

GEA, FLORA ET FAUNA

Diversitat isoenzimàtica de la flora vascular silvestre dels Països Catalans

Jordi López-Pujol*, Maria Bosch**, Joan Simon**
& Cèsar Blanché**

Rebut: 06.07.06
Acceptat: 07.11.07

Resum

Els Països Catalans presenten una elevada diversitat florística, amb més de 4.500 tàxons i una taxa mitjana d'endemicitat al voltant del 5 %. En el present estudi s'ha dut a terme una síntesi de les dades publicades fins a la data referides a diversitat genètica isoenzimàtica en tàxons endèmics o aquells amb poblacions situades dins els Països Catalans. Dels 36 tàxons analitzats, se'n desprenen uns nivells relativament elevats de variabilitat genètica ($P = 28,85\%$, $A = 1,46$, $H_e = 0,112$ per als tàxons diploides), encara que amb un percentatge prou important (al voltant del 6 %) d'al·lels rars per població, unes taxes elevades de consanguinitat ($F_{IS} = 0,245$) i una divergència genètica entre poblacions prou significativa ($G_{ST} = 0,248$). Les causes d'aquests patrons, juntament amb la seva relació amb diferents característiques biològiques i ecològiques dels tàxons catalans, s'analitzen detingudament.

MOTS CLAU: diversitat genètica, electroforesi d'isoenzims, Països Catalans, patrons.

Abstract

Allozyme diversity in the wild vascular flora from the Catalan Countries

The Catalan Countries exhibit a high floristic diversity, with more than 4.500 taxa and a mean rate of endemism of about 5 %. Here we present a synthesis of the literature concerning allozyme genetic diversity in endemic taxa or in those with populations located within the Catalan Countries. From 36 taxa examined, relatively high levels of genetic variability have been detected ($P = 28,85\%$, $A = 1,46$, $H_e = 0,112$ for diploid taxa), although with a substantial percentage (around 6 %) of rare alleles per population, high rates of inbreeding ($F_{IS} = 0,245$), and a significant genetic divergence among populations ($G_{ST} = 0,248$). The causes of those patterns, together with their relationship with different biological and ecological traits of these Catalan taxa, have been analyzed in detail.

KEY WORDS: genetic diversity, allozyme electrophoresis, Catalan Countries, patterns.

* Acadèmia Xinesa de Ciències. Institut de Botànica. Laboratori de Botànica Sistemàtica i Evolutiva. 100093 Pequín (Xina).
** Universitat de Barcelona. Facultat de Farmàcia. Laboratori de Botànica. GReB. Av. de Joan XXIII, s/n. E-08028 Barcelona. A/e: jlopezpu@ub.edu

Resumen

Diversidad aloenzimática de la flora vascular silvestre de los Países Catalanes

Los Países Catalanes presentan una elevada diversidad florística, con más de 4.500 taxones y una tasa media de endemidad de aproximadamente el 5 %. En el presente estudio se ha llevado a cabo una síntesis de los datos publicados hasta la fecha referidos a diversidad genética isoenzimática en taxones endémicos o en aquellos con poblaciones situadas dentro de los Países Catalanes. De los 36 taxones analizados, se constatan unos niveles relativamente elevados de variabilidad genética ($P = 28,85 \%$, $A = 1,46$, $H_e = 0,112$ para los taxones diploides), aunque con un porcentaje notable (cerca del 6 %) de alelos raros por población, unas tasas elevadas de consanguinidad ($F_{IS} = 0,245$) y una divergencia genética entre poblaciones bastante significativa ($G_{ST} = 0,248$). Las causas de estos patrones, junto con su relación con diferentes características biológicas y ecológicas de los taxones catalanes, se analizan detalladamente.

PALABRAS CLAVE: diversidad genética, electroforesis de isoenzimas, Países Catalanes, patrones.

