stoner C.J. y Caro T.M. (2003). Assessing habitat protection regimes in Tanzania using AVHRR NDVI composites: comparisons at

- different spatial and temporal scales. *International Journal of Remote Sensing*, 24 (12), 2533–2558.
- Peñas, J., Barrios, S., Bobo-Pinilla, J., Lorite, J. y Martínez-Ortega, M.M. (2016). Designing conservation strategies to preserve the genetic diversity of *Astragalus edulis* Bunge, an endangered species from western Mediterranean region. *PeerJ* 4:e1474.
- Peñas, J., Cabello, J., Oyonarte, C. y Mota, J.F. (1995). Variación altitudinal y diversidad vegetal en matorrales: sierra de Los Filabres (Almería, España). *Acta Botánica Malacitana*, 20, 133–142.
- Peñas, J., Cañadas, E. y Del Río, J. (2019). Fitogeografía de Sierra Nevada e implicaciones sobre su conservación. In: Peñas, J. y Lorite, J. (Eds.), *Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Peñas, J., Lorite, J., Alba-Sánchez, F. y Taisma, A. (2011). Self-incompatibility, floral parameters, and pollen characterization in the narrow endemic and threatened species *Artemisia granatensis* (Asteraceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 68(1), 97–105.
- Peñas, J., Perez-García, F.J. y Mota, J.F. (2005). Patterns of endemic plants and biogeography of the Baetic high mountains (south Spain). *Acta Botanica Gallica*, 152, 347–360.
- Peñuelas, J. y Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9, 131–140.
- Peredó, E., et al. (2009). Historical biogeography of a disjunctly distributed, Spanish alpine plant, *Senecio boissieri* (Asteraceae). *Taxon*, 58(3), 883–892.
- Pereira, H.M. et al. (2013). Essential biodiversity variables. *Science*, 339(6117), 277–278.
- Pérez García, J. et al. (2007). Selection of an endemic flora reserve network and its biogeographical significance in the Baetic ranges (Southern Spain). *Acta Botanica Gallica*, 154(4), 545–571.
- Pérez Martínez, C. et al. (2018). The Sierra Nevada lakes: study systems for multiple stressors of recent environmental change in semiarid alpine areas. SEFS, 2017.
- Pérez Raya, F. (1987). La vegetación en el sector Malacitano-Almijareense de Sierra Nevada: investigaciones sintaxonómicas y sinfitosociológicas. Tesis doct. inéd. Facultad de Farmacia. Univ. Granada.
- Pérez Raya, F., López Nieto, J. M., Molero, J. y Valle, F. (1990). Vegetación de Sierra Nevada. Guía geobotánica de la excursión de las X Jornadas de Fitosociología. Granada: Ayuntamiento de Granada-Universidad de Granada.

-
- Pérez-Collazos, E., Segarra-Moragues, J. G. y Catalán, P. (2008). Two approaches for the selection of Relevant Genetic Units for Conservation in the narrow European endemic steppe plant *Boleum asperum* (Brassicaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94(2), 341–354.
- Pérez-García, F. et al. (2007). Selection of an endemic flora reserve network and its biogeographical significance in the Baetic ranges (southern Spain). *Acta Botanica Gallica*, 154(4), 545–571.
- Pérez-Hoyos, A. et al. (2014). Identification of ecosystem functional types from coarse resolution imagery using a self-organizing map approach: A case study for Spain. *Remote Sensing*, 6(11), 11391–11419.
- Pérez-Luque, A.J., Pérez-Pérez, R., Bonet-García, F.J. y Magaña, P.J. (2015). An ontological system based on MODIS images to assess ecosystem functioning of Natura 2000 habitats: A case study for *Quercus pyrenaica* forests. *International Journal of Applied Earth Observation and Geo-information*, 37, 142–151.
- Pettorelli, N. et al. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in ecology y evolution*, 20(9), 503–510.
- Pettorelli, N. et al. (2016). Framing the concept of satellite remote sensing essential biodiversity variables: challenges and future directions. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2(3), 122–131.
- Pettorelli, N. et al. (2018). Satellite remote sensing of ecosystem functions: opportunities, challenges and way forward. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 4(2), 71–93.
- Peula, J.M. y Ortega, J.L. (2012). Los tresmiles de Sierra Nevada y otras excursiones de un día. Editorial Universidad de Granada.
- Pineda, F.D., de Miguel, J.M., Casado, A. y Montalvo, J. (2002). Claves para comprender la “diversidad biológica” y conservar la “biodiversidad”. In: Pineda, F.D., de Miguel, J.M., Casado, A. y Montalvo, J. (Eds.), *La Diversidad Biológica de España* (pp. 7–30). Madrid: Prentice Hall.
- Pons, A. y Reille, M. (1988) The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66, 243–263.
- Post, E. (2013). *Ecology of climate change. The importance of biotic interactions*. Monographs in Population Biology. Princeton, USA: Princeton University Press.
- Postigo-Mijarra, J.M. et al. (2010). Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 416–426.

