

Ecofisiología de las plantas endémicas de las Islas Baleares en el contexto Mediterráneo

J. Galmes¹, M.A. Conesa¹, J. Cifre¹, J. Gulías¹, H. Medrano¹, M. Ribas-Carbó¹, J. Flexas¹

(1) Grup de Recerca de les Plantes en Condicions Mediterrànies. Departament de Biologia. Universitat de les Illes Balears -Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA). Ctra. Valldemossa km 7,5. 07122 Palma. Islas Baleares, España

➤ Recibido el 4 de septiembre de 2009, aceptado el 2 de octubre de 2009.

Galmes, J., Conesa, M.A., Cifre, J., Gulías, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M., Flexas, J. (2010). Ecofisiología de las plantas endémicas de las Islas Baleares en el contexto Mediterráneo. *Ecosistemas* 19(1):10-23.

Muchas de las especies endémicas del mediterráneo occidental habitan preferentemente ambientes rocosos, abiertos, con elevado grado de estrés y baja competencia interespecífica. En el caso de las Islas Baleares, a esta dimensión geológico-edáfica característica del endemismo mediterráneo, se le suma la dimensión de aislamiento geográfico. Para cualquiera de estas dos dimensiones, geológico-edáfica y geográfica, resulta sorprendente la escasez de estudios que apunten a factores fisiológicos como causantes generales de la limitada distribución de las especies endémicas. Esta escasez de evidencias sugiere que la distribución de endemismos de Baleares en su dimensión geográfica viene limitada principalmente por filtros históricos, mientras que su dimensión geológico-edáfica se adecuaría a la hipótesis de 'refugio'. Según esta hipótesis, las especies endémicas habitan únicamente ambientes en los que su elevado grado de estrés excluye la presencia de especies generalistas. La baja competencia interespecífica en estos ambientes permite la supervivencia de algunas especies endémicas con rasgos específicos, que resultarían desfavorables fuera del ambiente en el que habitan. Finalmente, se demuestra mediante el análisis de tres casos concretos de endemidad (*Crepis triasii*, *Lysimachia minoricensis* y *Digitalis minor*), que la hipotética baja plasticidad fenotípica de las especies endémicas no es generalizable, y que algunos endemismos de Baleares presentan una elevada capacidad de adaptación a las condiciones cambiantes del medio, en especial en relación a la disponibilidad hídrica. Un mejor conocimiento de las bases fisiológicas de la falta de éxito ecológico de las especies endémicas es esencial para una correcta gestión de la biodiversidad.

Palabras clave: adaptación, competencia, fotosíntesis, plasticidad fenotípica, sequía.

Galmes, J., Conesa, M.A., Cifre, J., Gulías, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M., Flexas, J. (2010). Ecophysiology of the endemic plants of the Balearic Islands in the Mediterranean context. *Ecosistemas* 19(1):10-23.

Many endemic species in the West Mediterranean usually inhabit rocky, open, and highly stressful environments with low interespecific competition. In the Balearic Islands, in addition to such geologic-edaphic dimension, endemic species are subject to geographic isolation. Regardless of these two constraints, geologic-edaphic distribution and geographic restriction, studies reporting physiological factors as being the general causes of the limited distribution of endemic species are scarce. This fact suggests that the geographic distribution of endemisms of the Balearic Islands is mainly limited by historical filters, whereas their habitat distribution would fit a 'refugee hypothesis', i.e. the endemic species only inhabit environments whose high level of stress excludes the presence of generalist species. The low interespecific competence in these environments permits the survivorship of certain endemic species with particular traits, which would be potentially disadvantageous in other environments. Finally, the analysis of three specific cases of endemity (*Crepis triasii*, *Lysimachia minoricensis* and *Digitalis minor*) illustrates that low phenotypic plasticity of endemic species is not a general trend, and that some of the Balearic endemisms present a high capacity to adapt to changing environments, in particular to water stress. An improved knowledge of the physiological basis for the lack of ecological success of endemic species may be necessary as a tool for a correct management of biodiversity in these areas.

Key words: adaptation, competence, drought, phenotypic plasticity, photosynthesis.

Introducción

Las especies cosmopolitas constituyen una proporción muy pequeña de la flora. Poco más de 200 especies (0.001% de las angiospermas) presentan rangos de distribución que abarquen $\frac{1}{4}$ parte o más de la superficie terrestre (Wulff, 1943). Por el contrario, las especies endémicas presentan una distribución limitada a una determinada área geográfica, que en ocasiones se reduce a una única población. El estudio de los factores causantes de estas enormes diferencias en la amplitud ecológica y distribución geográfica entre especies endémicas y otras de amplia distribución sigue constituyendo un reto fascinante para la biología vegetal. Este desconocimiento actual resulta aún más sorprendente considerando el peso creciente de las políticas destinadas al mantenimiento de la biodiversidad en la sociedad actual.

De acuerdo con Lambers et al. (1998) la composición florística de un hábitat viene determinada por una serie de filtros históricos, fisiológicos y bióticos que limitan la vegetación potencial a un número relativamente menor de especies. Una vez superado el filtro histórico, el éxito evolutivo y la capacidad de colonización de las especies que hayan sido capaces de llegar a un hábitat determinado está condicionado por su capacidad de adaptación a las nuevas condiciones locales. Aunque a menudo los organismos no habitan en todos los lugares en los que podrían hacerlo, ninguno de ellos – salvo intervención antrópica – habita en ambientes en los cuales no es competitivo. Por tanto, la cuestión recurrente acerca de la endemidad es si la distribución restringida de las especies endémicas se debe a que no pueden existir más allá de los condicionantes ambientales que las mantienen en los hábitats en los que se encuentran o si, por el contrario, podrían sobrevivir en otros tipos de ambientes si fueran llevadas allí.

Hasta el momento, se han formulado dos hipótesis básicas para explicar la existencia de especies endémicas de limitada distribución. En la hipótesis ‘refugio’, las especies endémicas son excluidas por las especies dominantes en ambientes con bajo nivel de estrés y alta competencia, por lo que se ‘refugian’ en hábitats con menor competencia que, por su elevado grado de estrés, no han sido ocupados por especies con distribución más amplia (Gankin y Major, 1964). Según esta hipótesis, las especies endémicas son tolerantes al estrés, pero no están específicamente adaptadas al ambiente en el que habitan. La hipótesis ‘especialista’, por otro lado, se basa en el balance entre el grado de especialización y la amplitud ecológica de cada especie (Meyer, 1986), y en ella subyace el concepto de ‘oportunismo’, mediante el cual las especies endémicas resultan de cambios fenotípicos oportunos, en respuesta a la heterogeneidad ambiental, en la fisiología de especies de mayor distribución. En principio, las especies de amplia distribución ocupan un rango mayor de ambientes que las especialistas (endémicas en este caso), gracias a su mayor capacidad de diferenciación ecotípica o plasticidad fenotípica, pero presentan una menor competitividad en determinados ambientes. Por el contrario, las endémicas presentan una menor amplitud ecológica, pero una mayor competitividad en los ambientes específicos en los que habitan. De acuerdo con esta hipótesis, las especies endémicas deberían ser detectadas mediante estudios ecofisiológicos por su mejor comportamiento frente al estrés en cuestión, pero también por su menor plasticidad fenotípica en respuesta a un rango de estreses. Esto implica que las especies endémicas no dejarán de presentar una distribución limitada mientras no cambien las condiciones ambientales de los hábitats a los que potencialmente pueden dispersarse. Algunos de los estudios focalizados en la caracterización ecofisiológica de especies invasoras se basan en esta misma hipótesis (Hulme, 2008).

