

Origen y retos actuales de la diversidad vegetal en las sierras Béticas, un área de diversidad de importancia global

Francisco I. Pugnaire^{1,*}, Montserrat Arista², José S. Carrión³, Juan A. Devesa⁴, Carlos M. Herrera⁵, Gonzalo Nieto Feliner⁶, Pedro J. Rey⁷, Conchita Alonso⁵

- (1) Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA), CSIC, Carr. Sacramento, s/n, 04120 Almería, España.
- (2) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. C/ Avda. Reina Mercedes, s/n, 41012 Sevilla, España
- (3) Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Murcia. Campus de Espinardo Edificio nº 20, 30100 Murcia, España.
- (4) Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de Córdoba. Campus de Rabanales. 14014 Córdoba, España.
- (5) Estación Biológica de Doñana (EBD), CSIC, Sevilla. C. Américo Vespucio, s/n, 41092 Sevilla, España.
- (6) Real Jardín Botánico (RJB), CSIC, Madrid. C. Claudio Moyano, 1, 28014 Madrid, España.
- (7) Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Campus Las Lagunillas s/n, 23071 Jaén, España.

Autor de correspondencia*: Francisco I. Pugnaire [fip@eeza.csic.es]

> Recibido el 16 de noviembre de 2023 - Aceptado el 14 de febrero de 2024

Cómo citar: Pugnaire, F.I., Arista, M., Carrión, J.S., Devesa, J.A., Herrera, C.M., Nieto Feliner, G., Rey, P.J., Alonso, C. 2024. Origen y retos actuales de la diversidad vegetal en las sierras Béticas, un área de diversidad de importancia global. *Ecosistemas* 33(1): 2676. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2676>

Origen y retos actuales de la diversidad vegetal en las sierras Béticas, un área de diversidad de importancia global

Resumen: Las sierras Béticas, con una extensión inferior al 8% de la Península ibérica, contienen el 45% de su flora. Hay casos como el de Sierra Nevada, que representando sólo el 0,4% de la superficie peninsular, contiene el 25% de su flora, alcanzando en las cumbres un 30-40% de endemismos. Con una aproximación multidisciplinar, abordamos la dimensión de la diversidad biológica que albergan, los mecanismos y procesos que la han originado y sustentado y qué amenazas afectan a esta concentración regional tan elevada de biodiversidad.

Palabras clave: diversidad vegetal; interacciones biológicas; paleoecología; procesos evolutivos; perturbaciones

Origin and challenges of plant diversity in the Betic ranges, a global biodiversity hotspot

Abstract: The Betic ranges, with an area of less than 8% of the Iberian Peninsula, contain 45% of its flora. There are cases such as the Sierra Nevada range, which represents only 0.4% of the peninsular surface but contains 25% of its flora, reaching 30-40% endemism in the summits. With a multidisciplinary approach, we address the dimension of the biological diversity they host, the mechanisms and processes that originated and sustained it, and the threats affecting this biodiversity hotspot.

Keywords: biological interactions; disturbance; plant diversity; paleoecology; evolutionary processes

Introducción

Las sierras Béticas, situadas en el sureste de la Península Ibérica, albergan una rica diversidad vegetal debido a los diversos factores históricos y ecológicos que la afectan, y que incluyen una gran variedad climática, edáfica y altitudinal (Mota et al. 2002; Molina-Venegas et al. 2017). Estas sierras ya fueron identificadas como un punto de elevada biodiversidad dentro de una zona más amplia constituida por la Cuenca Mediterránea (Médail y Quézel 1997; Fig. 1). Aunque tectónicamente se extienden desde el Estrecho de Gibraltar hasta la provincia de Valencia e incluso las islas Baleares (el complejo Bético-Rifeño), es en Andalucía donde presentan una mayor heterogeneidad ambiental y donde se desarrolla una enorme variedad de tipos de vegetación.

Esta elevada heterogeneidad paisajística y geológica, unida a la inestabilidad tectónica, ha hecho de las sierras Béticas un escenario muy activo y propicio para los procesos de aparición y refugio de especies vegetales. Cabe señalar la alta proporción de especies endémicas (Blanca et al. 1998; Devesa y Martínez-Sagarra 2023), buena parte asociadas a sustratos especiales, que contribuye a la singularidad y riqueza de estas montañas (Mota et al. 2002; Molina-Venegas et al. 2017; Buira et al. 2020). En este artículo presentamos una síntesis simplificada de los factores históricos y ecológicos que han contribuido a la riqueza vegetal que actualmente albergan las sierras Béticas y reseñamos las principales amenazas a las que se enfrentan en este momento, resultado del cambio climático y la intensificación de la actividad humana en la región.



Figura 1. Zonas de alta diversidad vegetal en la cuenca Mediterránea. Tomado de Médail y Quézel (1997). Con permiso de Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO.

Figure 1. Areas of high plant diversity in the Mediterranean basin. Taken from Médail and Quézel (1997). With permission from Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO.

Diversidad vegetal de las sierras Béticas en el contexto andaluz

Para una mejor perspectiva de la diversidad vegetal Bética, resulta conveniente situarla en su contexto regional. Andalucía posee una flora vascular integrada por no menos de 4091 especies (Cueto et al. 2018), si bien desde entonces han sido detectados en el territorio taxones antes no reconocidos y se han descrito otros nuevos. Estos datos revelan que Andalucía posee la mayor diversidad de plantas vasculares de la España peninsular —cuya flora se estima en unas 6176 especies— y comprende casi el 64% de aquella. Además de esta notable riqueza florística, Andalucía cuenta con un alto número de endemismos peninsulares e ibero-marroquíes. Es difícil sin embargo establecer cuántos endemismos estrictamente andaluces habitan en el territorio, pues son muchos los cambios habidos respecto a anteriores aproximaciones, unas veces porque la información corológica ha acabado excluyendo algunos taxones inicialmente considerados como endémicos y otras veces porque, al restringirse al territorio andaluz, se excluyen taxones cuya distribución se extiende al noroeste de Marruecos. De acuerdo con los datos disponibles en la actualidad, los endemismos vasculares estrictamente endémicos de Andalucía ascienden a 364 especies (Devesa y Martínez-Sagarra 2023) y son 3 los géneros endémicos del territorio: *Hymenostemma* (Kunze) Kunze ex Willk., *Rothmaleria* Font Quer (ambos Asteraceae), y *Gadoria* Güemes y Mota (Plantaginaceae) —un cuarto, *Castrilanthemum* Vogt y Oberpr. (Asteraceae), siendo Bético, trasciende mínimamente los límites políticos de Andalucía—, un número muy elevado que supone casi el 22 % del total de los existentes en la Península Ibérica (Devesa y Martínez-Sagarra 2023). De los taxones endémicos estrictamente andaluces recogidos por Devesa y Martínez-Sagarra (364 especies, 395 taxones), tan solo 54 están recogidos en la *Red List of Threatened Species* de la UICN (IUCN 2023). En el Catálogo Andaluz de Especies Amenazadas (Decreto 23/2012 de 14 de febrero, BOJA de 27 de marzo (Junta de Andalucía 2012)), que considera toda la diversidad existente, se indican 183 taxones en peligro de extinción y vulnerables, incluyendo 13 Pteridofitas, 2 Gimnospermas y 168 Angiospermas.

Las sierras Béticas contribuyen de manera muy destacada a esta gran diversidad vegetal de Andalucía, particularmente en lo que se refiere a los endemismos, si bien sus patrones de distribución son aún poco conocidos debido sobre todo a problemas de escala y nivel de detalle (Molina Venegas et al. 2017; Buira et al. 2020). Existe un conocimiento relativamente bueno de la presencia de plantas endémicas en algunas zonas, lo que ha permitido identificar puntos de elevada biodiversidad en áreas como Sierra Nevada-Filabres, Trevenque-Almijara, Cazorla o Ronda (Lorite et al. 2007; Cañadas et al. 2014). Sin embargo, existe poca información sobre patrones espaciales a escala más fina, por lo que iniciativas como el portal web FLORAND (<https://servicio.us.es/florand/>), que muestra la distribución de las plantas en cuadrículas de distinto tamaño (hasta una escala de 5x5 km) y proporciona la información disponible para cada taxón, son especialmente útiles. Estos instrumentos facilitarán el desarrollo de modelos predictivos, identificando los factores implicados en la distribución de especies (ej., Palmer et al. 2002) y son fundamentales para la gestión de la conservación cuando los recursos son limitados (Ferrier 2002).