- Postigo-Mijarra, J.M., Barrón, E., Gómez Manzaneque, F. y Morla, C. (2009). Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36, 2025–2043.
- Potschin-Young, M. et al. (2018). Understanding the role of conceptual frameworks: Reading the ecosystem service cascade, *Ecosystem Services*, 29(C), 428–440.
- Pozo, M. I., Lievens, B. y Jacquemyn, H. (2014). Impact of microorganisms on nectar chemistry, pollinator attraction and plant fitness. *Nectar: Production, Chemical Composition and Benefits to Animals and Plants*. New York: Nova Science Publishers, Inc.
- Prieto, P. (1971). *Vegetación de Sierra Nevada. La cuenca de Monachil*. Granada: Colec. Monogr. Univ. Granada.
- Prieto, P. (1975). *Flora de la Tundra de Sierra Nevada*. Granada: Col. Monogr. Publ. Univ. Granada.
- Prieto, P. (1985). *El libro de Sierra Nevada*. Granada: Caja General de Ahorros.
- Primack, R.B. (2012). *A primer conservation biology*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates Inc.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. y Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945–959.
- Pritzel, E. y Brandt. (1915). *Vegetationsbilder aus der Sierra Nevada in Sudapanien*. *Botanischer Jahrbücher*, 53, 273–283.
- Puerta-Piñero, C., Pino, J. y Gómez, J.M. (2012). Direct and indirect landscape effects on *Quercus ilex* regeneration in heterogeneous environments. *Oecologia*, 170, 1009–1020.
- Puerta-Piñero, C., Sánchez-Miranda, A., Leverkus, A. y Castro, J. (2010). Management of burnt wood after fire affects post-dispersal acorn predation. *Forest Ecology and Management*, 260, 345–352.
- Quézel, P. (1953). Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Memorias Sociedade Broteriana*, 9, 5–78.
- Quézel, P. (1985). Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In: Gómez Campo (ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area* (pp. 9–24). Dordrecht: Dr. W. Junk.
- Quézel, P. (1995). La flore du bassin méditerranéen: origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Mediterranea*, 21, 19–39.
- Quézel, P. (1996). La Sierra Nevada, centre majeur de diversification des habitats sur le pourtour Méditerranéen Occidental. In: Chacón Montero, J. y Rosúa Campos, J. L. (Eds.), *Sierra Nevada. Conservación y Desarrollo Sostenible 2* (pp. 235–243). Madrid: Tiasa Gráfica.

-
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org.
- Raffl, C., Schönswetter, P. y Erschbamer, B. (2006). 'Sax-sess' – genetics of primary succession in a pioneer species on two parallel glacier forelands. *Molecular Ecology*, 15, 2433–2440.
- Ramón-Laca, L. (1999). Plantas cultivadas en los siglos XVI y XVII en la Alhambra y el Generalife. *Cuadernos de la Alhambra*, 35, 49–56.
- Rams, S. (2007). Estudios briológicos sobre flora, vegetación, taxonomía y conservación en Sierra Nevada (Andalucía, S de España). Tesis Doctoral. Facultad de Biología. Universidad de Murcia.
- Rams, S., Ros, R.M. y Werner, O. (2014). Updated checklist of the Bryophytes from the Sierra Nevada Mountains (S of Spain). *Cryptogamie, Bryologie*, 35(3), 261–311.
- Rapoport, E.H. (2004). Areografía. México: Fondo de Cultura Económica.
- Ray, R.J., Krantz, W.B., Caine, T.N. y Gunn, R.D. (1983). A model for sorted patterned-ground regularity. *Journal of Glaciology*, 102, 317–337.
- Regos, A. et al. (2019). Effects of species traits and environmental predictors on performance and transferability of ecological niche models. *Scientific Reports*, 9, 4221.
- Rein, J. (1899). Beiträge zur Kenntnis der Spanischen Sierra Nevada. Wein.
- Rein, J.J. (1994). Aportación al estudio de Sierra Nevada (1899). Estudio preliminar de Manuel Ferrer. Colc. Sierra Nevada y la Alpujarra nº 12. Caja General de Ahorro de Granada.
- Requena-Mullor, J.M., Reyes, A., Escribano, P. y Cabello, J. (2018). Assessment of ecosystem functioning from space: Advancements in the Habitats Directive implementation. *Ecological Indicators*, 89, 893–902.
- Reyes, A., et al. (2016). Ecología y Teledetección: evaluación de los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas del Espacio Natural de Sierra Nevada entre 2001 y 2013. XVI Congreso de la Asociación Española de Teledetección.
- Rieseberg, L.H. y Wendel, J.F. (1993). Introgression and Its Consequences in Plants. Botany Publication and Papers. 8. http://lib.dr.iastate.edu/bot_pubs/8
- Rivas Goday, S. y Mayor, M. (1966). Aspectos de la vegetación y flora orófila del Reino de Granada. *Anales Real Academia Farmacia*, 31, 345–400.
- Rivas Martínez, S. (1961). Los pisos de la vegetación de Sierra Nevada. *Boletín Real Sociedad Española Historia Natural, Secc. Biología* 59: 55–64.
- Rivas Martinez, S. (1971). Bases ecológicas para la conservación de la vegetación. *Las Ciencias*, 36(2), 125–130.