De forma general, tanto los ‘paleoendemismos’, o especies relictas de linajes evolutivos que han desaparecido de la gran mayoría de su antiguo rango de distribución (Favarger y Contandriopoulos, 1961), como los ‘neoendemismos’, formados por diferenciación de poblaciones de especies de mayor distribución (Stebbins y Major, 1965), encajarían bien en la hipótesis ‘especialista’. No obstante, en algunos casos los neoendemismos pueden tener capacidad para producir gran diversidad genética y fenotípica de forma rápida (e.g. mediante hibridación y/o apomixis, como *Limonium* en las Islas Baleares; e.g., Erben, 1993), incumpliendo así lo esperado para endemismos ‘especialistas’. Más aún, algunos neoendemismos pueden presentar una gran especificidad de hábitat y rango de distribución simplemente porque su aparición es tan reciente que no ha permitido aún su dispersión (e.g. Stebbins y Major, 1965; Thompson, 2005).

Todos los biomas presentan cierto grado de endemidad, pero la cantidad de endemismos difiere en función de la topografía, geografía y tipo de vegetación. Así, mientras que algunos biomas, como el boreal y el ártico, son relativamente pobres en endemismos, otros, entre ellos el Mediterráneo, son conocidos como ‘centros de endemidad’. En concreto, la región mediterránea, con sólo el 1.6% de la superficie terrestre, contiene aproximadamente el 10% de la riqueza florística mundial (Médail y Quézel, 1999). Cerca del 60% de los taxones nativos de esta región sólo habitan en el Mediterráneo, es decir, son endémicas de la región en conjunto (Greuter, 1991). Además, el 60% de las plantas endémicas del Mediterráneo son endémicas locales – su distribución se limita a pequeñas áreas muy definidas de la región (Thompson, 2005). En algunas áreas, en particular islas y montañas, las tasas de endemidad son especialmente altas (Médail y Quézel, 1999). Las Islas Baleares no son una excepción y aproximadamente el 7% de su flora es endémica (Contandriopoulos y Cardona, 1984).

Determinantes ambientales de la distribución de endemismos en el mediterráneo

Muchas de las especies endémicas del Mediterráneo (y especialmente de las Islas Baleares) son neoendemismos que presentan un patrón de distribución ‘esquizoendémico’, basado en la asunción de que la diferenciación debida a la

fragmentación del rango geográfico de un taxón ancestral ampliamente distribuido dio lugar a taxones endémicos en diferentes partes de la distribución original (Favarger y Contandriopoulos, 1961; Thompson, 2005).

Diferentes estudios realizados en el Mediterráneo occidental demuestran que las especies endémicas, en comparación con congéneres de más amplia distribución, habitan preferentemente en ambientes rocosos, con vegetación abierta y con menor diversidad (Debussche y Thompson, 2003; Lavergne et al., 2003; Lavergne et al., 2004; Thompson et al., 2005). Este patrón recurrente sugiere que la distribución de las especies endémicas no sólo se explica por razones históricas, sino también por determinantes geológico-edáficos. Una característica de los ambientes rocosos y abiertos en donde habitan los endemismos es su estabilidad, tanto en relación a la sucesión ecológica como a las actividades humanas. Estos hábitats presentan un elevado grado de estrés por su baja capacidad de retención de nutrientes y de agua, al que se suma el estrés hídrico típico del clima mediterráneo. Bajo estos condicionantes, la competencia es limitada y el desarrollo de una cubierta arbórea es poco frecuente. Por tanto, es probable que la persistencia de endemismos haya sido favorecida por su capacidad de crecimiento y supervivencia en estos ambientes rocosos con baja competencia interespecífica (Thompson et al., 2005). Además, la inaccesibilidad y la no idoneidad de estos hábitats para el uso agrícola han permitido su mantenimiento con mínimas alteraciones (Lavergne et al., 2005). Ambos factores (ecológicos y humanos) apuntan a la hipótesis 'refugio' como determinante de la distribución de los endemismos en el Mediterráneo. De forma genérica, este carácter geológico-edáfico de muchos endemismos ha sido descrito en otras áreas aisladas de la cuenca mediterránea (Ojeda et al., 2001) y en otras regiones de clima mediterráneo, como Sudáfrica (Cowling y Holmes, 1992), Australia (Cowling et al., 1994) y California (Wells, 1969). En el caso concreto de las Islas Baleares, dicho patrón ha sido igualmente detectado (Alomar et al., 1997). En concreto, la mayor abundancia de endemismos baleares se localiza en ambientes rocosos abiertos de costa y montaña (**Fig. 1**).



Figura 1. Fotografías representativas de los dos tipos de ambientes rocosos, de costa (fotografía superior) y de montaña (fotografía inferior) en donde habitan preferentemente las especies endémicas de Baleares, y en general las especies de distribución geográfica limitada de la región mediterránea. En la fotografía de costa se observa una población del género *Limonium*, endémicas, además, de zonas salinas. En la fotografía de montaña se observan algunos endemismos de Baleares, como *Phlomis italica* o *Hippocrepis balearica*.

A la baja competencia existente en los hábitats en donde abundan los endemismos hay que sumar, en el caso de ecosistemas insulares, la baja competencia intrínseca de todo ecosistema insular (Denslow, 2001).