Introducció

Context del nostre estudi: patrons de diversitat genètica en relació a l'ecologia i als trets evolutius

En els darrers 25 anys, han aparegut diversos estudis encaminats a determinar l'existència de correlacions entre la diversitat genètica de les plantes vasculares i les característiques biològiques, ecològiques i geogràfiques, amb l'objectiu d'explicar quins són els determinants dels nivells i de la distribució de la diversitat genètica de les poblacions. El motiu d'aquests estudis ha estat la cerca de determinades característiques de les espècies —emprant la bibliografia disponible— que permetessin realitzar prediccions sobre els nivells i la distribució de la variabilitat genètica, atesa la impossibilitat de dur a terme estudis genètics en totes les espècies

amenaçades o almenys en una fracció significativa d'aquestes (Ellstrand & Elam, 1993; Hamrick & Godt, 1996a). D'altra banda, l'actual crisi de biodiversitat requereix, en moltes ocasions, la presa de decisions que assegurin la conservació de les espècies sense esperar a l'obtenció de dades genètiques (Spielman *et al.*, 2004).

El primer d'aquests treballs de síntesi és un recull de dades genètiques (nivells de diversitat d'àmbit poblacional) i ecològiques (12 característiques diferents) de 113 tàxons vegetals (Hamrick *et al.*, 1979), ampliat uns anys més tard a 124 tàxons i 14 característiques ecològiques (Loveless & Hamrick, 1984). El més cèlebre, però, és el recull de Hamrick & Godt (1990), a bastament citat en el camp de la biologia vegetal i la genètica de poblacions, en què es recullen les dades genètiques de 449 tàxons en l'àmbit d'espècie, en el de població i entre poblacions dins de la mateixa espècie, i es correlacionen amb 8 grans categories ecològiques. Amb posterioritat, els mateixos autors (Hamrick & Godt, 1996b) realitzaren una anàlisi en què es comparaven les dades genètiques de gairebé 1.500 entrades (no necessàriament tàxons, atès que molts d'ells estaven representats amb més d'una entrada) amb diverses combinacions de dues característiques ecològiques.

D'aquests estudis es desprenen tota una sèrie de conclusions amb importants implicacions de cara a la conservació de les espècies. En primer lloc, tot i que la variabilitat genètica depèn d'una teranyina de factors ecològics, biològics i també històrics, moltes vegades íntimament lligats, hi ha dues característiques que sobresurten per damunt de la resta perquè expliquen una part prou significativa de la variació en la diversitat genètica de les plantes vasculares: l'àmbit geogràfic i el sistema reproductiu. Així, les espècies d'àmbit geogràfic restringit (les espècies endèmiques i/o rares) solen presentar un nivell de diversitat genètica menor, tant en l'àmbit de població com en el d'espècie, encara que no hi ha diferències sig-

nificatives en la distribució d'aquesta diversitat entre poblacions (Hamrick *et al.*, 1979; Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1990). Atenent al sistema reproductiu, les espècies al·logames presenten més variabilitat genètica que les autògames, encara que les darreres presenten un major nivell de diferenciació genètica entre poblacions (Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1990).

Aquests reculls s'han criticat, però, per mancar-hi un plantejament estadístic prou congruent (Karron, 1987; Gitzendanner & Soltis, 2000; Cole, 2003), atès que els tàxons inclosos en aquestes anàlisis se solen tractar com a dades estadísticament independents ignorant les seves relacions filogenètiques, fet que condueix a un fenomen de «pseudoreplicació» i a una pèrdua de poder estadístic de l'anàlisi (Felsenstein, 1985; Silvertown & Dodd, 1996; Gitzendanner & Soltis, 2000; Aguinagalde *et al.*, 2005). Per a aquests autors, la millor aproximació és limitar les comparacions a tàxons congenèrics en cas de no disposar d'aproximacions filogenètiques, atès que permet controlar els efectes de la inèrcia filogenètica per a les diferents característiques ecològiques i biològiques. Un problema addicional que presenten aquests reculls de múltiples espècies consisteix en la dificultat d'estandardització de les dades genètiques (diferent nombre de *loci* estudiats, diferent interpretació dels fenotips obtinguts, diferent programari emprat per al càlcul dels paràmetres de variabilitat genètica), mancança que pot evitar-se en les comparacions congenèriques, atès que les dades dels tàxons que es comparen solen provenir de la mateixa publicació (Gitzendanner & Soltis, 2000). Les anàlisis congenèriques, tanmateix, presenten l'enorme handicap que amb prou feina es disposa de dades genètiques per a uns pocs parells de tàxons congenèrics, limitant el poder d'aquest tipus d'aproximació. Per contra, els reculls clàssics de diversitat genètica multiespècie permeten la inclusió de totes les dades genèti-

ques de la literatura disponibles, la qual cosa confereix una visió molt més global dels patrons de diversitat genètica de les espècies.