- Rivas Martínez, S. (1973). Avance sobre una síntesis corológica de la península ibérica, Baleares y Canarias. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles*, 30, 69–87.
- Rivas Martínez, S. (1976). Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales Instituto Botánico A.J. Cavanilles*, 33, 179–188.
- Rivas Martínez, S. (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 37(2), 251–268.
- Rivas Martínez, S. (1982). Les étages bioclimatiques, secteurs chorologiques et series de végétation de l'Espagne méditerranéenne. *Ecologia Mediterranea*, 8(1-2), 275–288.
- Rivas Martínez, S. (1987a). Mapa de series de vegetación de España. Madrid: ICONA, Serie Técnica.
- Rivas Martínez, S. (1987b). Nociones sobre Fitosociología, Biogeografía y Bioclimatología. In: Peinado, M. y Rivas-Martínez, S. (Eds.), *La vegetación de España* (pp. 19-45). Madrid: ICONA, Serie Técnica.
- Rivas Martínez, S. (1990). Bioclimatic belts of West Europe (relations between bioclimate and plant ecosystems). *Folia Botanica Matritensis*, 7, 1–22.
- Rivas Martínez, S. (2005a). Avances en Geobotánica. Discurso de Apertura del Curso Académico de la Real Academia Nacional de Farmacia del año 2005. Madrid: Real Academia de Farmacia.
- Rivas Martínez, S. (2005b) Notions on dynamic-catenal phytosociology as a basis of landscape science. *Plant Biosystems*, 139 (2), 135–144.
- Rivas Martínez, S. et al. (1997). Biogeographical synthesis of Andalusia (southern Spain). *Journal of Biogeography*, 24, 915–928.
- Rivas Martínez, S. et al. (2001). Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobotanica*, 14, 5–341.
- Rivas Martínez, S. et al. (2002). Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the Syntaxonomical Checklist of 2001. Part II. *Itinera Geobotanica*, 15(2), 433–922.
- Rivas Martínez, S. et al. (2011a). Mapa de series, geoseries y geoperma-series de vegetación de España [Memoria del mapa de vegetación potencial de España, 2011] Parte II. *Itinera Geobotanica*, 18(1,2), 5–800.
- Rivas Martínez, S. et al. (2017). Biogeographic Units of the Iberian Peninsula and Balearic Islands to District Level. A Concise Synopsis. In Loidi, J. (Ed.), *The Vegetation of the Iberian Peninsula*. Plant and Vegetation 12 (pp. 131–188). Springer International Publishing AG.

-
- Rivas Martínez, S. y Arnáiz, C. (1984). Bioclimatología y vegetación en la península ibérica. Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques, 131(2-4), 110–120.
- Rivas Martínez, S. et al. (2002). Vascular plant communities of Spain and Portugal. Itinera Geobotanica, 15 (1,2), 5–922.
- Rivas Martínez, S. et al. (2007). Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España: [Memoria del mapa de vegetación potencial de España]. Parte I. Itinera Geobotanica, 17, 5–435.
- Rivas Martínez, S. et al. (2014). Biogeography of Spain and Portugal. Preliminary typological synopsis. International Journal of Geobotanical Research, 4, 1–64.
- Rivas Martínez, S. Rivas Sáenz, S. y Penas, A. (2011b). Worldwide bioclimatic classification system. Global Geobotany, 1, 1-638.
- Robledo, J.J. Navascués, M., González, S. y Gil, L. (2009). Introgresión genética en las poblaciones relictas de *Pinus sylvestris* L. var. *nevadensis* del Parque Nacional de Sierra Nevada. Proyectos de investigación en parques nacionales: 2008- 2008 (97–105). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente.
- Rodríguez-Lozano, P., Rieradevall, M. y Prat, N. (2016). Top predator absence enhances leaf breakdown in an intermittent stream. Science of the Total Environment, 572, 1123–1131.
- Rodríguez-Martínez, J. (2018). Presiones humanas, impactos ecológicos y respuestas sociales. Relaciones entre hombre y naturaleza. Ediciones Pirámide (Grupo Anaya).
- Rodríguez, R. (Ed.) (2017). Parque Nacional de Sierra Nevada. Guía geológica. Madrid: IGME/OAPN.
- Rojas Clemente, S. (2002). Viaje a Andalucía: “Historia natural del Reino de Granada”(1804-1809). Griselda Bonet Girabet.
- Rojo, L. et al. (2011). Evaluación sistemática de los efectos sobre el suelo de las repoblaciones forestales aplicadas para la lucha contra la desertificación en las cuencas del Adra y Guadalfeo. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.
- Romero, A.T. (2011). *Secale* L. In: Blanca, G. et al. (Eds.), Flora Vascular de Andalucía Oriental (2ª edición corregida y aumentada) (pp. 291-292). Sevilla: Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Romero, J.M., González-Tejero, M.R. y Molero Mesa, J. (2011). Biodiversidad Agrícola. Variedades locales en la alpujarra granadina. Metode, 72, 87–92.
- Ronikier, M., Schneeweiss, G.M. y Schönschwetter, P. (2012). The extreme disjunction between Beringia and Europe in *Ranunculus glacialis* s. l. (Ranunculaceae) does not coincide with the deepest genetic split – a