Espectro económico foliar de especies endémicas de Baleares

Se ha demostrado que las relaciones entre la capacidad de crecimiento y los caracteres morfológicos y fisiológicos describen unos espectros universales para todas las especies, independientemente del bioma de procedencia, forma de crecimiento y tipo funcional (Wright et al., 2004). Especies con elevada área foliar específica (SLA) y contenido foliar en nitrógeno por unidad de masa (N_m) presentan una mayor capacidad fotosintética por unidad de masa (A_m) (**Fig. 2**) y, por tanto, unas mayores tasas de crecimiento relativo. Para un determinado valor de SLA y N_m , el vacío de puntos que queda por encima de la recta de regresión tiene su origen en limitaciones biofísicas, i.e. baja capacidad de difusión foliar para el CO_2 – o baja conductancia del mesófilo foliar, g_m – (**Fig. 2A**) (Flexas et al., 2008), y bioquímicas – insuficiente Rubisco – (**Fig. 2B**) (Hikosaka y Shigeno, 2009), respectivamente. Por debajo de la recta, el vacío de puntos tiene su origen, para ambas relaciones, en limitaciones ecológicas: para un valor dado de SLA, especies con menor A_m serían potencialmente menos competitivas (**Fig. 2**) (Reich et al., 1999). Es importante destacar que la existencia de especies con baja relación A_m/SLA o A_m/N_m no vendría constreñida por ninguna limitación de tipo biofísico, sino que en principio viene permitida por los procesos de selección natural. En consecuencia, especies con baja relación A_m/SLA o A_m/N_m podrían sobrevivir en ambientes con baja competencia o bien en ambientes en donde la presión de selección no haya sido dirigida específicamente hacia un aumento en las relaciones A_m/SLA y A_m/N_m . En este sentido, Gulías et al. (2003) demostraron que determinados ambientes insulares permiten la supervivencia de especies con baja relación A_m/SLA . Es relevante que la existencia de diferencias significativas en la relación A_m/SLA entre endémicas y no endémicas se limitó únicamente a valores altos de SLA, i.e. a especies herbáceas. Este hecho coincide plenamente con la distribución preferente de especies endémicas en hábitats rocosos, con suelo limitante e inexistencia de estratos arbustivo y arbóreo, además de concordar con la hipótesis de que estas condiciones con mínima competencia suponen un refugio para la supervivencia de especies endémicas con caracteres poco competitivos. Hojas con baja SLA, esto es hojas gruesas y/o de alta densidad, presentan mejores prestaciones en ambientes con elevado grado de estrés. Así, especies con baja SLA –como es el caso de las especies endémicas– predominan en ambientes pobres en nutrientes, con déficit hídrico y con elevada presión herbívora (Poorter et al., 2009). Además, existe un balance entre la capacidad de crecimiento de una especie y su grado de adaptación a ambientes selectivos (Lambers y Poorter, 1992).

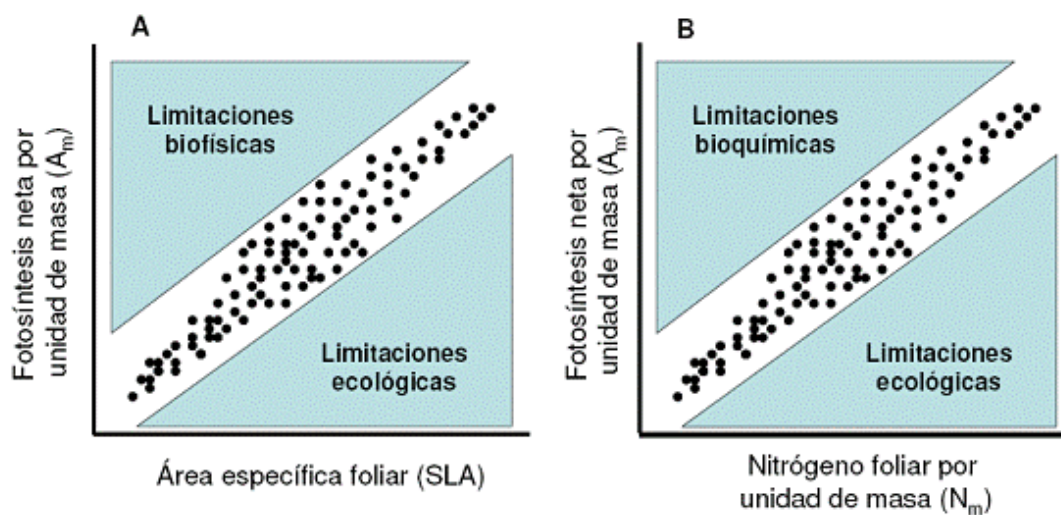


Figura 2. Modelo teórico sobre la relación –a escala logarítmica– entre la fotosíntesis neta por unidad de masa (A_m) y (A) el área foliar específica (SLA) y (B) el contenido en nitrógeno foliar por unidad de masa (N_m). En ambos gráficos se indican las limitaciones biofísicas, bioquímicas y ecológicas que marcan las relaciones posibles entre los parámetros representados (ver explicación detallada en el texto).

De forma análoga, las herbáceas endémicas presentaron valores más bajos para la relación A_m/N_m – i.e. una menor eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno – que las herbáceas no endémicas. En otros estudios, un valor menor para A_m/N_m se ha relacionado con un mayor reparto del nitrógeno foliar hacia compuestos de la pared celular a expensas de una menor inversión en enzimas fotosintéticos, principalmente Rubisco (Hikosaka y Shigeno, 2009). Además, también existen evidencias de una

mayor concentración de compuestos del metabolismo secundario en algunas especies endémicas baleares (Rosselló y Mus, 1988), lo cual se relaciona igualmente con una ratio Am/Nm más baja. Los autores sugieren que este hecho puede ser debido a la elevada presión de herbivoría a la que fueron sometidas, durante un largo período de tiempo (6 millones de años – 5000 años atrás), las plantas en las islas de Mallorca y Menorca (Gulías et al., 2003), por la probada existencia de una elevada densidad del cáprido endémico *Myotragus balearicus* – ya extinguido. Puesto que otros estudios realizados con especies endémicas mediterráneas no mostraron diferencias debidas a los niveles de herbivoría (Lavergne et al., 2004), cabría contrastar la hipótesis de Gulías y colaboradores mediante estudios comparativos de palatabilidad y presión de herbívoros entre endémicas y no endémicas de Baleares.

Ecofisiología de la respuesta a la sequía en especies endémicas de Baleares

En el marco de clima mediterráneo y especialmente en hábitats altamente selectivos, las situaciones en las que las plantas se encuentran en estrés hídrico son frecuentes. En este contexto se enmarcan una serie de estudios con el objeto de comparar la fisiología de la respuesta al déficit hídrico de especies endémicas y no endémicas de las Baleares. Para ello se seleccionaron, dependiendo del estudio, hasta 10 pares de especies endémicas y no endémicas que compiten por el mismo hábitat, y representativas de las distintas formas de crecimiento. Se sometieron las plantas a 4 niveles de estrés hídrico (desde situaciones control hasta estrés hídrico extremo), seguidos de un tratamiento de recuperación a las 24 h. En ellos, se analizó el comportamiento de multitud de variables relacionadas con el establecimiento inicial de plántulas (Galmés et al., 2005a), relaciones hídricas y regulación estomática (Galmés et al., 2007a), limitaciones fotosintéticas bajo estrés (Galmés et al., 2007b), procesos de disipación de energía (Galmés et al., 2007c), respiración foliar y balance de carbono (Galmés et al., 2007d) y cinética *in vivo* (Galmés et al., datos no publicados) e *in vitro* de la Rubisco (Galmés et al., 2005b). Aunque sí se detectaron diferencias ecológicamente relevantes comparando pares de competidores, en los más de 100 parámetros estudiados no se detectó ninguna diferencia significativa considerando como grupos homogéneos las especies endémicas y no endémicas.

Comparando la respuesta a diferentes estreses de estas mismas especies endémicas de Baleares y de otras cosmopolitas o de amplia distribución, se observa como las endémicas, independientemente de su forma de crecimiento, se ajustan absolutamente a los patrones generales para A/g_s y A/g_m (**Fig. 3**). Además, el hecho de que las especies endémicas y no endémicas presenten la misma correlación entre la conductancia del mesófilo foliar (g_m) y la disminución en la concentración de CO_2 desde la cámara subestomática a los sitios de carboxilación (Ci-Cc) (**Fig. 4A**) descarta la hipótesis formulada por Gulías et al. (2003) acerca de una mayor limitación fotosintética en endémicas por una menor capacidad de difusión del CO_2 a través del mesófilo foliar. En el mismo sentido, las funciones que describen la relación entre la asimilación de carbono por unidad de masa (A_{mass}) y LMA en endémicas y no endémicas no son significativamente diferentes ($P > 0,05$) (**Fig. 4B**). Por tanto, se demuestra que no es cierto, desde un punto de vista genérico, que las especies endémicas presenten una menor capacidad fotosintética fruto de una estructura foliar diferenciada.