El núcleo de las sierras Béticas, con predominio de materiales calcáreos, pero también con importantes afloramientos ácidos (p. ej., en las partes más elevadas de Sierra Nevada y Sierra de los Filabres) y ultrabásicos (p. ej., en la Serranía de Ronda), incluye las sierras más ricas en endemismos (Fig. 2). En las sierras Béticas de Algeciras y del Aljibe, las más occidentales, la naturaleza ácida de sus suelos ha condicionado mucho su flora y vegetación y, junto a sus características climáticas, han propiciado la existencia de algunos endemismos singulares [por ejemplo, *Bellis cordifolia* (Kunze) Willk., *Biscutella lyrata* L., *Carduus santacreui* (Devesa y Talavera) Devesa, *Centaurea molesworthiae* E. López, Devesa y García Rojas] así como la pervivencia de algunos relictos de la flora terciaria. En las sierras Béticas sudorientales (p. ej., Alhamilla, Cabo de Gata, Cabrera) es la aridez del clima lo que condiciona la vegetación, a la vez que propicia la existencia de endemismos singulares adaptados a las condiciones imperantes, como *Antirrhinum charidemi* Lange. Entre las sierras calcáreas que albergan mayor número de endemismos andaluces cabe destacar la Serranía de Ronda, las sierras de Tejeda y de Almijara, las de Cazorla y Segura y, sobre todo, Sierra Nevada —calcárea en su tramo inferior y medio—, que alberga ella sola más del 50% de la flora andaluza y la mayor concentración de endemismos (más de 100) a nivel peninsular y europeo. En resumen, la flora de Andalucía y en particular la de las sierras Béticas destaca en la Península Ibérica no solo por su alta diversidad sino también por el alto número de endemismos que le son propios.



Figura 2. Las sierras Béticas albergan un elevado número de endemismos, entre los que destaca el pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss.), que forma masas forestales en la Serranía de Ronda (Málaga). Foto: F.I. Pugnaire.

Figure 2. The Betic ranges are home to a high number of endemisms, among which the Spanish fir (*Abies pinsapo* Boiss.) stands out, forming forests in the Serranía de Ronda (Málaga). Photo credit: F.I. Pugnaire.

Origen histórico de la diversidad: los registros palinológicos

Desde una perspectiva temporal, se pueden definir cuatro hitos cruciales en la evolución de la flora y vegetación de las sierras Béticas. En primer lugar, el contacto mesozoico entre Eurasia y Norteamérica, que en algunos puntos se prolongó hasta finales del Paleoceno, hace unos 60 millones de años, y que ha significado la existencia de un buen número de géneros comunes entre Norteamérica y el Mediterráneo europeo (Carrión 2002). El segundo hito histórico ocurrió en el Mioceno, un período que incluye fases con grandes áreas emergidas y estrecho contacto ibero-africano alternando con otras en las que, por ejemplo, el actual extremo sureste de la Península Ibérica vino a ser un mar salpicado de pequeñas islas. Esta configuración geográfica indujo el aislamiento de numerosas comunidades vegetales y, eventualmente, la formación de nuevas especies. El tercer período de relevancia es el Plioceno, durante el cual se dieron crisis climáticas episódicas, acentuándose los veranos cálidos y secos, la aridez general y cierto enfriamiento episódico. Esta serie de procesos, que culminaría con las denominadas "glaciaciones cuaternarias", suponen la desaparición progresiva de especies termófilas del continente europeo y la expansión de formaciones xerófilas. El cuarto hito en la configuración de la vegetación mediterránea se relaciona con los cambios climáticos y biogeográficos que tuvieron lugar en el Cuaternario (Carrión et al. 2022b). Es precisamente ese momento el que definió la diversidad vegetal actual de las sierras Béticas, sobre todo por la extraordinaria supervivencia de taxones meso-termófilos, algunos de origen terciario, durante las fases climáticas que suponen su extinción en otras regiones de Europa. En las formaciones del Pleistoceno, probablemente en un marco espacial relativamente reducido, coexistieron comunidades vegetales de afinidad climática muy diversa, desde pinares de alta montaña hasta matorrales y formaciones herbáceas termo-xerofíticas con elementos ibero-norteafricanos, asociaciones de especies de ribera, bosques mixtos con abundancia de planifolios y bosques dominados por quercíneas, típicos del ambiente mediterráneo con sequía estival. Los pisos de vegetación debieron estar más próximos entre sí que en la actualidad, y la dependencia del sustrato (y del agua freática) debió ser muy marcada en las fases más áridas (Altolaguirre et al. 2019; Ochando et al. 2022).

En las sierras Béticas se observan pautas de respuesta al cambio climático que pueden ocurrir en centurias, o incluso décadas, mostrando una capacidad de las comunidades vegetales para desplazarse altitudinalmente que es de importancia capital para evitar la extinción local y regional de especies. Se ve bien en la Sierra de Segura y en Sierra Nevada (Carrión et al. 2001; Carrión 2002; Jiménez-Moreno et al. 2023), donde los cambios de temperatura habrían inducido desplazamientos altitudinales de los pisos de vegetación y, así, las fases de pinar en el oromediterráneo coincidirían con las expansiones de bosques de robles y encinas en los pisos supra- y meso-mediterráneo. Hay también evidencias de una aridificación creciente que habría comenzado hace aproximadamente 5000 años.

Además, en algunas situaciones el fuego es el condicionante primordial de la composición, estructura y respuesta de las comunidades vegetales a los cambios ambientales, con independencia de que su magnitud espacial y recurrencia estén o no determinadas por el régimen climático. También el fuego y, más tarde, el pastoreo, aparecen como elementos contingentes en la evolución de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno en sierras como Baza o Gádor, donde hubo una elevada diversidad de especies leñosas con bosques locales de pino (*Pinus nigra* subsp. *salzmanni*) y roble (*Quercus faginea* Lam.), acompañados de especies planifolias como alisos, fresnos o avellanos junto a numerosos elementos termófilos que alcanzaban cotas superiores a las actuales (como *Chamaerops* L., *Myrtus* L., *Olea* L., *Phillyrea* L., o *Pistacia* L.). El tipo forestal cambia a raíz de dos modificaciones importantes en la frecuencia de incendios, primero hacia la dominancia de un tipo de *Quercus* perennifolio y después hacia la instalación de un pinar abierto con mayor abundancia de gramíneas y especies espinosas y una mayor presión de consumo por herbívoros (Carrión et al. 2007). La acción del hombre durante los últimos milenios es un elemento crítico de perturbación, determinante de cambios en las especies dominantes, de la disminución de la diversidad vegetal y de la cobertura arbórea (Carrión 2002).

Cabe señalar que la mayor parte de la información paleobotánica sobre las sierras Béticas se basa en análisis polínicos y antracológicos (de carbón), y en pocas ocasiones de restos vegetales (Carrión 2002; Carrión et al. 2022a). La gran debilidad de estos estudios es la dificultad de identificar las especies herbáceas, por lo que las estimas de paleo-biodiversidad están sesgadas a favor de las especies leñosas y de dispersión polínica por el viento. Algunos estudios en yacimientos arqueológicos y en coprolitos corrigen parcialmente el sesgo hacia las especies zoócoras, pero las especies herbáceas siguen infravaloradas ya que en el registro fósil se limitan al nivel de familia, subfamilia o tribu.