- story of the importance of temperate mountain ranges in arctic-alpine phylogeography. *Molecular Ecology*, 21, 5561–5578.
- Rosenbaum, G., Lister, G. y Duboz, C. (2002). Reconstruction of the tectonic evolution of the western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer*, 8, 107–130.
- Running S.W., Thornton P.E., Nemani R.R. y Glassy J.M. (2000). Global Terrestrial Gross and Net Primary Productivity from the Earth Observing System. In: Sala, O.E., Jackson, R.B., Mooney, H.A. y Howarth R.W. (Eds.), *Methods in Ecosystem Science* (pp. 44–57). SpringerVerlag, New York.
- Sáinz-Bariáin, M. et al. (2016). Effects of climate change in Mediterranean high mountain Trichoptera over a 20-year period. *Aquatic Sciences*, 78, 669–682.
- Sáinz-Ollero, H. y Hernández-Bermejo, J.E. (1985). Sectorización fitogeográfica de la península ibérica e islas Baleares: la contribución de su endemoflora como criterio de semejanza. *Candollea*, 40, 485–508.
- Salafsky, N. et al. (2008). A Standard Lexicon for Biodiversity Conservation : Unified Classifications of Threats and Actions. *Conservation Biology*, 22, 897–911.
- Salazar, C. (1996). Estudio fitosociológico de la vegetación riparia andaluza (Provincia Bética): Cuenca del Guadiana Menor. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Jaén.
- Salazar, C. (2005). Medidas y técnicas de conservación in situ. In: Cabezudo, B. et al., *Lista Roja de la Flora Vascular de Andalucía* (pp. 18–22). Sevilla: Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Salazar, C. y Valle, F. (2019). Las formaciones vegetales de Sierra Nevada y su conservación. In: Peñas, J. y Lorite, J. (Eds.), *Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Salazar, C. y Valle, F. (Eds.) (2005). Modelos de restauración forestal. Volumen IV. Modelos de gestión de la vegetación. Series de vegetación edafohigrófila de Andalucía. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Salmerón-Sánchez, E. et al. (2014a). Ecology, genetic diversity and phylogeography of the Iberian endemic plant *Jurinea pinnata* (Lag.) DC. (Compositae) on two special edaphic substrates: dolomite and gypsum. *Plant and Soil*, 374(1–2), 233–250.
- Salmerón-Sánchez, E. et al. (2014b). Variability, genetic structure and phylogeography of the dolomitophilous species *Convolvulus boissieri* (Convolvulaceae) in the Baetic ranges, inferred from AFLPs, plastid DNA and ITS sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 176(4), 506–523.

-
- Sánchez Castillo, P., Linares Cuesta J.E. y Fernández Moreno, D. (2008). Changes in epilithic diatom assemblages in a mediterranean high mountain lake (Laguna de la Caldera, Sierra Nevada) after a period of drought. *Journal of Limnology*, 67, 49–55.
- Sánchez Castillo, P.M. (1984). Estudio ficológico de la vegetación reófila de Sierra Nevada (Granada). *Limnetica*, 1, 136–140.
- Sánchez Castillo, P.M. (1988). Algas de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España). *Acta Botanica Malacitana*, 13, 21–52.
- Sánchez Castillo, P.M. y J. De La Rosa Álamos (1993). Lorica structure and variability in *Trachelomonas tuberculata* Middelh. var. *nevadensis* Sánchez et de la Rosa var. nova (Euglenophyceae). *Nova Hedwigia*, 57 (3-4), 409–416.
- Sánchez Castillo, P.M., Cruz Pizarro, L. y Carrillo, P. (1987). Caracterización del fitoplancton de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España) en relación con las características físico químicas del medio. *Limnetica*, 5, 37–50.
- Sand-Jensen, K. y Pedersen, O. (1994). Photosynthesis by symbiotic algae in the freshwater sponge, *Spongilla lacustris*. *Limnology and Oceanography*, 39, 551–561.
- Sanders, N.J. y Rahbek, C. (2012). The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 35, 1–3.
- Sandoval, A. y Donat, J. (2006). A tus plantas Alpujarra. Asociación de Mujeres de Órgiva.
- Sang, T., Crawford, D.J. y Stuessy, T.F. (1997). Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany*, 84(9), 1120–1136.
- Santamaría, S., Galeano, J., Pastor, J.M. y Méndez, M. (2014). Robustness of alpine pollination networks: effects of network structure and consequences for endemic plants. *Arctic, antarctic, and alpine research*, 46(3), 568–580.
- Sanz, M., Schönswetter, P., Vallés, J. y Vilatersana, R. (2017). Glacial survival in and recent long-distance dispersal to the Iberian Mountains: the phylogeographic history of *Artemisia umbelliformis* (Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183(4), 587–599.
- Schönswetter, P. & Tribsch, A. (2005). Vicariance and dispersal in the alpine perennial *Bupleurum stellatum* L. (Apiaceae). *Taxon*, 54, 725–732.
- Schumacker, R. y Martiny, P. (1995). Threatened bryophytes in Europe including Macaronesia. In: *European Committee for Conservation of Bryophytes (Ed.), Red Data Book of European Bryophytes* (pp. 29–193). Trondheim: University of Trondheim.