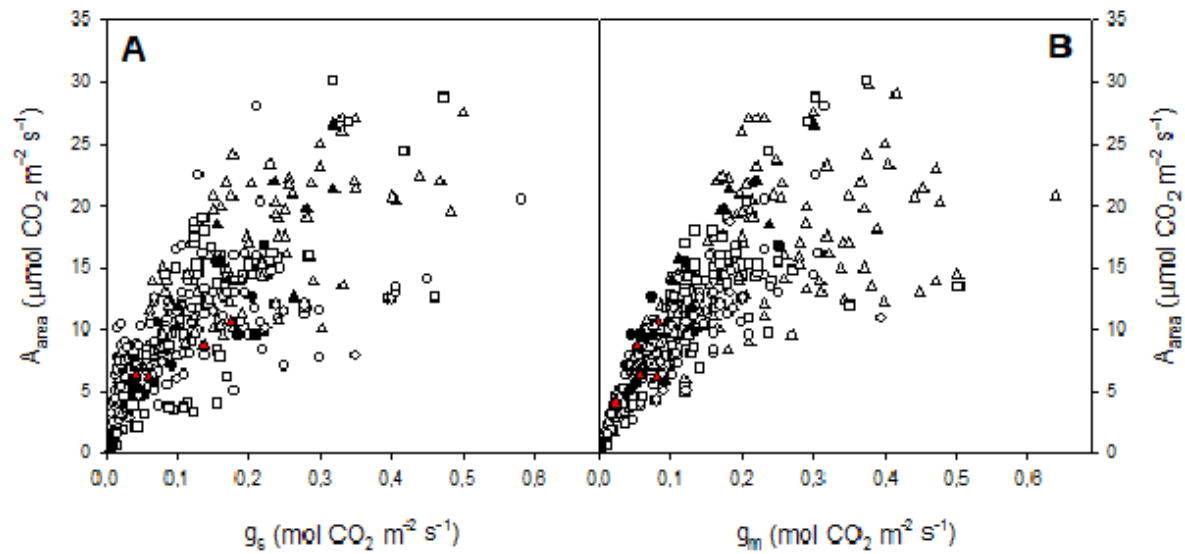


Figura 3. Relación entre la tasa neta de asimilación de carbono (A_{area}) y (A) la conductancia estomática (g_s) y (B) la conductancia del mesófilo foliar al CO_2 (g_m). Los datos corresponden a una recopilación bibliográfica de 75 especies de diferentes biomas (símbolos en blanco) y 12 especies endémicas de las Islas Baleares (símbolos en negro y rojo), medidas en condiciones de diferente disponibilidad hídrica y nutritiva, temperatura ambiental y déficit de presión de vapor atmosférico (Niinemets et al., 2009). Los símbolos en rojo corresponden a *Lysimachia minoricensis*. La forma de los símbolos representa formas de crecimiento herbáceas (triángulos), deciduas o semideciduas (cuadros) y perennes (círculos). Se observa como, independientemente de la forma de crecimiento, las especies endémicas y no endémicas de Baleares presentan una relación común entre su capacidad fotosintética en base a área foliar y las conductancias estomática y del mesófilo al CO_2 .

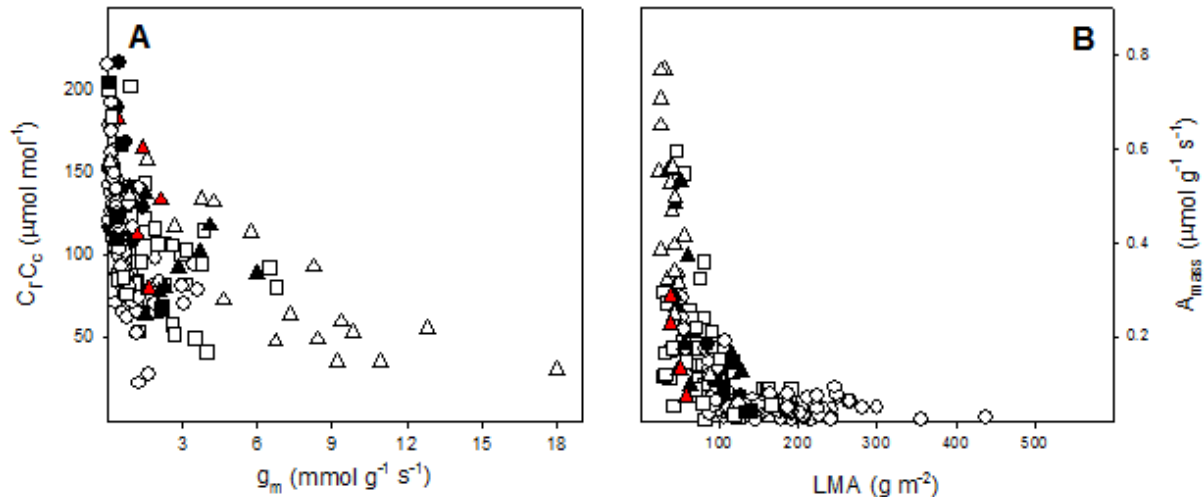


Figura 4. (A) Relación entre la disminución en las concentraciones subestomática y cloroplástica de CO₂ ($C_i - C_c$) y la conductancia del mesófilo foliar (g_m). (B) Relación entre la tasa neta de asimilación de carbono por unidad de masa (A_{mass}) y la relación masa por área foliar (LMA). El origen de los datos y el significado de la forma y color de los símbolos se detallan en la Fig. 3. Ambas relaciones evidencian la fuerte influencia de la morfología foliar sobre la capacidad fotosintética de las plantas. En concreto, la Fig. 4A muestra el aumento en $C_i - C_c$ con la disminución en g_m , y como $A = g_m (C_i - C_c)$, especies con menor g_m presentan una mayor A para un determinado valor de $C_i - C_c$. Por su parte, la Fig. 4B demuestra como A_{mass} viene fuertemente determinada por LMA: cuanto mayor sea la masa por área foliar, menor es la capacidad fotosintética de la hoja. El patrón común entre especies endémicas y no endémicas de Baleares en ambos gráficos descarta la existencia de una mayor limitación fotosintética en las especies endémicas como consecuencia de una estructura foliar diferenciada.