Procesos evolutivos en los linajes de las sierras Béticas

A nivel de especie, lo que cada una es hoy en día no es más que una fotografía instantánea de su propia historia, consecuencia de cómo ha evolucionado su linaje hasta el momento actual. Esta evolución se compone de procesos que sólo podemos inferir utilizando las huellas que han dejado en su biología (morfología, fisiología) y en sus genomas, así como en los fósiles. Pero los fósiles son muy escasos en plantas y las huellas en los genomas muy lábiles debido a su dinamismo a lo largo del tiempo. A pesar de ello, las nuevas herramientas de secuenciación masiva son la mejor oportunidad que hemos tenido nunca de acceder a la información que esconden los genomas sobre los procesos evolutivos que han generado la diversidad actual (Pont et al. 2019).

La tasa de diversificación de especies refleja el balance neto entre la tasa de especiación y la tasa de extinción. Cuanto mayor es la primera y menor la segunda en un linaje o territorio, más ricos en especies serán estos. Para explicar la riqueza en especies de un territorio, tradicionalmente se ha hablado de dos modelos (Stebbins 1974). El modelo ‘cuna’ es aquel en el que muchas especies se han generado en el territorio, mientras que en el modelo ‘museo’ la riqueza se debe a que muchas especies que se han generado en otros territorios se han acumulado en ese punto. La diversidad de especies y linajes en las sierras Béticas se debe a una combinación favorable de estos dos procesos además de otros factores (Nieto Feliner 2014).

El efecto museo habría influido en la biodiversidad de las sierras Béticas sobre todo a través de los refugios que proporcionó la región a plantas sensibles al frío durante los períodos glaciares de los últimos 2.5 millones de años, como hemos comentado (Hewitt 2004). Las plantas, aunque más lentamente que los animales, también buscaron su óptimo climático migrando hacia latitudes más meridionales durante los máximos glaciares. La Península Ibérica en su conjunto se estima que albergó múltiples refugios de este tipo, lo mismo que las otras dos penínsulas del sur de Europa (Médail y Diadema 2009; Nieto Feliner 2011), pero en Andalucía se maximizó el efecto de refugio debido a su latitud y orografía. Esta última, la orografía, explica cómo los períodos glaciares no sólo afectaron a las plantas sensibles al frío. Las plantas alpinas siguieron una dinámica inversa, refugiándose —y reduciendo sus áreas— en pisos altos de montaña durante los más cálidos períodos interglaciares. Estos movimientos ayudan a entender que Sierra Nevada tenga un elevadísimo porcentaje de especies endémicas (30 – 40%) en sus partes más elevadas.

Otro factor coadyuvante a la riqueza de linajes béticos que encajaría en el modelo de museo, y que también se traduce en dinamismo de las áreas de distribución a lo largo del tiempo, es la ubicación de Andalucía en una encrucijada biogeográfica. Ello ha permitido que la biodiversidad de las sierras Béticas se enriqueciera también con especies africanas. En este sentido, se ha demostrado que la región del Estrecho de Gibraltar, donde el paso e intercambio de especies ibéricas y africanas es más fácil y ha sido más importante, debe parte de su riqueza y singularidad botánica a dicho intercambio y acumulación (Rodríguez-Sánchez et al. 2008).

¿Cómo contribuyó el componente “cuna” a la biodiversidad de las sierras Béticas? Esta región también fue muy fértil en cuanto a la formación de nuevas especies.

La variada orografía, con abundantes sistemas montañosos atravesados por importantes valles, proporcionó un paisaje en mosaico, con abundancia de hábitats diferentes, más o menos aislados, en un espacio reducido. Esto se aplica no solo a la situación actual sino también a condiciones pretéritas. Por ejemplo, como se ha señalado arriba, durante el Mioceno parte de las actuales sierras Béticas orientales fueron sistemas insulares aislados por el mar. Esta estructura del paisaje es particularmente propicia para que algunas de las poblaciones aisladas pudieran completar su diferenciación hasta desembocar en una nueva especie. Como se ha indicado anteriormente, la presencia de sustratos muy diferentes y algunos de ellos muy selectivos para el crecimiento de las plantas, como yesos, dolomías o peridotitas, es también un componente importante de este mosaico de paisaje. La adaptación y el aislamiento de quienes sobrevivieron en ellos condujo a veces a la formación de nuevas especies, que hoy vemos como endemismos estrictos de tales sustratos. El paisaje en mosaico pudo favorecer la especiación alopátrica, consecuencia de la acumulación de barreras reproductivas y diferencias entre poblaciones aisladas. La riqueza de hábitats también fue un caldo de cultivo para la especiación ecológica, que tiene lugar cuando la adaptación a un ambiente diferente es

la causa del aislamiento reproductivo entre poblaciones que divergen (Thompson et al. 2005). Todos estos factores, actuando combinadamente, han favorecido que las sierras béticas representen un ejemplo sobresaliente de la riqueza en endemismos de área reducida, que es característico de toda la Cuenca Mediterránea (Thompson 2005).

La disponibilidad de refugios durante los períodos más adversos del Pleistoceno no solo contribuyó a la preservación de especies que desaparecieron en otras latitudes (Hewitt 2004; Nieto Feliner 2011). Adicionalmente, los refugios béticos funcionaron como crisoles, enclaves donde se produjo el contacto secundario de poblaciones que habían estado separadas geográficamente durante los períodos interglaciares y no habían alcanzado aislamiento reproductivo suficiente (Petit et al. 2003). Como resultado de este contacto se produjeron procesos que pudieron incrementar la diversidad genética, y con ello la supervivencia de las poblaciones, así como espolear la diversificación. Por ejemplo, la hibridación entre poblaciones parcialmente diferenciadas fue en algunos casos motor de adaptación o incluso de especiación (Gutiérrez-Larena et al. 2002; Marques et al. 2018). Esto último ocurrió, sobre todo, cuando la hibridación fue acompañada de poliploidía (duplicación del complemento cromosómico completo), ya que este mecanismo puede representar una vía rápida a la formación de una nueva especie aislada, estabilizada genéticamente y fértil (Soltis et al. 2015; Van de Peer et al. 2017).

Tal vez a caballo entre cuna y museo, la relativa estabilidad ambiental, y específicamente climática, dentro de los refugios probablemente contribuyó a mantener y enriquecer las interacciones ecológicas con comunidades de polinizadores, dispersores, predadores, etc., lo cual pudo a su vez favorecer la diversificación. En suma, desde una perspectiva histórica aplicada a las especies y los linajes, las causas de que las sierras Béticas sean un punto de elevada biodiversidad son probablemente una combinación favorable de elementos abióticos y bióticos que maximizaron la preservación de especies, de la propia región y de otras aledañas, y también la generación de nuevas especies, unido todo ello a la importancia de procesos motores de diversificación derivados de una dinámica biogeográfica muy activa durante los últimos dos millones y medio de años.

Interacciones ecológicas que favorecen la diversidad

El potencial que las relaciones planta-animal, planta-planta y planta-suelo tienen para la evolución y diversificación de las plantas ha despertado curiosidad científica desde los tiempos de Darwin, y en las últimas décadas ha recibido mucha atención (Herrera y Pellmyr 2002; Austin y Ballaré 2014). Hoy se reconoce que estas interacciones son fundamentales en la creación y mantenimiento de la biodiversidad (Cavieres et al. 2014; Valiente-Banuet et al. 2015). Las interacciones de las plantas con polinizadores, herbívoros y dispersantes de semillas frecuentemente constituyen presiones selectivas para las plantas capaces de provocar (i) cambio evolutivo (genético y fenotípico) en las poblaciones, (ii) divergencia de caracteres y diferenciación genética entre poblaciones sujetas a diferentes regímenes de selección, y (iii) especiación y radiación adaptativa, a través de su influencia en procesos como el flujo génico entre poblaciones y el aislamiento reproductivo entre especies incipientes. A continuación, analizamos alguna de las interacciones más importantes desde el punto de vista la diversidad vegetal.