- Sencer, H. A. y Hawkes, J.G. (1980). On the origin of cultivated rye. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13(4), 299–313.
- Serrano López-Hermoso, R. y Vera Guglieri, F. (1835). *Tratado Elemental de Materia Farmacéutica Vegetal (Farmacognosia)*. Granada: Tip. Lit. Paulino V. Traveset.
- Shaffer, M.L. (1981). Minimum Population Sizes for Species Conservation. *BioScience*, 31, 131–134.
- Sharma, N. y A.K. Rai. (2011). Biodiversity and Biogeography of microalgae: progress and pitfalls. *Environmental Reviews*, 19, 1–15.
- Silvertown, J. (2015). Have ecosystem services been oversold? *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 641–648.
- Simón-Porcar, V.I. et al. (2018). Using floristics, modern systematics and phylogenetics for disentangling biodiversity hotspots across scales: A mediterranean case study. *Plant Biosystems*, 152, 1293–1310.
- Simón, M., et al. (1994). Configuraciones ordenadas en la alta montaña mediterránea (Sierra Nevada. Granada). En: Arnáez, J., García, J.M., Gómez, A. (Eds.), *Geomorfología en España* (pp. 253-264). Logroño: Sociedad Española de Geomorfología.
- Sinclair, W.T., Norman, J.D. y Ennos, R.A. (1999). The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*, 8, 83–88.
- Skidmore A.K., et al. (2015). Environmental science: Agree on biodiversity metrics to track from space. *Nature*, 523 (7561), 403.
- Soininen, J., Jamouneau, A., Rosebery, J. y Passy, S. (2016). Global patterns and drivers of species and trait composition in diatoms. *Global Ecology and Biogeography*, 25(8), 940–950.
- Somers, M.J. y Hayward, M.W. (2012). Fencing for conservation: Restriction of evolutionary potential or a riposte to threatening processes? Elsevier Ltd.
- Soranzo, N., Alia, R., Provan, J. y Powell, W. (2000). Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology*, 9, 1205–1211.
- Sorre, M. (1932). Nomadisme agricole et trashumance dans la Sierra Nevada. *Annales de Géographie*, 41, 301-305.
- Sosa, P.A. et al. (2014). Reproductive strategy and ploidy determine the genetic variability of *Sorbus aria*. *Tree Genetics & Genomes*, 10, 679–688.
- Soulé, M. (2013). The “New Conservation”. *Conservation Biology*, 27, 895–897.
- Soulé, M.E. y Wilcox, B.A. (1980). *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates.

-
- Spector, S. (2002). Biogeographic crossroads as priority areas for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 16(6), 1480–1487.
- Spehn, E.M., Messerli, B. y Körner, Ch. (2002). A global assessment of mountain biodiversity: synthesis. In: Körner Ch. y Spehn, E. (Eds.), *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*. London: CPL Scientific Publishing Services Limited.
- Steffen, W. et al. (2015). Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*, 347, 1259855.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O. y Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review*, 2(1), 81–98.
- Steinbauer, M.J. et al. (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*, 556, 231–234.
- Steinbauer, M.J., Otto, R., Naranjo-Cigala, A., Beierkuhnlein, C. y Fernández-Palacios, J.M. (2012). Increase of island endemism with altitude – speciation processes on oceanic islands. *Ecography*, 35, 23–32.
- Stephenson N.L. (1990). Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *The American Naturalist*, 135, 649–670.
- Suárez-Santiago, V.N., et al. (2007a). Polyploidy, the major speciation mechanism in *Muscari* subgenus *Botryanthus* in the Iberian Peninsula. *Taxon*, 56(4), 1171–1184.
- Suárez-Santiago, V.N., et al. (2007b). Reticulate evolution in the *Acrolophus* subgroup (*Centaurea* L., Compositae) from the western Mediterranean: Origin and diversification of section *Willkommia* Blanca. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 156–172.
- Suárez-Santiago, V.N., Blanca, G., Ruiz-Rejón, M. y Garrido-Ramos, M.A. (2007c). Satellite-DNA evolutionary patterns under a complex evolutionary scenario: The case of *Acrolophus* subgroup (*Centaurea* L., Compositae) from the western Mediterranean. *Gene*, 404, 80–92.
- Suárez-Santiago, V.N. y Jiménez Martínez, J.F. (2019). Origen y evolución de la flora vascular de Sierra Nevada: una perspectiva molecular. In: Peñas, J. y Lorite, J. (Eds.), *Biología de la Conservación de plantas en Sierra Nevada. Principios y retos para su preservación*. Granada: Editorial Universidad de Granada.
- Svenning, J.C. (2003). Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, 6, 646–653.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. y Cosson, J.F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7, 453–464.