Estos resultados, más que contradecir los resultados de Gulías et al. (2003), sugieren que la selección de las especies objeto de estudio tiene una importancia preponderante en el hallazgo de diferencias entre ambos grupos evolutivos. La mayoría de estudios comparativos entre especies endémicas y no endémicas realizados en el ámbito del bioma mediterráneo (Lavergne et al., 2003; Lavergne et al., 2004; Palacio et al., 2007; Matesanz et al., 2009) y de otros biomas (Baskauf y Eickmeier, 1994; Snyder et al., 1994; Beville y Louda, 1999; Murray et al., 2002; Richards et al., 2003; Brock y Galen, 2005) han fracasado en la búsqueda de causantes fisiológicos foliares en la limitada distribución geográfica de especies endémicas. Este hecho también supone otro argumento a favor de la hipótesis 'refugio' para las especies endémicas de Baleares, en particular, y generaliza el mismo patrón para todos los biomas. Las "causas" fisiológicas de la endemidad (o de la restringida distribución) de una especie, si existen, pueden ser múltiples y de variada naturaleza, además de no ser necesariamente comunes al conjunto de especies endémicas de una determinada región, e incluso pueden ser contradictorias entre estudios comparativos. Por ejemplo, mientras que Lefi et al. (2004) observaron un mejor comportamiento frente al estrés hídrico de la endémica balear *Medicago citrina* en comparación con la ampliamente distribuida *M. arborea*, Gulías et al. (2002) describen una mejor adaptación a la sequía en la ampliamente distribuida *Rhamnus alaternus* que en la endémica balear *R. ludovici-salvatoris*.

Esta falta de evidencias sólidas en la diferenciación entre especies endémicas y de amplia distribución sugiere que, en el contexto de islas continentales y bioma mediterráneo, la endemidad geográfica no supone una fuerza evolutiva suficiente para la aparición de rasgos morfológicos y fisiológicos específicos. En este punto, no hay que caer en el error de una comparación equitativa entre islas continentales e islas oceánicas, ni entre especies no-endémicas *sensu stricto* y especies invasoras. Aunque existan estudios que demuestran importantes diferencias morfo-fisiológicas entre especies endémicas y especies invasoras en islas oceánicas (Pattison et al., 1998; Baruch y Goldstein, 1999; Durand y Goldstein, 2001), ni la historia evolutiva de las islas oceánicas es parecida a la de las islas continentales (Whittaker, 2001), ni los rasgos morfo-fisiológicos distintivos que caracterizan las especies invasoras se observan, en el mismo grado, en especies no-endémicas (Lloret et al., 2005).

Si consideramos la endemidad en su dimensión geológico-edáfica, e.g. endemismos de zonas rocosas, la inexistencia de rasgos fisiológicos específicos foliares en especies endémicas está en consonancia con la escasez de evidencias indicativas de una hipotética limitada tolerancia de las especies endémicas a los estreses típicos de la zona donde habitan (Krukberg

y Rabinowitz, 1985). Manglares y otras halófitas no requieren agua salina para crecer (Barbour, 1970), como tampoco requieren magnesio las plantas endémicas de zonas serpentinas (Walker et al., 1955), ni calcio las plantas gipsófilas (Palacio et al., 2007). Así, aunque estas especies endémicas presenten la capacidad de tolerar condiciones que son excluyentes o incluso tóxicas para las especies generalistas, la situación inversa no tiene por qué ser cierta: las especies endémicas no son intolerantes a los ambientes más comunes. En su conjunto, todas estas evidencias sugieren que la distribución limitada de endemismos en el contexto de aislamiento geográfico se debe principalmente a filtros históricos (Zohary, 1973), mientras que la distribución limitada de endemismos en el contexto de aislamiento geológico-edáfico tiene sus bases en la hipótesis refugio (Kruckenberg y Rabinowitz, 1985).

Existen, sin embargo, estudios que apuntan a la existencia de importantes diferencias entre la fisiología reproductiva de especies mediterráneas endémicas y de amplia distribución. En concreto, especies con distribución muy limitada en el sur de Francia presentaron, en relación con especies emparentadas de mayor distribución, un menor número de flores por individuo, flores más pequeñas, con menor separación estigma-antera, menor ratio polen/óvulo y una menor fecundidad (Lavergne et al., 2004; Thompson et al., 2005). Algunos de estos patrones se repiten en estudios comparativos entre especies endémicas de islas mediterráneas y especies invasoras (Lloret et al. 2005) y entre especies endémicas de diferentes regiones mediterráneas y especies invasoras (Godoy et al., 2009). Asimismo, la presencia de rasgos distintivos en la fisiología reproductiva de endémicas y no-endémicas se generaliza considerando endémicas de otros biomas (revisado por Murray et al., 2002), y supondría favorecer la imbricación, y por tanto, potenciar un mayor aislamiento genético de los endemismos con respecto a especies congénicas.

Plasticidad fenotípica de algunas especies endémicas

De forma recurrente, se argumenta que debido a un mayor grado de imbricación, las especies con limitada distribución presentan una menor diversidad genética (Bevill y Louda, 1999) y, por tanto, una menor plasticidad fenotípica frente a cambios ambientales (Valladares et al., 2002). No obstante, como se detalla a continuación, el análisis de tres casos concretos de especies endémicas de Baleares con distribución muy local, no apoya esta hipótesis.

Lysimachia minoricensis (Primulaceae) es una especie endémica de los barrancos del sur de la isla de Menorca. Esta especie se extinguió del medio natural pero afortunadamente se guardaron semillas en bancos de germoplasma de algunos jardines botánicos de Europa. Los intentos de reintroducción en su hábitat natural han sido, hasta el momento, infructuosos, lo cual se ha achacado a una pobre variabilidad genética (Calero et al., 1999), que hipotéticamente limitaría la adaptación potencial de esta especie a las condiciones climáticas cambiantes – especialmente en relación con la disponibilidad hídrica – del ambiente en el que vive. Ciertamente, una particularidad de esta especie es que, siendo una herbácea bianual, presenta características más típicas de otras formas de crecimiento más longevas. En concreto, en condiciones óptimas sus tasas de asimilación de CO₂ (A_m) y de respiración mitocondrial (R_{Dm}) son parecidas a las de especies semicaducifolias y perennes (Figs. 5A y 5B), aunque su ratio A_m/R_{Dm} se ajusta a la perfección al patrón general de respuesta (Fig. 5C). Estos resultados sugieren una menor tasa de crecimiento para *L. minoricensis*, y por tanto, una menor capacidad de ocupación del hábitat de la que sería esperable por su forma de vida. El análisis de los valores de conductancia del mesófilo (g_m) indica que su baja capacidad fotosintética puede venir limitada por una menor capacidad de difusión del CO₂ (Fig. 5D), como ocurre en hojas más esclerófilas (Flexas et al., 2008). No obstante, la capacidad de respuesta de esta especie frente al estrés hídrico no presenta ningún patrón diferenciado en comparación con otras especies endémicas y de amplia distribución (ver símbolos rojos en Figs. 3 y 4). Su ajuste estomático, preservación del estado hídrico y mecanismos de fotoprotección en condiciones de déficit hídrico, así como su capacidad de recuperación post-estrés, no presentan desventaja alguna frente a posibles competidores (Galmés et al., 2007e).