En el context de les comparacions entre tàxons congenèrics, Karron (1987) fou el primer a comparar 11 parells de congèneres rars i d'àmplia distribució pel que fa a la diversitat genètica i a la taxa d'al·logàmia, obtenint menor variabilitat genètica i superiors taxes d'autogàmia per als tàxons rars. Més recentment, Gitzendanner & Soltis (2000) han realitzat un estudi similar però amb una mida mostral més gran (34 gèneres representant 102 tàxons), comparant tant els nivells (específics i intrapoblacionals) com la distribució de la diversitat genètica, i reflectint una menor diversitat per a les espècies rares, però una gairebé idèntica distribució de la diversitat entre poblacions. Darrerament, Cole (2003) ha inclòs en la seva anàlisi un total de 247 espècies vegetals en 57 comparacions diferents de la diversitat genètica entre espècies congenèriques rares i comuns, amb idèntics resultats als aportats per Gitzendanner & Soltis (2000), amb la única novetat que es corroborava una menor variabilitat genètica per a les espècies autògames. Frankham (1995) ha estat, però, el primer a intentar correlacionar el grau d'amenaça d'una espècie amb els seus nivells de diversitat genètica: en un estudi en què es comparaven els nivells de variació genètica de 38 parells d'espècies (taxonòmicament properes, encara que no necessàriament congenèriques) amenaçades/no amenaçades, en la majoria dels casos (32 parells), les espècies amenaçades mostraren una menor diversitat genètica. No obstant això, només 6 dels 38 parells corresponien a espècies vegetals. En un treball molt més recent, Spielman *et al.* (2004) comparen l'heterozigosi en 170 parells de tàxons (també taxonòmicament propers) amenaçats/no amenaçats, dels quals 36 corresponen a plantes. D'aquestes, en 27 parells, els tàxons amenaçats presentaren menys heterozigosi que els tàxons no amenaçats.

Finalment, són molt més nombrosos els estudis en els quals es realitzen comparacions per a diferents característiques entre poblacions que pertanyen a un mateix tàxon, com ara la seva mida o bé si es tracta d'una població insular o continental. Tot i que aquestes correlacions es reporten en nombrosos estudis de diversitat en espècies vegetals, pocs són els treballs en què s'ha intentat trobar un patró comú per a les plantes i no només per a una espècie determinada. En la revisió d'Ellstrand & Elam (1993) sobre les conseqüències genètiques de la petita mida poblacional, d'una llista de 10 espècies, en 7 existia una correlació positiva entre la mida de les seves poblacions i els nivells de diversitat genètica. Anàlogament, Frankham (1996) trobà una correlació positiva entre els nivells de variació isoenzimàtica i el logaritme de la mida poblacional en 15 de les 16 espècies vegetals estudiades. Un segon treball del mateix autor (Frankham, 1997) revela nivells de variació genètica significativament més alts per a poblacions continentals respecte a les insulars en 8 de les 9 espècies vegetals recollides en aquesta anàlisi.

Els Països Catalans com a subconjunt del *hotspot* mediterrani de biodiversitat

La conca mediterrània és considerada com un dels punts calents de la biodiversitat mundial, atesa l'enorme riquesa florística que presenta (al voltant d'un 10 % del total de les espècies que hi ha al planeta, concentrat en una àrea molt petita —només el 1,6 % de la superfície terrestre—; Médail & Quézel, 1999). A més, la flora de la regió mediterrània es caracteritza per una elevada taxa d'endemicitat (13.000 de les 25.000 espècies presents en aquesta àrea són endèmiques), fet que s'ha relacionat amb diversos factors, com ara la història paleogeològica i climàtica, la biogeografia, l'heterogeneïtat ecològica i geogràfica i la influència de l'home (Quézel, 1995; Médail

& Quézel, 1997). Aquesta riquesa i heterogeneïtat d'hàbitats, d'espècies i de poblacions, però també de camins i de situacions evolutives diferents, converteix la Mediterrània en un lloc on podem trobar una àmplia gamma de patrons de variabilitat genètica en les plantes vasculares.