Polinización y diversidad de plantas

En el caso concreto de las interacciones planta-insecto, una de las más beneficiosas para ambos es la polinización, una interacción que ha contribuido a la coevolución y diversificación morfológica de algunos grupos (Armbruster 2014) e influye sobre el ensamblaje de las comunidades vegetales (Moreira-Hernández y Muchhala 2019). En esta interacción se produce un intercambio de comida por movimiento que favorece la reproducción de las plantas y el flujo de genes entre sus poblaciones al tiempo que proporciona un alimento esencial para los insectos en forma de néctar y polen. Este alimento condicionará la supervivencia y fecundidad no solo de miles de especies de insectos sino también de microbios especializados, que encuentran en el néctar su hábitat ideal (Herrera et al. 2009). El efecto que estas comunidades microbianas ejercen sobre las características del néctar afecta al comportamiento de algunos polinizadores y puede tener consecuencias para la calidad de la polinización y el flujo génico, particularmente en especies con comunidades de polinización poco diversas (de Vega et al. 2022).

Datos sobre polinización en sistemas naturales de la Sierra de Cazorla (Fig. 3), una región que acumula más conocimiento sobre estos procesos que ninguna otra en el Mediterráneo (Araque Jiménez 2016), muestran que la mayoría de las plantas son polinizadas por comunidades de insectos que combinan en distinta proporción escarabajos, moscas, mariposas e himenópteros, grupo en el que se incluyen abejas, avispas y hormigas (Herrera 2019, 2020, 2021). Podemos destacar que, aproximadamente, un tercio de las especies de abejas presentes en la Península Ibérica están en la Sierra de Cazorla (Ortiz-Sánchez et al. 2023). La diversidad de polinizadores mejora la calidad de la polinización de especies endémicas en esta región y reduce sus limitantes para la reproducción, facilitando por tanto la persistencia de sus poblaciones (Alonso et al. 2013).

El efecto de la herbivoría

Los efectos de insectos y vertebrados herbívoros sobre la diversidad vegetal son sin duda múltiples y complejos en nuestra región. La especialización de la mayoría de los insectos herbívoros, que ha contribuido evolutivamente a la diversificación de las plantas (Herrera y Pellmyr 2002), dificulta enormemente la generalización sobre los efectos directos e indirectos que larvas y adultos de diferentes órdenes de insectos defoliadores, florívoros y consumidores de frutos y semillas ejercen sobre las poblaciones de plantas (Myers y Safraz 2017). A modo de ejemplo, el éxito de desarrollo de la procesionaria es desigual entre especies de pinos y su impacto sobre los pinares dependerá fundamentalmente de la densidad y estructura de los mismos (Hodar et al. 2002). Por su parte, los grandes herbívoros proporcionan heterogeneidad al paisaje, creando mosaicos de comunidades herbáceas y leñosas, y contribuyen a la dispersión de semillas de muchas de las especies que consumen (Malo y Suárez 1995). Sin embargo, también afectan drásticamente y negativamente a la reproducción y persistencia de muchas especies leñosas (Zamora et al. 2008) como veremos con más detalle en el apartado de amenazas a la diversidad.



Figura 3. El Parque Natural Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas, en la provincia de Jaén, alberga un elevado número de endemismos y concentra el mayor conocimiento sobre las interacciones de las plantas con herbívoros, polinizadores y dispersantes de semillas de todo el Mediterráneo. Foto: F.I. Pugnaire.

Figure 3. The Sierras de Cazorla, Segura and Las Villas Natural Park, in the province of Jaén, is home to a high number of endemisms and concentrates the greatest knowledge on plant interactions with herbivores, pollinators and seed dispersers throughout the Mediterranean. Photo credit: F.I. Pugnaire.

Importancia de los dispersores de semillas

En el Mediterráneo, el 44% de las especies leñosas son de fruto carnoso (Jordano 2014). Las aves frugívoras modelan la vegetación en función de sus preferencias por uno u otro tipo de frutos, en un juego que implica un reemplazamiento estacional de los grupos de frugívoros que interactúan con comunidades vegetales de frutos carnosos en las que los frutos disponibles también cambian estacionalmente (Herrera 1995). Así, entre las especies de aves con un fuerte hábito frugívoro hay especies residentes, migrantes europeas (típicamente invernantes) y migrantes subsaharianas (transitorias de verano-otoño), que actúan complementariamente para facilitar la dispersión de semillas a todo el conjunto de especies productoras de frutos de las sierras Béticas y de la cuenca mediterránea (Herrera 1984). Modificaciones de origen antrópico (por cambio climático, cambios de uso de la tierra, o sobrecaza) de estos grupos de aves frugívoras tienen consecuencias para la dispersión de semillas, y limitan que las plantas puedan desplazarse hacia hábitats y climas más favorables "huyendo del nuevo escenario climático" asistidas por los movimientos de las aves. Por tanto, cómo se ensamblarán y quiénes integrarán las futuras comunidades forestales en las sierras Béticas, y en muchas otras regiones del continente europeo, dependerá de la estructura de la comunidad de aves frugívoras y de que se mantengan sus interacciones con las plantas productoras de frutos (González-Varo et al. 2021; Tarifa et al. 2024).

Los microorganismos del suelo

Las plantas vasculares han sido consideradas a menudo como organismos autónomos cuando, en realidad, albergan una comunidad muy diversa de microorganismos que usualmente le aportan muchos beneficios, como una mayor eficiencia fotosintética, una mejora en el uso de nutrientes, un aumento en el desarrollo de raíces o protección frente a patógenos (Nordgaard et al. 2021). Esta interacción planta-microorganismos del suelo es un componente importante en los mecanismos que median la respuesta de las comunidades vegetales a los cambios ambientales, que con frecuencia comportan procesos de especiación (Hewitt 2004). En la última década ha habido un aumento exponencial de estudios centrados en las interacciones planta-suelo, que generalmente han concluido que las comunidades de microorganismos del suelo determinan la diversidad y composición de las comunidades vegetales (Van der Heijden et al. 2008). También hay evidencia de estos procesos en la región SE peninsular, incluyendo las sierras Béticas y sus zonas más bajas, donde se ha documentado que los microorganismos influyen en la sucesión de las comunidades vegetales (Lozano et al. 2014), determinan el crecimiento y la productividad de las plantas y sus interacciones (Rodríguez-Echeverría et al. 2013; Hortal et al. 2015, 2017; Lozano et al. 2017), la abundancia de especies (Lozano et al. 2020), la disponibilidad y reciclaje de nutrientes (Martínez-García et al. 2017), sobre todo a través de descomposición

de la materia orgánica de las plantas (Pugnaire et al. 2023) y, en última instancia, modulan el funcionamiento de los ecosistemas (Lozano et al. 2014; Pugnaire et al. 2019). Todos estos efectos a nivel de comunidad pueden resultar en procesos de especiación.

Los microorganismos del suelo tienen la capacidad de modificar drásticamente factores como el tiempo de floración o las características funcionales de las plantas (Lau y Lennon 2011; Rodríguez-Echeverría et al. 2013; Fitzpatrick et al. 2019). Recíprocamente, la comunidad microbiana del suelo se ve afectada por la diversidad de plantas y su variabilidad genética (Stultz et al. 2009; Hortal et al. 2015). Por lo tanto, es muy probable que relaciones funcionalmente importantes entre las plantas y sus microbios asociados den como resultado una retroalimentación eco-evolutiva (Angulo et al. 2022) que conduzca a la especiación.

Biodiversidad amenazada

La gran diversidad de plantas e interacciones biológicas que caracterizan de las sierras Béticas está, sin embargo, amenazada a corto plazo. Las amenazas no difieren mucho de lo que se ha identificado como los principales motores del cambio global que contribuyen a la destrucción de hábitats naturales y pérdida de biodiversidad en las últimas décadas: el cambio climático, los cambios de usos del suelo, incluyendo la intensificación agraria y la urbanización, que conllevan la pérdida y fragmentación de hábitats naturales, la deposición de nutrientes y las invasiones biológicas (Sala et al. 2000; IPBES 2019). La mayoría de estos factores actúan tanto a escala local como regional o global, y por su intensidad y velocidad algunos tienen ya un efecto notable en la diversidad de las sierras Béticas.