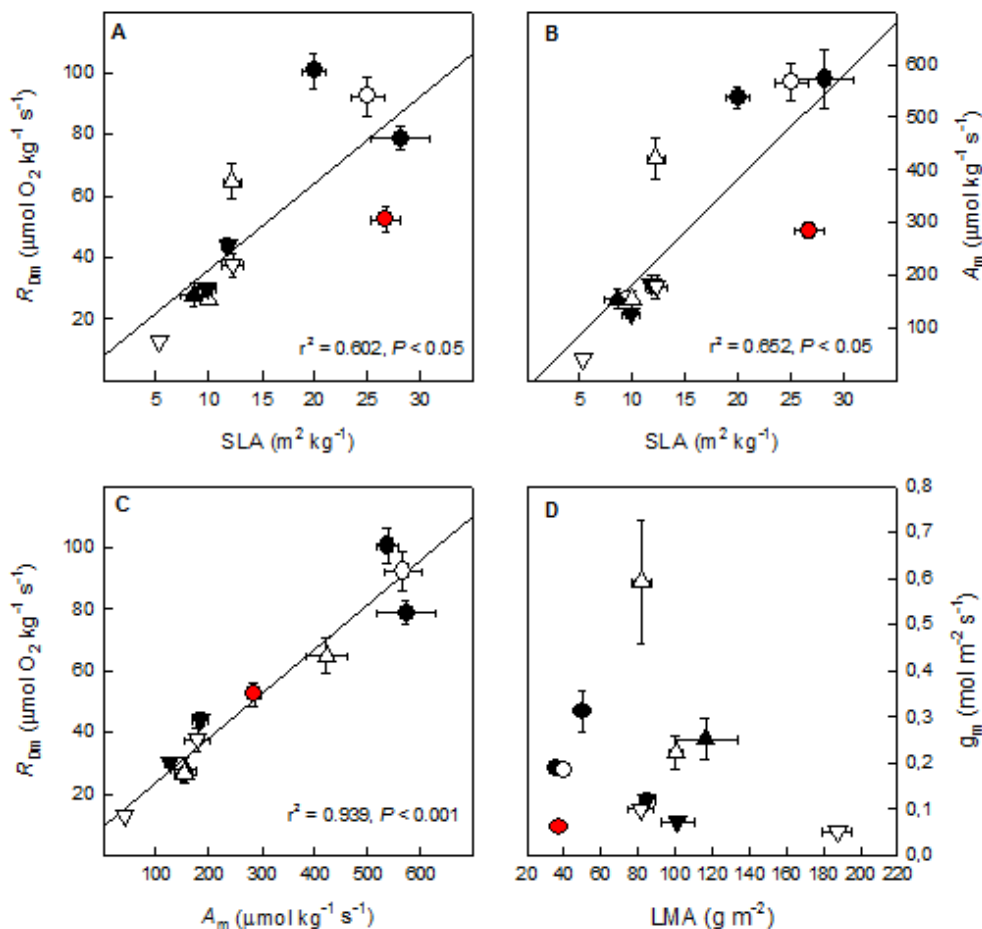


Figura 5. (A) Relación entre la tasa de respiración mitocondrial por unidad de masa (R_{Dm}) y el área foliar específica (SLA). (B) Relación entre la tasa neta de asimilación de CO_2 por unidad de masa (A_m) y el área foliar específica (SLA). (C) Relación entre la tasa de respiración mitocondrial por unidad de masa (R_{Dm}) y la tasa neta de asimilación de CO_2 por unidad de masa (A_m). (D) Relación entre la conductancia del mesófilo foliar (g_m) y la relación masa por área foliar (LMA). Los datos corresponden a especies endémicas de Baleares (símbolos en negro), *Lysimachia minoricensis* (símbolos en rojo) y otras especies mediterráneas de más amplia distribución (símbolos en blanco), medidas en situación de óptimo abastecimiento hídrico. La forma de los símbolos representa diferentes formas de crecimiento: herbáceas (círculos), semideciduas (triángulos hacia arriba) y perennes (triángulos hacia abajo). Los datos han sido tomados de Galmés et al. (2007d; 2007e). Se observa como, por su R_{Dm} , A_m y g_m , *L. minoricensis* se diferencia del resto de especies herbáceas y su comportamiento fotosintético se asemeja más al grupo de especies perennes.

Crepis triasii (Compositae) es una especie endémica de Baleares cuyo hábitat preferente se localiza en ambientes rocosos abiertos de costa y montaña (Alomar et al., 1997). Se ha demostrado que esta especie presenta cierto grado de plasticidad fenotípica para algunos parámetros fotosintéticos, como A_m , g_s , g_m y transpiración cuticular (Flexas et al., datos sin publicar). Además, la población situada en la zona con menor pluviometría y mayores temperaturas anuales (Cabrera) presentó una eficiencia fotosintética en el uso del agua y ratio g_m/g_s significativamente mayores que el resto de poblaciones.

Por último, *Digitalis minor* (Scrophulariaceae) es una herbácea perenne endémica de Baleares (Contandriopoulos y Cardona 1984) que muestra un elevado grado de polimorfismo morfológico, aunque sólo dos taxones infraespecíficos se reconocen a día de hoy en base a diferencias en la pubescencia foliar (Hinz, 1987): *D. minor* var. *minor* es pubescente, mientras que *D. minor* var. *palaui* es glabra. Se estudió la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm) en individuos de ambas especies sometidos a diferentes grados de estrés hídrico (Galmés et al., 2007f). En condiciones óptimas de abastecimiento hídrico, Fv/Fm siguió un patrón similar para ambas variedades, detectándose únicamente una disminución cuando el tiempo

de exposición a la oscuridad era de 1 minuto, indicando la existencia de fotoinhibición dinámica (**Fig. 6**). En condiciones de estrés hídrico severo, únicamente la variedad *palaui* – glabra – mostró síntomas de existencia de procesos de fotoinhibición crónica – tiempo de exposición a la oscuridad de 30 min. Finalmente, como ocurre en general para especies mediterráneas adaptadas a la sequía (Galmés et al., 2007b), en ninguna de las dos variedades se observó la presencia de fotoinhibición permanente en condiciones de estrés hídrico severo. Aunque ambas variedades habitan ambientes rocosos y abiertos, la var. *minor* es más frecuente en zonas más secas y de mayor exposición solar. La aparición de una elevada densidad de tricomas foliares en la var. *minor*, fruto del elevado grado de plasticidad fenotípica de esta especie, resulta un mecanismo eficiente para proteger el aparato fotosintético en situaciones en las que la luz incidente excede la capacidad de disipación de energía en los fotosistemas (Galmés et al., 2007f).