- Takhtajan, A. (1986). *Floristic regions of the world*. Berkeley: University of California Press.
- Tallis, H. y Lubchenco, J. (2014). Working together: A call for inclusive conservation. *Nature*, 515 (7525), 27–28.
- Tallis, H. y Polasky, S. (2011). Assessing multiple ecosystem services: an integrated tool for the real world: *Theory and Practice of Mapping Ecosystem Services*. In: Kareiva, P. et al. (Eds.), *Natural Capital: Theory and Practice of Mapping Ecosystem Services*. Oxford University Press.
- Tardío, J. et al. (Eds.) (2018). *Inventario Español de los Conocimientos Tradicionales relativos a la Biodiversidad Agrícola. Volumen 1*. Madrid: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Thompson, J.D. (2005). *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press.
- Thuiller, W. et al. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102(23), 8245–8250.
- Tierno de Figueroa, J. et al. (2013). Freshwater biodiversity in the rivers of the Mediterranean Basin. *Hydrobiologia*, 719, 137–186.
- Tierno de Figueroa, J.M., López-Rodríguez, M.J. y Luzón-Ortega, J.M. (2013). Los Plecópteros (Plecoptera). In: Ruano, F., Tierno de Figueroa, J.M. y Tinaut, A. (Eds.). *Los insectos de Sierra Nevada. 200 años de historia* (pp. 127–138). Asociación española de Entomología.
- Titos Martínez, M. (1990). *La aventura de Sierra Nevada (1717-1915)*. Granada: Serv. Publ. Univ. Granada.
- Titos Martínez, M. (1991). *Textos primitivos sobre Sierra Nevada (1754-1838)*. Granada: Caja General de Ahorros de Granada.
- Titos Martínez, M. (1997). *Sierra Nevada: una gran historia*. Granada: Universidad de Granada, Cetursa Sierra Nevada S.A. y Sogefinsa.
- Titos Martínez, M. (2006). *La Universidad de Granada y Sierra Nevada*. *Acta Granatense*, 4-5, 123-138.
- Titos Martínez, M. (2014). *Los neveros de Sierra Nevada. Historia, Industria y Tradición*. Madrid: Organismo Autónomo de Parques Nacionales.
- Torres Palomo, M.P. (1967). Sierra Nevada en los escritores árabes. *Miscelánea de estudios árabes y hebraicos. Sección Árabe-Islam*, 16, 57–58.
- Tucker, C.M., et al. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92, 698–715.
- Tüxen, R. (1956). Die heutige potentielle natñrlche Vegetation als Gegenstand für Vegetationskartierung - *Angew. Pflanzensoziologie* 13.

-
- Tüxen, R. y Oberdorfer, E. (1958). Die Pflanzenwelt Spanien (II Teil): Eurobische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens. Zurich: Veröfl. Geobot. Inst. Rubel. 32.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. y Wardle, D.A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 1351–1363.
- United States Department of Agriculture (USDA) (2014). Keys to Soil Taxonomy. USDA and Natural Resources Conservation Service (NRCS). 12ª Ed.
- Uresti, D. (2017). Caracterización del aerosol biogénico en la campaña SLOPE II en Sierra Nevada, España. Trabajo de Fin de Master. Máster en Geofísica y Meteorología, Universidad de Granada.
- Uriarte, A. (2003). Historia del Clima de la Tierra. Bilbao: Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco.
- Usher, M.B. (1997). Small populations: Fragmentation, population dynamics and population genetics. In: Tew, et al. (Eds.), *The role of genetics in conserving small populations* (pp. 11–21). Peterborough: Joint Nature Conservation Committee.
- Valdés, B. et al. (Eds.) (2002). Catalogue des plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Valente, L.M., Savolainen, V. y Vargas, P. (2010). Unparalleled rates of species diversification in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1489–1496.
- Valiente-Banuet, A. y Verdú, M. (2013). Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 347–366.
- Valiente-Banuet, A., Vital Rumebe, A., Verdú, M. y Callaway, R.M. (2006). Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103 (45), 16812–16817.
- Valle-Hernández, M. et al. (2003). Interpretación paleoecológica y paleoclimática del tramo superior de la turbera de Padul (Granada, España). *Polen*, 13, 85–95.
- Valle, F. et al. (2003). Mapa de series de vegetación de Andalucía. Madrid: Editorial Rueda.
- Valle, F. (1985). Mapa de las series de vegetación de Sierra Nevada. *Ecología Mediterránea*, 11, 184–199.
- Valle, F. (Ed.) (2004). Modelos de restauración forestal. Volumen II. Series de vegetación. 347 pp. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Valle, F. y Lorite, J. (2001). Vegetación. In: VV.AA., *Parque Nacional de Sierra Nevada* (pp. 75–104). Talavera de la Reina: Canseco Editores.