El cambio climático

La crisis climática y los riesgos derivados del calentamiento de la atmósfera son muy elevados. Por ejemplo, la creciente aridificación en las sierras Béticas se está intensificando como consecuencia de las elevadas temperaturas que se alcanzan junto a la disminución e irregularidad de las precipitaciones, lo que da lugar a que ecosistemas típicamente secos del Mediterráneo rebasen umbrales críticos, pasando de bosques y matorrales arborescentes a estepas semiáridas, y de éstas a zonas desérticas con escasa vegetación (Kéfi et al. 2007; Maestre et al. 2022). Las nuevas condiciones ambientales no sólo ponen a prueba la tolerancia al cambio de las especies vegetales, sino que pueden alterar el balance de las interacciones entre plantas, afectando, entre otros aspectos, al nicho de regeneración de muchas especies. Las interacciones positivas como la facilitación interespecífica, ampliamente documentada en algunas sierras Béticas, como Sierra Nevada (Fig. 4), Filabres o Alhamilla, es un importante mecanismo impulsor de la riqueza de especies a escala macroecológica, que incrementa la diversidad de los ecosistemas con un efecto que aumenta a medida que aumenta el estrés ambiental (Pugnaire et al. 2011; Schöb et al. 2013; Rey et al. 2016). Esto lo consigue expandiendo el nicho realizado de muchas especies de plantas (O'Brien et al. 2018). Además, la facilitación es un mecanismo de salvaguarda de la biodiversidad ante el cambio global (Cavieres et al. 2014) que contribuye a evitar la pérdida de diversidad florística y la desertificación. La facilitación interespecífica parece que es también un factor muy importante como organizador del uso de los polinizadores por parte de las comunidades de plantas, como se ha mostrado recientemente en la sierra de Cazorla (Herrera 2021).



Figura 4. *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* (Bory) Lindberg es una subespecie endémica de Sierra Nevada que ilustra los procesos evolutivos que hacen de las sierras Béticas un punto de diversidad vegetal de importancia global. Foto: J. Vilchez.

Figure 4. *Arenaria tetraquetra* subsp. *amabilis* (Bory) Lindberg is a subspecies endemic to the Sierra Nevada range that illustrates the evolutionary processes that make the Betic mountain ranges a hotspot of plant diversity. Photo credit: J. Vilchez.

El cambio climático está afectando a comunidades particularmente sensibles y ricas en endemismos, como son las regiones alpinas de las sierras Béticas (Pugnaire et al. 2021). Los aumentos de temperatura y la sequía influyen negativamente en la fisiología de las plantas, causando un aumento de la respiración y limitando la fijación de CO₂ en un proceso que puede agotar las reservas de la planta y su capacidad para afrontar eventos de herbivoría o perturbaciones como el fuego, con consecuencias amenazantes para la supervivencia de las plantas y la estructura de la comunidad (Pugnaire et al. 2020).

Como se ha comprobado en sierra Alhamilla, la supervivencia de las plantas y su diversidad están fuerte y positivamente vinculadas a la disponibilidad de agua, ya que a medida que desciende la capa freática en el perfil del suelo las plantas incapaces de seguir en contacto con la zona húmeda desaparecen (Padilla y Pugnaire 2007). En las regiones alpinas, la humedad del suelo está disminuyendo de forma general como consecuencia del cambio climático (Nogués Bravo et al. 2008; Pauli et al. 2012; Sillmann et al. 2013; Lenoir y Svenning 2015), por lo que la capacidad de los suelos para retener agua será un factor importante para la persistencia de las plantas a medida que la aridificación progresa, ya que las variables relacionadas con el balance hídrico se correlacionan con la riqueza de especies en comunidades alpinas de todo el mundo (Cavieres et al. 2014). En general, el cambio climático hará que los pisos de vegetación se desplacen hacia arriba, dejando en las zonas más bajas, cálidas y secas, una vegetación más típica de zonas áridas.

Además, el cambio climático está afectando de muchas otras formas a las comunidades vegetales. Por ejemplo, alterando el tamaño de los polinizadores y, quizá, su función. Datos de los últimos 30 años muestran que el tamaño corporal de las abejas en Cazorla ha disminuido, sobre todo en especies de mayor tamaño, sugiriendo que los efectos del cambio climático sobre el éxito de polinización podrían derivar no sólo de la pérdida de polinizadores sino también de la alteración de sus patrones de movilidad o de la reducción de fertilidad derivada de un menor tamaño en algunos de ellos (Herrera et al. 2023b). Por ejemplo, las especies del género *Andrena*, que vuelan mayoritariamente a finales de invierno y principios de primavera, tienen capacidad para alimentarse a una temperatura corporal mucho más baja que la mayoría de las otras abejas, y rara vez se encuentran alimentándose en flores por encima de 23°C (Herrera et al. 2023a). Por tanto, el período de tiempo adecuado para la alimentación de estas abejas de mediano tamaño se verá reducido substancialmente si continúan subiendo las temperaturas máximas, y muy especialmente si aumenta la frecuencia de días cálidos, con temperaturas superiores a 23-25°C. Esta circunstancia es particularmente preocupante, porque buena parte de las especies de *Andrena* son especialistas y sólo colectan polen de una determinada especie de planta o de un pequeño grupo de especies emparentadas entre sí, por lo que algunas especies con floración temprana podrían ver reducido substancialmente su éxito de polinización y su permanencia en la comunidad a corto o medio plazo.

La actividad humana

En las sierras Béticas tienen particular impacto el cultivo del olivar y la expansión de cultivos bajo plástico. El sur de España constituye el área de mayor extensión mundial del cultivo del olivo, superando en Andalucía los 1.5 millones de ha (Vilar y Pereira 2018). La superficie actual es el resultado de un proceso de expansión sobre zonas forestales a lo largo de décadas que continúa hasta hoy, cuando se está extendiendo por zonas menos aptas para el cultivo, como las áridas y semiáridas de Almería, Granada y Jaén, en las que causan erosión, pérdida de suelos y sobreexplotación de acuíferos (Araque Jiménez 2016; Martínez-Valderrama et al. 2020). Datos recientes muestran grandes pérdidas de la diversidad vegetal por la expansión del olivar, que llevan aparejadas otras pérdidas de biodiversidad, como las que afectan a polinizadores (Martínez Núñez et al. 2019) y aves frugívoras (Rey et al. 2021). La intensificación agrícola da lugar a pérdidas en la diversidad y abundancia de aves frugívoras, lo que disminuye su efectividad como dispersores de semillas y compromete la regeneración natural de los remanentes de bosques y matorrales mediterráneos que aún quedan en los paisajes agrícolas (Rey et al. 2021), así como su conectividad ecológica.

Como ya comentamos anteriormente, las sierras Béticas tienen una larga historia de manejo silvopastoral, con influencias notables sobre la diversidad vegetal. Por eso, el abandono de ciertas prácticas de ganadería extensiva da lugar con frecuencia a procesos de matorralización, que implican un riesgo añadido para algunas especies de plantas propias de la flora de alta montaña a los derivados del incremento de temperaturas por el calentamiento global. Sin embargo, hay que señalar también que el pastoreo afecta negativamente a más de la mitad de las especies recogidas en la Lista Roja de la Flora Vascular de Andalucía (Cabezudo et al. 2005), con diversos grados de amenaza en las categorías IUCN (Tabla 1). En esa obra, pastoreo se refiere *sensu lato* a herbivoría por mamíferos grandes, tanto domésticos como silvestres. A pesar de todas las limitaciones de este tipo de datos, los números sugieren que la relación con los ungulados es un factor seguramente decisivo para el futuro de las especies de flora más singulares de Andalucía. En algunos puntos concretos el sobrepastoreo es una causa importante de desertificación (Martínez-Valderrama 2005), limitando la recuperación de hábitats degradados. Efectos similares tiene la superpoblación de especies de ungulados silvestres, algunas de ellas alóctonas, cuya densidad poblacional no se controla y resulta excesiva en algunos espacios naturales. Encontrar el equilibrio entre cargas ganaderas y de ungulados y conservación de la flora de montaña, es todavía un reto (Zamora et al. 2008).