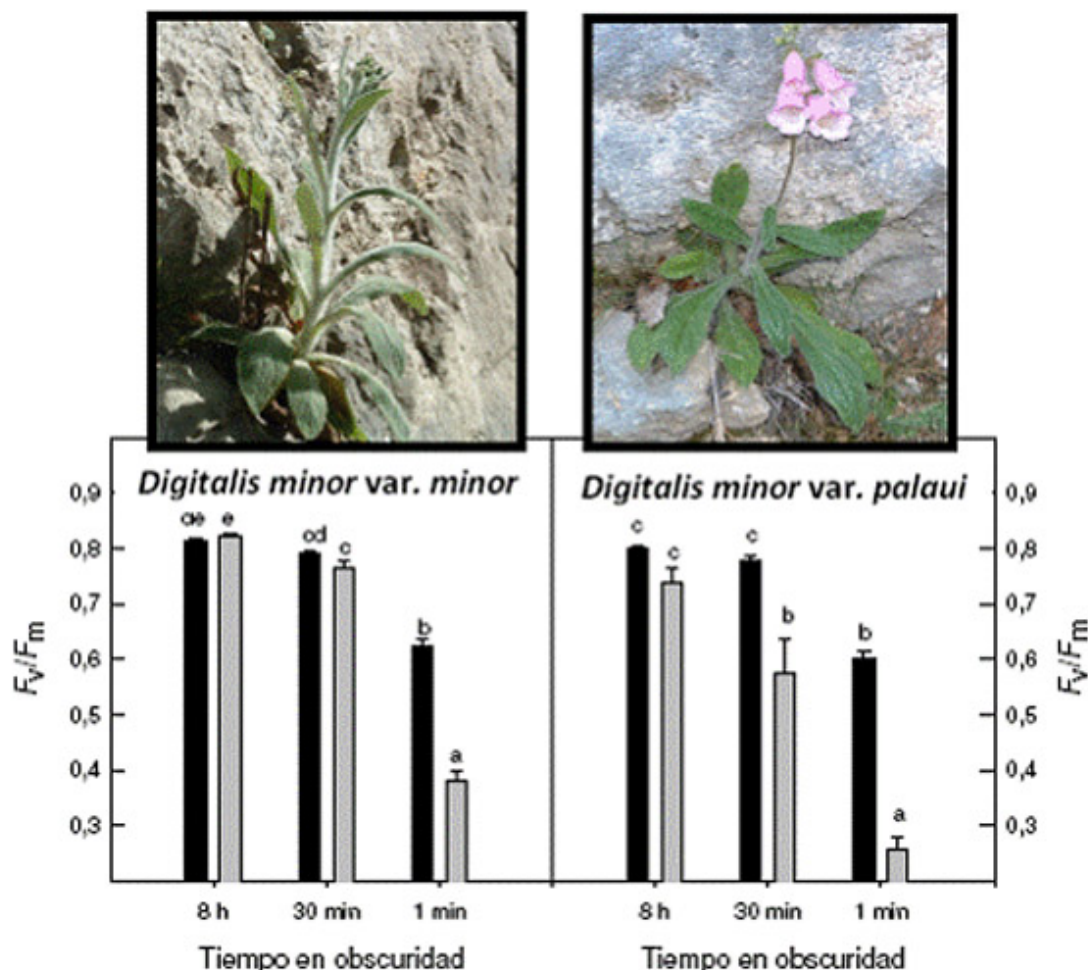


Figura 6. El rendimiento cuántico del fotosistema II (F_v/F_m) para diferentes tiempos de exposición a la oscuridad en hojas de *D. minor* var. *minor* y *D. minor* var. *palaui* en condiciones de buen abastecimiento hídrico (barras negras) y de estrés hídrico severo (barras grises). Letras distintas denotan diferencias significativas al nivel $P < 0.05$ (análisis Duncan) entre tratamientos y tiempos de exposición dentro de cada variedad. Datos extraídos de Galmés et al. (2007f). Se demuestra como la presencia de tricomas en *D. minor* var. *minor* supone una ventaja adaptativa en condiciones de elevada radiación solar y baja disponibilidad hídrica (menor disminución de F_v/F_m bajo sequía después de 30 min y 1 min en oscuridad), en comparación con la variedad glabra *D. minor* var. *palaui*.

Conclusiones

Varios factores apuntan a la hipótesis de refugio como determinante de la limitada distribución de especies endémicas en el contexto de la región mediterránea y, concretamente, en las islas Baleares. Las especies endémicas habitan preferentemente ambientes rocosos, con elevado grado de estrés y baja competencia interespecífica. Además, la divergencia entre resultados de distintos estudios demuestra que las causas fisiológicas causantes de la endemidad, lejos de presentar un patrón general, son específicas para cada caso concreto. Finalmente, la mayoría de estudios comparativos entre especies

endémicas de Baleares y otras especies de mayor distribución indican que las especies endémicas presentan la misma capacidad de adaptación a la sequía, en cuanto a su morfo-fisiología foliar, que las especies de más amplia distribución.

Referencias

- Alomar, G., Mus, M., Rosselló, J.A. 1997. *Flora endèmica de les Balears*. Consell Insular de Mallorca, Palma.
- Barbour, M.G. 1970. Is any angiosperm an obligate halophyte? *American Midland Naturalist* 85:105-120.
- Baruch, Z., Goldstein, G. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121:183-192.
- Baskauf, C.J., Eickmeier, W.G. 1994. Comparative ecophysiology of a rare and a widespread species of Echinacea (Asteraceae). *American Journal of Botany* 81:958-964.
- Bevill, R.L., Louda, S.M. 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13:493-498.
- Brock, M.T., Galen, C. 2005. Drought tolerance in the alpine dandelion, Taraxacum ceratophorum (Asteraceae), its exotic congener T. officinale, and interspecific hybrids under natural and experimental conditions. *American Journal of Botany* 92:1311-1321.
- Calero, C., Ibáñez, O., Mayol, M., Rosselló, J.A. 1999. RAPD markers detect a single phenotype in Lysimachia minoricensis J.J. Rodr. (Primulaceae), a wild extinct plant. *Molecular Ecology* 8:2133-2136.
- Contandriopoulos, J, Cardona, M.A. 1984. Caractère original de la flore endémique des Baléares. *Botanica Helvetica* 94:101-131.
- Cowling, R.M., Holmes, O.M. 1992. Endemism and speciation in a lowland flora from the Cape Floristic Region. *Biological Journal of the Linnean Society* 47:367-383.
- Cowling, R.M., Witkowski, E.T.F., Milewski, A.V., Newbey, K.R. 1994. Taxonomic, edaphic, and biological aspects of narrow endemism on matched sites in Mediterranean South Africa and Australia. *Journal of Biogeography* 21:651-664.
- Debussche, M., Thompson, J.D. 2003. Habitat differentiation between two closely related Mediterranean plant species, the endemic Cyclamen balearicum and the widespread C. repandum. *Acta Oecologica* 24:35-45.
- Denslow, L.S. 2001. The ecology of insular biotas. *Trends in Ecology and Evolution* 16:423-242.
- Durand, L.Z., Goldstein, G. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia* 126:345-354.
- Erben, M. 1993. Limonium Mill. En: *Flora Ibérica*. Castroviejo, S., Aedo, C., Cirujano, S., Laín, M., Montserrat, P., Morales, R., Muñoz, F., Navarro, C., Paiva, J., Soriano, C. (eds.), Vol. 3. pp. 2-143, Real Jardín Botánico-CSIC, Madrid. España.
- Favarger, C., Contandriopoulos, J. 1961. Essai sur l'endémisme. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 77:383-408.
- Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Díaz-Espejo, A., Galmés, J., Medrano, H. 2008. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant Cell and Environment* 31: 602-621.
- Galmés, J., Cifre, J., Medrano, H., Flexas, J. 2005a. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. *Oecologia* 145:21-31.
- Galmés, J., Flexas, J., Keys, A.J., Cifre, J., Mitchell, R.A.C., Madgwick, P.J., Haslam, R.P., Medrano, H., Parry, M.A.J. 2005b. Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves. *Plant Cell and Environment* 28:571-579.