- Valle, F. y Lorite, J. (Eds.) (2004). Modelos de restauración forestal. Volumen III. Modelos de gestión de la vegetación. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Valle, F. y Lorite, J. (Eds.) (2005). Modelos de restauración forestal. Volumen IV. Modelos de gestión de la vegetación. Anexo cartográfico, 11 Mapas. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Valle, F., Navarro, F.B. y Jiménez Morales, M.N. (Eds.) (2004). Modelos de restauración forestal. Volumen I. Bioclimatología y Biogeografía. Sevilla: Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Valverde, J. (2017). Generalización estructurada: dinámica evolutiva a escala espacial fina en un sistema generalista. PhD thesis. University of Granada.
- Valverde, J., Gómez, J.M. y Perfectti, F. (2016). The temporal dimension in individual-based plant pollination networks. *Oikos*, 125, 468–479.
- Van Andel, T.H. y Tzedakis, P.C. (1996). Palaeolithic landscapes of Europe and environs, 150,000-25,000 years ago: An overview. *Quaternary Science Reviews*, 15, 481–500.
- van Dulmen, A. (2001). Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colombia. In: *Tropical forest canopies: ecology and management* (pp. 73-85). Dordrecht: Springer.
- Vane-Wright, R.I., Humphries, C.J. y Williams P.H. (1991). What to protect?-Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55, 235–254.
- Vanormelingen, P., Verleyen, E. y Vyverman, W. (2008). The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodiversity and Conservation*, 17, 393–405.
- Väre, H., Lampinen, R., Humphries, C. y Williams, P. (2003). Taxonomic Diversity of Vascular Plants in the European Alpine Areas. In: Nagy, L. et al. (Eds.), *Alpine Biodiversity in Europe* (pp. 133-148). Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.
- Vargas, P. (2003). Molecular evidence for multiple diversification patterns of alpine plants in Mediterranean Europe. *Taxon*, 52(3), 463–476.
- Vargas, P. et al. (2013). En búsqueda de áreas de diversidad genética en Sierra Nevada: análisis de plantas y abejas. In: Ramírez, L. y Asensio, B. (Eds.), *Proyectos de investigación en Parques Nacionales 2008-2012* (pp. 123–144). Madrid: MAGRAMA. Organismo autónomo de Parques Nacionales.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. y Chacoff, N.P. (2009). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445–1457.

-
- Vellend, M. (2003). Island biogeography of genes and species. *The American Naturalist*, 162, 358–365.
- Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities*. Monographs in Population Biology. Princeton, USA: Princeton University Press.
- Verlaque, R., Médail, F., Quézel, P. y Babinot, J.F. (1997). Endémisme végétal et paléogéographie dans le bassin méditerranéen. *Geobios*, 21, 159–166.
- Vetaas, O.R. y Grytnes, J.A. (2002). Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 291–301.
- Vilà, M. et al. (2009). Invasive plant integration into native plant–pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1674), 3887–3893.
- Villar-Argáiz, M. et al. (2018). Growth impacts of saharan dust, mineral nutrients, and CO₂ on a planktonic herbivore in southern mediterranean lakes. *Science of the Total Environment*, 639, 118–128.
- Villar-Argáiz, M. et al. (2012). Disentangling food quantity and quality effects in zooplankton response to P-enrichment and UV radiation. *Limnology and Oceanography*, 57, 235–250.
- Villar-Argáiz, M., Medina-Sánchez, J.M., Cruz-Pizarro, L. y Carrillo, P. (2001). Inter- and intra-annual variability in the phytoplankton community of a high mountain lake: the influence of external (atmospheric) and internal (recycled) sources of phosphorus. *Freshwater Biology*, 46, 1017–1034.
- Villarreal, S., et al. (2018). Ecosystem functional diversity and the representativeness of environmental networks across the conterminous United States. *Agricultural and Forest Meteorology*, 262, 423–433.
- Virginia R.A. y Wall D.H. (2001). Ecosystem function, principles of. In: Levin, S.A. *Encyclopedia of Biodiversity*, Volume 2 (pp. 345–352). San Diego: Academic Press.
- Volante, J.N. et al. (2012). Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 154, 12–22.
- VV.AA. (2000). Lista roja de la a flora vascular española (valoración según categorías UICN). *Conservación Vegetal*, 6(extra), 11–38.
- VV.AA. (2009). *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Dirección General de Medio Natural.
- Wagner, W.H. Jr. (1969). The role and taxonomic treatment of hybrids. *Bio-science*, 19, 785–789.
-