Otra amenaza que ha supuesto una grave pérdida de hábitats naturales es la acelerada expansión del cultivo bajo plástico desde la década de los 80 del pasado siglo, particularmente en la provincia de Almería. El cultivo bajo plástico y la expansión urbanística han desplazado, por ejemplo, a los matorrales arborescentes con azofaifo (*Ziziphus lotus*; Fig. 5) hasta casi su desaparición, quedando apenas un 5% de la superficie existente hace 70 años. Además, las áreas que aún se conservan sufren un severo proceso de degradación que afecta a las redes tróficas, la diversidad de polinizadores (González-Robles et al. 2020), la dispersión de semillas y la regeneración (Cancio et al. 2017; Rey et al. 2018). Todo esto parece estar provocando el empobrecimiento genético de algunas especies, limitando el flujo génico y la conectividad del hábitat mediada por polinizadores (González-Robles et al. 2020, 2021) y agravando los problemas de conservación.

Tabla 1. Número de especies recogidas en la Lista Roja de la Flora Vascular de Andalucía, por categoría IUCN para las que se señala el "Pastoreo" como una de las amenazas. Pastoreo se refiere, *sensu lato*, a herbivoría por mamíferos grandes, tanto domésticos como silvestres.

Table 1. Number of species included in the Red List of the Vascular Flora of Andalusia, by IUCN category for which "Grazing" is indicated as one of the threats. Grazing refers, *sensu lato*, to herbivory by large mammals, both domestic and wild.

Categoría IUCN	Número especies	% de ellas donde se cita "Pastoreo" como una amenaza
Peligro crítico (CR)	116	46.6
En peligro (EN)	145	52.4
Vulnerable (VU)	292	58.6
Total: 553		Media: 54.4



Figura 5. Fotografías de un sistema de *Ziziphus lotus* (L.) Lam. bien conservado en la provincia de Almería, con algunas especies representativas los principales grupos de polinizadores. Foto: A. González Robles.

Figure 5. Photographs of a well-preserved *Ziziphus lotus* (L.) Lam. system in the province of Almería, with some representative species of the main pollinator groups. Photo credit: A. González Robles.

Además, la reciente expansión de plantas fotovoltaicas en terrenos de alto valor natural supone una nueva amenaza para la biodiversidad, ya que frecuentemente implica la destrucción de hábitats naturales y la fragmentación de poblaciones de flora y fauna, introduciendo un gran número de elementos antropogénicos en una matriz de un alto grado de naturalidad que afecta notablemente al paisaje (Serrano et al. 2020). Así, el despliegue de plantas fotovoltaicas en ambientes como el campo de Tabernas, en Almería, especialmente valioso en materia de biodiversidad, se ha hecho sin prever sus impactos reales (Valera et al. 2022), en un proceso no planificado y con efectos indeseables tanto para la flora como para la fauna, que afecta especialmente a las aves esteparias (Herranz y Suárez 1999; Avilés y Parejo 2004).

Mientras que mitigar los efectos directos del cambio climático requiere un esfuerzo a medio y largo plazo de un gran número de países, impactos del cambio de uso del suelo como los requeridos para implementar la energía solar fotovoltaica de manera realmente sostenible son más fáciles de controlar a nivel nacional. Lamentablemente, el actual despliegue de energías renovables en el sureste peninsular y en buena parte de España está lejos de criterios de sostenibilidad, provocando un gran impacto negativo en especies y hábitats protegidos (Valera et al. 2022).

En resumen, las sierras Béticas constituyen un laboratorio único para investigar los mecanismos que contribuyen a una riqueza sobresaliente de especies vegetales, desde procesos históricos y evolutivos a interacciones ecológicas. Pero, al igual que innumerables sistemas alrededor del planeta, estos hábitats están sometidos a importantes presiones ambientales que amenazan su estabilidad e incluso su misma naturaleza, entre las que destacan los cambios de uso del suelo y el cambio climático. El primero se puede abordar si existe “voluntad política”, mediante legislación que aplique criterios de sostenibilidad; el segundo se antoja más complicado y exige la armonización de políticas energéticas de un elevado número de países, frecuentemente con objetivos enfrentados.

Agradecimientos

Agradecemos al editor, Ignasi Bartomeus, por su comprensión y comentarios, que han ayudado a enriquecer nuestros puntos de vista, y a Francisco Valera sus comentarios sobre la expansión de plantas fotovoltaicas en Almería. Este trabajo se ha llevado a cabo en el marco de Sumhal, un proyecto financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación de España, a través de los Fondos Europeos de Desarrollo Regional (FEDER) [SUMHAL, LIFEWATCH-2019-09-CSIC-4, POPE 2014-2020].

Contribución de autores

Todos los autores contribuyeron igualmente a la escritura de este artículo.

Referencias

- Alonso, C., Navarro-Fernández, C.M., Arceo-Gómez, G., Meindl, G.A., Parra-Tabla, V., Ashman, T.-L. 2013. Among species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. *Annals of Botany* 112: 1461-1469.
- Altolaguirre, Y., Postigo-Mijarra, J.M., Barrón, E., Bruch, A., Carrión, J.S., Leroy, S. 2019. The ecological scenario of the earliest humans in western Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 260: 51-64.
- Angulo, V., Beriot, N., Garcia-Hernandez, E., Li, E., Masteling, R., Lau, J.A. 2022. Plant-microbe eco-evolutionary dynamics in a changing world. *New Phytologist* 234: 1919-1928.
- Araque Jiménez, E. 2016. *El Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. Treinta años después*. Diputación Provincial de Jaén. Jaén, España.
- Armbruster, W.S. 2014. Floral specialization and angiosperm diversity: phenotypic divergence, fitness trade-offs and realized pollination accuracy. *AoB Plants* 6: plu003.
- Austin, A.T., Ballaré, C.L. 2014. Plant interactions with other organisms: molecules, ecology and evolution. *New Phytologist* 204: 257-260.
- Avilés, J., Parejo, D. 2004. Farming practices and Roller Coracias garrulus conservation in south-west Spain. *Bird Conservation International* 14: 173-181.
- Blanca, G., Cueto, M., Martínez-Lirola, M.J., Molero-Mesa, J. 1998. Threatened vascular flora of Sierra Nevada (southern Spain). *Biological Conservation* 85: 269-285.
- Buira, A., Cabezas, F., Aedo, C. 2020. Disentangling ecological traits related to plant endemism, rarity and conservation status in the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation* 29: 1937-1958.
- Cabezudo, B., Talavera, S., Blanca, G., Salazar, C., Cueto, M., Valdés, B., Hernández Bermejo, J.E., et al. 2005. *Lista roja de la flora vascular de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, España. 126 p.
- Cancio, I., González-Robles, A., Bastida, J.M., Isla, J., Manzaneda, A.J., Salido, T., Rey, P.J. 2017. Landscape degradation affects red fox (*Vulpes vulpes*) diet and its ecosystem services in the threatened *Ziziphus lotus* scrubland habitats of semiarid Spain. *Journal of Arid Environments* 145: 24-34.
- Cañadas, E.M., Fenu, G., Peñas, J., Lorite, J., Mattana, E., Bacchetta, G. 2014. Hotspots within hotspots: Endemic plant richness, environmental drivers, and implications for conservation. *Biological Conservation* 170: 282-291.
- 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., Munuera, M., Dupré, M., Andrade, A. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain during the Holocene. *Journal of Ecology* 89, 783-797.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González Sampériz, P., Sánchez Quirante, L., Finlayson, J.C., Fernández, S., Andrade, A. 2007. Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews* 26: 1455-1475.
- Carrión, J.S., Barrón López, E., Postigo-Mijarra, J.M., Casas-Gallego, M., Munuera, M., Ochando, J., Jiménez-Moreno, G., et al. 2022a. *Paleoflora y Paleovegetación Ibérica I: Paleoceno-Plioceno*. Ministerio de Ciencia e Innovación, Madrid, y Fundación Séneca, Murcia, España.
- Carrión, J.S., Ochando, J., Munuera, M., Casas-Gallego, M., Amorós, G. 2022b. *Paleoflora y Paleovegetación Ibérica II: Pleistoceno*. Ministerio de Ciencia e Innovación, Madrid, y Fundación Séneca, Murcia, España.
- Cavieses L., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Cook, B., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., et al. 2014. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters* 17: 193-202.
- Cueto, M., Melendo, M., Giménez, E., Fuentes, J., López-Carrique, E., Blanca, G. 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: 1-95.
- de Vega, C., Albaladejo, R.G., Álvarez-Pérez, S., Herrera, C.M. 2022. Contrasting effects of nectar yeasts on the reproduction of mediterranean plant species. *American Journal of Botany* 109: 393-405.
- Devesa, J., Martínez-Sagarra, G. 2023. *Plantas vasculares endémicas de Andalucía*. MG Marketing. Villa del Río, Córdoba, España. Disponible en: <https://bibdigital.rjb.csic.es/duurl/1/1769339>
- Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? *Systematic Biology* 51: 331-363.