Els Països Catalans (figura 1) constitueixen una de les àrees més riques florísticament parlant de la conca mediterrània, amb un total de 3.586 espècies i 4.602 tàxons incloent espècies, subespècies i varietats (Bolòs *et al.*, 2005). Aquesta regió, que representa poc més del 2,9 % de la superfície total de la conca mediterrània (uns 70.000 km²), conté al voltant del 15 % de tota la diversitat florística d'aquest *hotspot* mundial de biodiversitat en termes de nombre de tàxons (14,34 %, si tenim en compte només les espècies, i 15,34 %, si també es prenen en consideració els tàxons d'àmbit subespecífic). Per tant, estem davant d'una de les àrees botànicament més riques de la Mediterrània occidental i, per extensió, de tot Europa. La taxa d'endemicitat és, però, en el seu conjunt, relativament baixa: segons el criteri taxonòmic i les dades corològiques de Bolòs *et al.* (2005), només 235 dels 4.602 tàxons que indiquen per als Països Catalans (o sigui, poc més d'un 5 %) en són estrictament endèmics, a causa de les afinitats amb diverses zones biogeogràfiques. Tot i això, àrees significatives dels Països Catalans estan incloses en alguns dels 10 *mini-hotspots* de biodiversitat mediterrània proposats per Médail & Quézel (1997), com ara les illes Balears i el territori diànic (País Valencià). Són també àrees florísticament molt riques (i amb taxes d'endemicitat superiors al 10 %) les muntanyes catalanídiques i tots els Prepirineus i els Pirineus orientals. Els Països Catalans poden ésser considerats, per tant, com una mostra representativa del *hotspot* mediterrani.

S'ha triat el territori dels Països Catalans (en els termes que el defineixen Bolòs &



FIGURA 1. Localització dels Països Catalans, en ombrejat negre.

Vigo, 1984-2001) i no cap entitat de caire biogeogràfic o florístic (com podria ésser la conca mediterrània occidental) com a àrea d'estudi atès que: 1) es tracta de la unitat habitual de treball dels botànics catalans; 2) compta amb un tresor complet de tàxons que permet fer-ne càlculs (cosa que no ocorre amb Med-Checklist ni amb Flora Iberica, no finalitzats), i 3) permetrà en un futur comparar les dades amb altres treballs d'inventariació de la diversitat genètica que empenen el mateix territori considerat, com ara CROMOCAT.

L'objectiu del present treball pot considerar-se múltiple. En primer lloc, pretenem criticar adequadament els resultats dels estudis de diversitat genètica disponibles en la bibliografia sobre plantes vasculares presents en els Països Catalans, conjunt al qual hem afegit els estudis realitzats pel nostre equip de recerca (l'equip de Biologia de la Conservació de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de Barcelona) durant el darrer quinquenni (2000-2005). En segon lloc, se cerquen les possibles correlacions entre les principals característiques biològiques i ecològiques de les plantes vasculares del territori considerat i els nivells i la distribució de la seva diversitat genètica. En tercer lloc, intentem esbrinar si la història paleogeològica, climàtica i biogeogràfica dels

Països Catalans (fenòmens d'orogènesi alpina, crisi del Messinià, glaciacions pleistocèniques) ha contribuït, almenys en part, als actuals patrons de diversitat genètica que mostren les espècies que habiten en aquesta regió. Finalment, tractem de discernir si l'impacte continuat de les activitats humanes als Països Catalans, significativament agreujades durant el darrer segle, ha contribuït a una modificació dels patrons de variació genètica en les seves espècies vegetals.