- Wagner, W.H. Jr. (1970). Biosystematics and evolutionary noise. *Taxon*, 19, 146–151.
- Walther, G.-R., Beißner, S. y Burga, C.A. (2005). Trends in upward shift of alpine plants. *Journal Vegetation Science*, 16, 541–548.
- Wang Y. y Huang F. (2015). Identification and analysis of ecosystem functional types in the west of Songnen Plain, China, based on moderate resolution imaging spectroradiometer data. *Journal of Applied Remote Sensing*, 9 (1), 096096-096096.
- Warwick, R.M. y Clarke, K.R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 301–305.
- Webb, P.B. (1838). Iter hispaniense or a synopsis of plants collected in the southern provinces of Spain and in Portugal, with geographical remarks, and observations on rare and undescribed species. Paris, Bétlhune and Plon / London: Henry Coxhead.
- Webb, P.B. (1839). *Otia Hispanica seu delectus plantarum rariorum aut nondum rite notarum per Hispanias sponte nascentium*. Paris.
- Webb, P.B. (1853). *Otia Hispanica, seu, Delectus plantarum rariorum aut nondum rite notarum per Hispanias sponte nascentium*. Londini, H. Coxhead. Parisiis: Brockhaus et Avenarius.
- Webb, C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Whitaker, R.J., Grogan, D. y Taylor J.W. (2003). Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic Archaea. *Science*, 301, 976–978.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. y Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453–470.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag. New York.
- Willkomm, H.M. y Lange, J. (1861-1880). *Prodromus florae Hispanicae seu synopsis methodica omnium plantarum in Hispania sponte nascentium vel frequentius cultarum quae innotuerunt*. I, II & III. Stuttgartiae: Sumtibus E. Schweizerbart (E. Koch).
- Willmanns, O. y Rasbach, H. (1973). Observations on the Pteridophyta of Sao Miguel, Açores. *British Fern Gazette*, 10, 315–329.
- Wilson, M.V. y Schmida, A. (1984). Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72, 1055–1064.
- Winkler, M. et al. (2016). The rich sides of mountain summits- a pan-European view on aspect preferences of alpine plant. *Journal of Biogeography* 43: 2261–2273.

-
- Wohlgemuth, T. (1998). Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. *Biodiversity and Conservation*, 7, 159–177.
- Zamora-Muñoz, C. et al. (2003). Coevolution in the Slave-Parasite System *Proformica longiseta*-*Rossomyrmex minuchae*. *Sociobiology*, 42(2), 299–317.
- Zamora, R. et al. (2001). Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, 144, 33–42.
- Zamora, R. et al. (2017). Global Change Impact in the Sierra Nevada Long-Term Ecological Research Site (Southern Spain). *Bulletin Ecological Society of America*, 98(2), 157–164.
- Zamora, R. y Matías, L. (2014). Seed dispersers, seeds predators and herbivores act synergistically as habitat shapers in Mediterranean mountains. *PLoS ONE*, 9(9), e107385.
- Zamora, R., Hódar, J.A., Matías, L. y Mendoza, I. (2010). Positive adjacency effects mediated by seed disperser birds in pine plantations. *Ecological Applications*, 20, 1053–1060.
- Zangerl, A.R. et al. (2002). Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 1088–1091.
- Zuloaga, J., Currie, D.J. y Kerr, J.T. (2019). The origins and maintenance of global species endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 28(2), 170–183.

Índice

PRESENTACIONES	7
PRÓLOGO.....	19
INTRODUCCIÓN. Conservación vegetal en Sierra Nevada.....	23
CAPÍTULO 1. Primeros pasos en la conservación vegetal en Sierra Nevada: Historia de la investigación botánica	29
CAPÍTULO 2. Conocer y conservar las algas de Sierra Nevada. Una necesidad científica y una herramienta de control ambiental	41
CAPÍTULO 3. Hacia una designación de «Áreas Importantes para los Briófitos» (IBrA) en Sierra Nevada	53
CAPÍTULO 4. Historia biogeográfica de la flora de Sierra Nevada....	67
CAPÍTULO 5. Fitogeografía de Sierra Nevada e implicaciones para la conservación.....	81
CAPÍTULO 6. Rareza y endemidad de la flora vascular de Sierra Nevada.....	117
CAPÍTULO 7. Origen y evolución de la flora vascular de Sierra Nevada: una perspectiva molecular	133
CAPÍTULO 8. Los suelos de Sierra Nevada, su relación con la litología y la vegetación	173
CAPÍTULO 9. Catálogo Delphi de la flora edafoendémica de los blanquiales dolomíticos béticos: bases para su conocimiento y conservación.....	193
CAPÍTULO 10. Las formaciones vegetales de Sierra Nevada y su conservación.....	211

CAPÍTULO 11. Conservación frente a un nuevo escenario en las comunidades vegetales y tendencias poblacionales...	233
CAPÍTULO 12. Conservación ex-situ e in-situ.....	247
CAPÍTULO 13. Conservación de interacciones ecológicas	289
CAPÍTULO 14. Aerobiología y conservación	311
CAPÍTULO 15. Funcionamiento de la vegetación y diversidad funcional de los ecosistemas de Sierra Nevada.....	325
CAPÍTULO 16. Valores y argumentos para la conservación de la diversidad vegetal de Sierra Nevada	345
CAPÍTULO 17. Conservación de plantas útiles y del conocimiento tradicional	363
CAPÍTULO 18. Tres décadas de gestión para la conservación de la flora nevadense en el Espacio Natural Sierra Nevada.....	381
BIBLIOGRAFÍA GENERAL	397