- Galmés, J., Medrano, H., Savé, R., Flexas, J. 2007a. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant and Soil* 290:139-155.
- Galmés, J., Medrano, H., Flexas, J. 2007b. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist* 175:81-93.
- Galmés, J., Abadía, A., Cifre, J., Medrano, H., Flexas, J. 2007c. Photoprotection processes under water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits. *Physiologia Plantarum* 130:495-510.
- Galmés, J., Ribas-Carbó, M., Medrano, H., Flexas, J. 2007d. Response of leaf respiration to water stress in Mediterranean species with different growth forms. *Journal of Arid Environments* 68:206-222.
- Galmés, J., Abadía, A., Medrano, H., Flexas, J. 2007e. Photosynthesis and photoprotection responses to water stress in the wild-extinct plant Lysimachia minoricensis. *Environmental and Experimental Botany* 60:308-317.
- Galmés, J., Medrano, H., Flexas, J. 2007f. Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a pubescent (var. minor) and a glabrous (var. palaui) variety of Digitalis minor. *Environmental and Experimental Botany* 60:105-111.
- Gankin, R., Major, J. 1964. Arctostaphylos myrtifolia, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology* 45:792-808.
- Godoy, O., Richardson, D.M., Valladares, F., Castro-Díez, P. 2009. Flowering phenology of non-vasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Annals of Botany* 103:485-494.
- Greuter, W. 1991. Botanical diversity, endemism, rarity, and extinction in the Mediterranean area: an analysis based on the published volumes of Med-Checklist. *Botanika Chronika* 10:63-79.
- Gulías, J., Flexas, J., Mus, M., Cifre, J., Lefi, E., Medrano H. 2003. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in balearic endemic and non-endemic Mediterranean species. *Annals of Botany* 92:215-222.
- Gulías, J., Flexas, J., Abadía, A., Medrano, H. 2002. Photosynthetic responses to water stress in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of Rhamnus ludovici-salvatoris, an endemic Balearic species. *Tree Physiology* 22:687-697.
- Hikosaka, K., Shigeno, A. 2009. The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. *Oecologia* 160:443-451.
- Hinz, P.A., 1987. Etude biosystématique de l'agregat Digitalis purpurea L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VIII. Digitalis minor L. endémique des Baléares. *Candollea* 42:693-716.
- Hulme, P.E. 2008. Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology* 22:3-7.
- Kruckeberg, A.R., Rabinowitz, D. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:447-479.
- Lambers H., Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for ecological causes and consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-261
- Lambers, H., Chapin, F.S., Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, USA.
- Lavergne, S., Thuiller, W., Molina, J., Debussche, M. 2005. Environmental and human factors influence rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115 year study in the Mediterranean region. *Journal of Biogeography* 32:799-811.
- Lavergne, S., Thompson, J. D., Garnier, E., Debussche, M. 2004. The biology and ecology of endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107:505-518.
- Lavergne, S., Garnier, E., Debussche, M. 2003. Do rock endemic and widespread plant species differ under the leaf-height-seed plant ecology strategy scheme? *Ecology Letters* 8:398-404.

- Lefi, E., Medrano H., Cifre, J. 2004. Water uptake dynamics, photosynthesis and water use efficiency in fieldgrown Medicago arborea and Medicago citrina under prolonged Mediterranean drought conditions. *Annals of Applied Biology* 144:299-307.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., Hulme, P.E. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants in Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93:512-520.
- Matesanz, S., Valladares, F., Escudero, A. 2009. Functional ecology of a narrow endemic plant and a widespread congener from semiarid Spain. *Journal of Arid Environments* 73:784–794.
- Médail, F., Quézel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13:1510-1513.
- Meyer, S.E. 1986. The ecology of gypsophile endemism in the Eastern Mojave desert. *Ecology* 67:1303–1313.
- Murray, B.R., Thrall, P.H., Gill, A.M., Nicotra A.B. 2002. How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecology* 27:291-310.
- Niinemets, U., Díaz-Espejo, A., Flexas, J., Galmés, J., Warren, C. 2009. Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. *Journal of Experimental Botany* 60:2249-2270.
- Ojeda, F., Simmons, M.T., Arroyo, J., Marañón, T., Cowling, R.M. 2001. Biodiversity in South African fynbos and Mediterranean heatland. *Journal of Vegetation Science* 12:867-874.
- Palacio, S., Escudero, A., Monserrat-Martí, G., Maestro, M., Milla, R., Albert, M.J. 2007. Plants living on gypsum: beyond the specialist model. *Annals of Botany* 99:333-343.
- Pattison, R.R., Goldstein, G., Ares, A. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian species. *Oecologia* 117:449–459.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182:565–588.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W.D. 1999. Generality of the leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- Richards, A.E., Shapcott, A., Playford, J., Morrison, B., Critchley, C., Schmidt, S. 2003. Physiological profiles of restricted endemic plants and their widespread congeners in the North Queensland wet tropics, Australia. *Biological Conservation* 111:41-52.
- Rosselló, J.A., Mus, M. 1988. Morphological, anatomical and chromatographical study of Rhamnusxjacobi-salvatoris O. Bolos and J. Vigo, putative hybrid between R. alaternus and R. ludovici-salvatoris. *Candollea* 43:199-207.
- Snyder, K.M., Baskin, J.M., Baskin, C.C. 1994. Comparative ecology of the narrow endemic Echinacea tennesseensis and two geographically widespread congeners: relative competitive ability and growth characteristics. *International Journal of Plant Science* 155:57-65.
- Stebbins, G.L., Major, J. 1965. Endemism and speciation in the California flora. *Ecological Monographs* 35:1-35.
- Thompson, J.D. 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford, England. U.K.
- Thompson, J.D., Lavergne, S., Affre, L., Gaudeul, M., Debussche, M. 2005. Ecological differentiation of Mediterranean endemic plants. *Taxon* 54:967-976.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martinez-Ferri, E., Perez-Corona, E., Manrique, E., 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156:457–467.
- Walker, R.B., Walker, H.M., Ashworth, P.R. 1955. Calcium-magnesium nutrition with special reference to serpentine soils. *Plant Physiology* 30:214-221.

Wells, P.V. 1969. The relation between mode of reproduction and extent of speciation in woody genera of the California chaparral. *Evolution* 23:264-267.

Whittaker, R.F. 2001. *Island biogeography: ecology, evolution and conservation*. Oxford University Press, Oxford. England. U.K.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, F.S., Cornelissen, et al. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.

Wulff, E.V. 1943. *An introduction to historical plant geography*. Waltham, MA: Chronica Botanica Co., Massachusetts. USA.

Zohary, M. 1973. *Geobotanical foundations of the Middle East*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. Germany.