Material i Mètodes

Els isoenzims com a marcadors de diversitat genètica

Fins a la dècada dels seixanta del segle passat, la determinació de la diversitat genètica dins de les espècies vegetals es basava en la mesura de característiques morfològiques (fenotípiques). L'estudi d'aquests trets presentava una sèrie de desavantatges, com ara que mostraven una variació quantitativa (no com a classes fenotípiques discretes), herència poligènica (no podien identificar-se els *loci* individuals), la seva expressió depenia enormement de les condicions ambientals i era necessària la realització d'encreuaments controlats sota condicions ambientals homogènies per determinar el mecanisme d'herència dels caràcters estudiats (Allard *et al.*, 1968; Berg & Hamrick, 1997; Sosa *et al.*, 2002). A partir de la segona meitat dels anys seixanta, van començar a desenvolupar-se tècniques bioquímiques i moleculars que, per primer cop, permetien la identificació d'al·lels (és a dir, trets qualitius i no quantitius) en una mostra relativament gran de *loci* gènics. L'assumpció bàsica en l'ús d'aquests marcadors consistia en què l'estructura genètica mesurada amb gens neutrals o quasi neutrals (i, per tant, independents de l'ambient) pot reflectir els processos evolutius (*inbreeding* o

consanguinitat, deriva genètica i flux genètic) que afecten el genoma sencer (Bataillon *et al.*, 1996; Hamrick & Godt, 1996a; Petit *et al.*, 1998). El primer d'aquests marcadors monogenètics a emprar-se foren els isoenzims, àmpliament usats encara en l'actualitat. Amb el desenvolupament de la tècnica de PCR (*Polymerase chain reaction*) per a l'amplificació de fragments del DNA, des de principis dels anys noranta s'ha produït un *boom* en l'aparició de nous tipus de marcadors, entre d'altres els RFLP, els SNP, els AFLP, els ISSR i els microsatèl·lits.

Tot i l'adveniment de tota aquesta sèrie de noves tècniques moleculars, els isoenzims continuen essent encara un dels marcadors més emprats en la detecció de diversitat genètica (Hogbin *et al.*, 2000; Sosa *et al.*, 2002; Ridgway, 2005) i possiblement el marcador de primera elecció en genètica de la conservació (R. Frankham, com. pers.), a causa d'una sèrie d'avantatges (vegeu López-Pujol, 2005, per a una discussió detallada), tant de tipus tecnològic (una òptima ràtio cost–efectivitat, la no necessitat de tenir un coneixement previ del genoma, simplicitat de la tècnica) com de tipus genètic (l'herència dels isoenzims és codominant, fet que permet destriar fenotípicament els homozigots dels heterozigots i, a més, els isoenzims són productes de l'expressió de regions codificants del genoma, cosa que suposa una senzilla interpretació dels patrons de bandes obtinguts —fenotip— en termes genètics —al·lels i *loci*—) i, també, pràctic (existeix un elevat corpus de literatura isoenzimàtica que, òbviament, permet fer comparacions). Tanmateix, presenten una sèrie d'inconvenients respecte als marcadors moleculars, destacant la necessitat que les mostres provinquin de teixits vius, la impossibilitat d'automatització del procediment experimental i el baix nivell de polimorfisme obtingut, tot i que aquest sol ésser suficient per a la detecció de diversitat genètica a l'escala poblacional (per exemple, Crawford *et al.*, 2001a;

Ridgway, 2005). Els isoenzims, per tant, segueixen constituint-se en una eina de recerca perfectament vàlida en genètica de poblacions d'espècies vegetals i són el marcador escollit per a la caracterització de la diversitat genètica de la flora silvestre dels Països Catalans que presentem en aquest treball.

Recopilació dels estudis isoenzimàtics en tàxons de la flora dels Països Catalans

Per tal de dur a terme la caracterització de la diversitat genètica de la flora silvestre dels Països Catalans, s'ha realitzat una cerca de la bibliografia disponible sobre diversitat isoenzimàtica en tàxons (espècies i subespècies) d'aquest territori o, com a mínim, amb algunes de les poblacions estudiades dins de la seva extensió (figura 1). Amb la informació recopilada, s'ha construït una base de dades amb tots els tàxons dels quals hem pogut obtenir dades genètiques. A aquesta base de dades s'ha afegit el corpus de dades sobre variabilitat genètica obtingudes pel nostre equip de recerca durant el darrer quinquenni, però també en anys anteriors. A López-Pujol (2005) es troba un recull de les aportacions i el desenvolupament d'aquesta disciplina en el nostre país.