- Fitzpatrick, C.R., Mustafa, Z., Viliunas, J. 2019. Soil microbes alter plant fitness under competition and drought. *Journal of Evolutionary Biology* 32: 438-450.
- González-Robles, A., Manzaneda, A.J., Salido, T., Valera, F., García, C., Fernández-Ocaña, A.M., Rey, P.J. 2020. Spatial genetic structure of a keystone long-lived semiarid shrub: historical effects prevail but do not cancel the impact of recent severe habitat loss on genetic diversity. *Conservation Genetics* 21: 853-867.
- González-Robles, A., García, C., Salido, T., Manzaneda, A.J., Rey, P.J. 2021. Extensive pollen-mediated gene flow across intensively managed landscapes in an insect-pollinated shrub native to semiarid habitats. *Molecular Ecology* 30: 3408-3421.
- González-Varo, J.P., Rumeu, B., Albrecht, J., Arroyo, J.M., Bueno, R.S., Burgos, T., Silva, L.P., et al. 2021. Limited potential for bird migration to disperse plants to cooler latitudes. *Nature* 595: 75-79.
- Gutiérrez Larena, B., Fuertes Aguilar, J., Nieto Feliner, G. 2002. Glacial-induced altitudinal migrations in *Armeria* (Plumbaginaceae) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Molecular Ecology* 11: 1965-1974.
- Herranz, J., Suárez, F. 1999. La ganga ibérica (*Pterocles alchata*) y la ganga ortega (*Pterocles orientalis*) en España. Distribución, abundancia, biología y conservación. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Herrera, C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- Herrera, C.M. 1995. Plant-vertebrate dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- Herrera, C.M. 2019. Complex long-term dynamics of pollinator abundance in undisturbed Mediterranean montane habitats over two decades. *Ecological Monographs* 89: e01338.
- Herrera, C.M. 2020. Flower traits, habitat, and phylogeny as predictors of pollinator service: a plant community perspective. *Ecological Monographs* 90: e01402.
- Herrera, C.M. 2021. Unclusterable, underdispersed arrangement of insect-pollinated plants in pollinator niche space. *Ecology* 102: e03327.
- Herrera, C.M., Pellmyr, O. 2002. *Plant-Animal Interactions*. Blackwell Publishing. Oxford. UK.
- Herrera, C.M., de Vega, C., Canto, A., Pozo, M. I. 2009. Yeasts in floral nectar: a quantitative survey. *Annals of Botany* 1039: 1415-1423.
- Herrera, C.M., Núñez, A., Aguado, L.O., Alonso, C. 2023a. Seasonality of pollinators in Mediterranean montane habitats: cool-blooded bees for early-blooming plants. *Ecological Monographs* 93: e1570.
- Herrera, C.M., Núñez Carbajal, A., Valverde, F.J., Alonso, C. 2023b. Body mass decline in a Mediterranean community of solitary bees supports the size shrinking effect of climatic warming. *Ecology* 104: e4128.
- Hewitt, G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 183-195.
- Hódar, J.A., Zamora, R., Castro, J. 2002. Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three *Pinus* species. *Ecological Entomology* 27: 292-301.
- Hortal, S., Bastida, F., Moreno, J.L., Armas, C., García, C., Pugnaire, F.I. 2015. Benefactor and allelopathic shrub species have different effects on the soil microbial community along an environmental severity gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 88: 48-57.
- Hortal, S., Lozano, Y.M., Bastida, F., Armas, C., Moreno, J.L., García, C., Pugnaire, F.I. 2017. Plant-plant competition outcomes are modulated by plant effects on the soil bacterial community. *Scientific Reports* 7: 17756.
- IPBES. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. En: S. Díaz, et al. (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- IUCN. 2023. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2023-1. <https://www.iucnredlist.org>. [Accessed on 10 October 2023].
- Jiménez-Moreno, G., García-Alix, A., Ramos-Román, M.J., Camuera, J., Mesa-Fernández, M., Jiménez-Espejo, F., López-Blanco, C., et al. 2023. Laguna Seca sediments reveal environmental and climate change during the latest Pleistocene and Holocene in Sierra Nevada, southern Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 631: 111834.
- Jordano, P. 2014. Fruits and Frugivory. En: Gallagher, R.S. (Ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration of Plant Communities*, pp. 18-61. CABI, Wallington, UK.
- Junta de Andalucía 2012. Decreto 23/2012, de 14 de febrero, por el que se regula la conservación y el uso sostenible de la flora y la fauna silvestres y sus hábitats. Consejería de Medio Ambiente. Parlamento de Andalucía. *BOJA* nº 60 de 27/03/2012, pp. 114-208
- Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., Papanastasis, V.P., Elaiach, A., de Ruiter, P.C. 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449: 213-217.
- Lau, J.A., Lennon, J.T. 2011. Evolutionary ecology of plant-microbe interactions: soil microbial structure alters selection on plant trait. *New Phytologist* 193: 215-224.
- Lenoir, J., Svenning, J.C. 2015. Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38: 15.
- Lorite, J., Gomez, F., Mota, J.F., Valle, F. 2007. Orophilous plant communities of Baetic range in Andalusia (south-eastern Spain): priority altitudinal-islands for conservation. *Phytocoenologia* 37: 625.
- Lozano, Y.M., Hortal, S., Armas, C., Pugnaire, F.I. 2014. Interactions among soil, plants, and microorganisms drive secondary succession in a dry environment. *Soil Biology and Biochemistry* 78: 298-306.
- Lozano, Y.M., Hortal, S., Armas, C., Casanoves, F., Pugnaire, F.I. 2017. Disentangling above- and below-ground facilitation drivers in arid environments: the role of soil microorganisms, soil properties and microhabitat. *New Phytologist* 216: 1236-1246.
- Lozano, Y.M., Hortal, S., Armas, C., Pugnaire, F.I. 2020. Complementarity in nurse plant systems: soil drives community composition while microclimate enhances productivity and diversity. *Plant and Soil* 450: 385-396.
- Maestre, F.T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D.J., Saiz, H., Berdugo, M., et al. 2022. Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science* 378: 915-920.
- Malo, J.E., Suárez, F. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255
- Marques, I., Loureiro, J., Draper, D., Castro, M., Castro, S. 2018. How much do we know about the frequency of hybridisation and polyploidy in the Mediterranean region? *Plant Biology* 20: 21-37.
- Martínez-García, L.B., De Deyn, G.B., Pugnaire, F.I., van der Heijden, M.G.A. 2017. Symbiotic soil fungi reduce nutrient losses due to increased rainfall intensity. *Global Change Biology* 23: 5228-5236.

- Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A.J., Lendínez, S., Pérez, A.J., Ruiz-Valenzuela, L., Rey, P.J. 2019. Interacting effects of landscape and management on plant-solitary bee networks in olive orchards. *Functional Ecology* 33: 2316-2326.
- Martínez-Valderrama, J. 2005. Estudio de la desertificación por sobrepastoreo mediante un modelo de simulación dinámica. Tesis Doctoral, E.T.S.I. Agrónomos, UPM, Madrid, España.
- Martínez-Valderrama, J., Guirado, E., Maestre, F. 2020. Unraveling misunderstandings about desertification: The paradoxical case of the Tabernas-Sorbas Basin in Southeast Spain. *Land* 9: 269.
- Médail, F., Diadema, K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333-1345.
- Médail, F., Quezel, P. 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112-127.
- Molina-Venegas, R., Aparicio, A., Lavergne, S., Arroyo, J. 2017. Climatic and topographical correlates of plant palaeo-and neoendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Annals of Botany* 119: 229-238.
- Moreira-Hernández, J.I., Muchhala, N. 2019. Importance of pollinator-mediated interspecific pollen transfer for angiosperm evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 50: 191-217.
- Mota, J.F., Pérez-García, F.J., Jiménez, M.L., Amate, J.J., Peñas, J. 2002. Phytogeographical relationships among high mountain areas in the Baetic Ranges (South Spain). *Global Ecology and Biogeography* 11: 497-504.
- Myers, J.H., Sarfraz, R.M. 2017. Impacts of insect herbivores on plant populations. *Annual Review of Entomology* 62: 207-230.
- Nieto Feliner, G. 2011. Southern European glacial refugia: a tale of tales. *Taxon* 65: 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: 265-278.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Lasanta, T., Moreno, J.I.L. 2008. Climate change in Mediterranean mountains during the 21st century. *AMBIO* 37: 280-285.
- Nordgaard, M., Mortensen, R. M. R., Kirk, N. K., Gallegos-Monterrosa, R., Kovács, Á.T. 2021. Deletion of Rap-Phr systems in *Bacillus subtilis* influences in vitro biofilm formation and plant root colonization. *MicrobiologyOpen* 10: e1212.
- O'Brien, M.J., Armas, C., Rodríguez-Echeverría, S., Morillo, J.A., Martín-Usero, F., López-Escoriza, A., Aránega, D.J., et al. 2018. Mimicking a rainfall gradient to test the role of soil microbiota for mediating plant species responses to drier condition. *Oikos* 127: 1776-1786.
- Ochando, J., Carrión, J.S., Altolaguirre, Y., Munuera, M., Amorós, G., Jiménez Moreno, G., Solano, J., et al. 2022. Palynological investigations in the Orce Archaeological Zone, Early Pleistocene of southern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 304: 104725.
- Ortiz-Sánchez, F.J., Valverde, F. J., Núñez Carbajal, A., Alonso, C., Herrera, C.M. 2023. Las abejas (Hymenoptera, Apoidea) de la Sierra de Cazorla (España). Monografías SEA, Jaén.
- Padilla F.M., Pugnaire, F.I. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21: 489-495.
- Palmer, M. W., Earls, P. G., Hoagland, B. W., White, P. S., Wohlgemuth, T. 2002. Quantitative tools for perfecting species lists. *Environmetrics* 13: 121-137.
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., et al. 2012. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336: 353-355.
- Petit, R.J., Aguinalde, I., de Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., et al. 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300: 1563-1565.
- Pont, C., Wagner, S., Kremer, A., Orlando, L., Plomion, C., Salse, J. 2019. Paleogenomics: reconstruction of plant evolutionary trajectories from modern and ancient DNA. *Genome Biology* 20: 1-17.
- Pugnaire, F.I., Armas, C., Maestre, F.T. 2011. Positive plant interactions in the Iberian Southeast: mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments* 75: 1310-1320.
- Pugnaire, F.I., Morillo, J.M., Peñuelas, J., Reich, P.B., Gaxiola, A., Bardgett, R.D., Wardle, D., et al. 2019. Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Science Advances* 5: aaz1834.
- Pugnaire, F.I., Pistón, N., Macek, P., Schöb, C., Estruch, C., Armas, C. 2020. Warming enhances growth but does not affect plant interactions in an alpine cushion species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 44: 125530.
- Pugnaire, F.I., Losapio, G., Schöb, C. 2021. Species interactions involving cushion plants in high-elevation environments under a changing climate. *Ecosistemas* 30: 2186.
- Pugnaire, F.I., Aares, K.H., Alifriqui, M., Bråthen, K.A., Kindler, C., Schöb, C., Manrique, E. 2023. Home-field advantage effects in litter decomposition is largely linked to litter quality. *Soil Biology and Biochemistry* 184: 109069.
- Rey, P.J., Alcántara, J.M., Manzaneda, A.J., Sánchez-Lafuente, A.M. 2016. Facilitation contributes to Mediterranean woody plant diversity but does not shape the diversity-productivity relationship along aridity gradients. *New Phytologist* 211: 464-476.
- Rey, P.J., Cancio, I., Manzaneda, A.J., González-Robles, A., Valera, F., Salido, T., Alcántara, J.M. 2018. Regeneration of a keystone semiarid shrub over its range in Spain: habitat degradation overrides the positive effects of plant-animal mutualisms. *Plant Biology* 20: 1083-1092.
- Rey, P.J., Camacho, F.M., Tarifa, R., Martínez-Núñez, C., Salido, T., Pérez, A.J., García, D. 2021. Persistence of seed dispersal in agroecosystems: effects of landscape modification and intensive soil management practices in avian frugivores, frugivory and seed deposition in olive croplands. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 782462.
- Rodríguez-Echeverría, S., Armas, C., Pistón, N., Hortal, S., Pugnaire, F.I. 2013. A role for below-ground biota in plant-plant facilitation. *Journal of Ecology* 101: 1420-1428.
- Rodríguez-Sánchez, F., Pérez-Barralés, R., Ojeda, F., Vargas, P., Arroyo, J. 2008. The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quaternary Science Reviews* 27: 2100-2117.
- Sala, O.E., Stuart Chapin III, F., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., Pugnaire, F.I. 2013. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology* 101: 753-762.
- Serrano, D., Margalida, A., Pérez-García, J.M., Juste, J., Traba, J., Valera, F., Carrete, M., et al. 2020. Renewables in Spain threaten biodiversity. *Science* 370: 1282-1283.

- Sillmann, J., Kharin, V.V., Zwiers, F.W., Zhang, X., Bronaugh, D. 2013. Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 2. Future climate projections. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 118: 2473-2493.
- Soltis, P.S., Marchant, D.B., Van de Peer, Y., Soltis, D.E. 2015. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Genetics and Development* 35: 119-125.
- Stebbins, G.L. 1974. *Flowering plants: evolution above the species level*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Stultz, C.M., Whitham, T.G., Kennedy, K.J., Deckert, R., Gehring, C.A. 2009. Genetically-based susceptibility to herbivory influences the ectomycorrhizal fungal communities of a foundation tree species. *New Phytologist* 184: 657-667.
- Tarifa, R., González-Varo, J.P., Camacho, F.M., Pérez, A.J., Salido, T., Rey, P.J. 2024. Woodland loss differently affects seed dispersal by resident and migratory avian frugivores in olive grove-dominated landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 359: 108752.
- Thompson, J.D. 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Thompson, J.D., Lavergne, S., Affre, L., Gaudeul, M., Debussche, M. 2005. Ecological differentiation of Mediterranean endemic plants. *Taxon* 5: 967-976.
- Valera, F., Bolonio, L., La Calle, A., Moreno, E. 2022. Deployment of solar energy at the expense of conservation sensitive areas precludes its classification as an environmentally sustainable activity. *Land* 11: 2330.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- van der Heijden, M.G., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296-310.
- Van der Peer, Y., Mizrahi, E., Marchal, K. 2017. The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics* 18: 411-424.
- Vilar, J., Pereira J.E. 2018. *International Olive Growing. Worldwide Analysis and Summary*. Fundación Caja Rural de Jaén, Jaén, España.
- Zamora R., García-Fayos, P., Gómez-Aparicio, L. 2008. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (Segunda edición), pp. 373-396. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, Madrid, España.