Alguns dels tàxons recollits són objecte d'estudi en més d'un treball, com ara *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster* i *Quercus suber*. En aquests casos, i tal com aconsellen Hamrick & Godt (1996b), convé tractar-los com a entrades independents i, en cap cas, calcular la mitjana dels paràmetres genètics, atès que els plantejaments, el material i els mètodes de cada treball solen ser molt diferents: la mida, el nombre de poblacions i el nombre de *loci* assajats són característiques que solen variar molt depenent de l'equip que realitza la recerca i, de vegades, cada treball se centra en una secció diferent de l'àrea de distribució del tàxon en qüestió. Per tant, en aquests casos, cal considerar que cada entrada aporta una informació única i, atesa la mida de la base de

TAULA 1. Dades genètiques i ecològiques per cadascun dels 36 taxons inclosos en l'estudi.

Tàxon	Nombre de poblacions***	Nombre de loci**	Nombre de variants per població**	P	A	H _e	H _d	F _s	% d'alels excursions F _{ST} o G _{ST} †	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Referència	
TAXONS DIPLOIDES																				
1. <i>Abies alba</i>	23 (1)	10	0	40,0	1,40	—	0,063	—	—	G	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Fady <i>et al.</i> (1999)	
2. <i>Aconitum lycoctonum</i>	19 (1)	10	—	29,0	1,50	0,093	0,100	0,066	—	D	AD	C	PC	S	AL	G	B	NA	Utelli <i>et al.</i> (1999)	
3. <i>Anthriscum pterigosili</i>	4 (4)	14	—	17,3	1,21	0,050	0,080	—	0,060*	D	E	C	PC	S	AL	G	R	A (VU)*	Mateu-Andrés (2004)	
4. <i>Anthriscum valentium</i>	5 (5)	21	—	23,8	1,33	0,184	0,075	—	0,480*	D	E	C	PC	S	AL	G	R	A (VU)*	Mateu-Andrés & Segarra-Monagu (2000)	
5. <i>Bardera chouardii</i>	1 (1)	21	4,17	9,5	1,14	0,078	0,046	-0,461	—	D	E	C	PL	S	AL	G	R	A (CR)	Segarra-Monagués & Catalán (2002)	
6. <i>Bardera pyrenaica</i>	6 (1)	21	0	19,0	1,24	0,135	0,085	-0,500	—	D	E	C	PL	S	AL	G	R	NA	Segarra-Monagués & Catalán (2002)	
7. <i>Brassica montana</i>	5 (3)	11	6,71	36,4	1,88	—	0,184	—	0,41	0,181*	D	E	C	PC	—	M	G	NA	Lázaro & Aguirregaldé (1998)	
8. <i>Cherolopis tinjovicensis</i>	5 (4)	10	1,92	15,8	1,18	—	0,247	—	5,05	0,293*	D	AD	IC	PC	—	AL	—	NA	Garnatje <i>et al.</i> (1998)	
9. <i>Cyclanthera balaerium</i>	28 (19)	9	0,87	24,2	1,30	0,006	0,062	0,948	1,01	0,112*	D	AD	IC	PC	S	M	LD	B	Altre <i>et al.</i> (1997)	
10. <i>Delphinium bolosii</i>	3 (3)	15	1,82	28,9	1,40	0,107	0,104	0,019	7,73	0,252*	D	E	C	PC	S	M	G	BE	Orellana <i>et al.</i> (2007)	
11. <i>Delphinium gracile</i>	3 (3)	11	10,02	45,5	1,77	0,198	0,159	0,039	18,46	0,073*	D	AD	C	A	S	M	G	PH	Bosch, 1999	
12. <i>Delphinium pentagynum</i> subsp. <i>formenterianum</i>	1 (1)	9	6,25	40,7	1,60	0,125	0,180	0,358	—	D	E	I	PC	AS	AL	G	BE	A (CR)	López-Pujol <i>et al.</i> (2003a)	
13. <i>Delphinium verdanense</i>	2 (2)	11	16,11	40,9	2,15	0,154	0,205	0,451	17,31	0,028*	D	AD	C	A	—	M	G	AL	Bosch, 1999	
14. <i>Erodium rupestre</i>	5 (5)	14	0	7,1	1,07	0,009	0,025	0,613	1,25	0,372*	D	E	C	PL	S	AL	G	R	NA	López-Pujol <i>et al.</i> (2006)
15. <i>Hippocrepis balearica</i>	1 (1)	15	6,25	6,7	1,10	0,011	0,010	—	—	D	E	I	PL	S	AL	G	R	NA	González-Candelas & Montolio (2000)	
16. <i>Hippocrepis grossii</i>	1 (1)	15	6,25	20,0	1,30	0,122	0,101	—	—	D	E	I	PL	S	AL	G	R	NA	González-Candelas & Montolio (2000)	
17. <i>Hippocrepis valentina</i>	12 (12)	15	5,78	24,4	1,27	0,099	0,085	-0,179	3,35	0,171*	D	E	C	PL	S	AL	G	NA	González-Candelas & Montolio (2000)	
18. <i>Juglans regia</i>	15 (1)	15	3,85	53,3	1,73	0,331	0,365	0,091	—	D	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Fornari <i>et al.</i> (1999)	
19. <i>Lotium rigidum</i>	10 (2)	5	—	3,90	0,408	0,514	—	—	—	M	AD	IC	A	—	AL	G	AL	NA	Oliveira & López (1999)	
20. <i>Penocopsis montisciana</i>	4 (4)	16	15,06	70,3	2,20	0,121	0,239	0,486	6,30	0,376*	D	E	C	PL	S	AL	G	NA	López-Pujol <i>et al.</i> (2001)	
21. <i>Peroopsis pardoi</i>	3 (3)	16	11,76	56,3	1,90	0,072	0,192	0,620	8,56	0,354*	D	E	C	PL	S	AL	G	R	López-Pujol <i>et al.</i> (2001)	
22. <i>Pinus halepensis</i>	6 (3)	15	5,26	26,7	1,27	0,059	0,064	0,068	0	0,031*	G	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Agúndez <i>et al.</i> (1997)
23. <i>Pinus halepensis</i>	15 (6)	5	—	—	—	0,262	0,228	0,128	—	G	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Agúndez <i>et al.</i> (1999)	
24. <i>Pinus pinaster</i>	12 (2)	18	—	41,7	2,00	—	0,159	—	—	G	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Salvador <i>et al.</i> (2000)	
25. <i>Pinus pinaster</i>	32 (7)	14	—	51,4	1,71	—	0,103	0,038	—	G	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	González-Martínez <i>et al.</i> (2005)	
26. <i>Pinus sylvestris</i>	23 (1)	11	28,57	72,7	2,54	0,316	0,334	0,056	—	G	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Prus-Głowacki & Stephan (1994)	
27. <i>Quercus alba</i>	18 (2)	14	—	32,1	—	0,135	0,145	0,123	—	D	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Jiménez <i>et al.</i> (1999)	
28. <i>Quercus alba</i>	7 (1)	13	8,33	61,5	1,85	0,189	0,229	—	—	D	AD	IC	PL	S	AL	LD	B	NA	Elena-Rosselló & Cabrera (1996)	
29. <i>Sexeli farreyrii</i>	3 (5)	14	31,09	83,3	3,00	0,120	0,292	0,592	4,41	0,041*	D	E	C	PC	S	AL	LD	PS	López-Pujol <i>et al.</i> (2002)	
30. <i>Silene dichotoma</i>	2 (2)	26	3,45	5,8	1,11	—	0,023	—	—	D	E	C	PC	S	AL	G	PH	A (EN)	Prentice (1984)	
31. <i>Silene dichotoma</i>	8 (8)	12	0,89	7,3	1,08	—	0,085	—	0,96	0,575*	D	E	IC	PC	S	AL	—	PS	A (VU)*	Prentice <i>et al.</i> (2003)
32. <i>Silene sennenii</i>	5 (5)	21	7,90	20,9	1,31	0,049	0,063	0,253	0	0,271*	D	E	C	PC	AS	—	LD	PH	A (EN)	López-Pujol <i>et al.</i> (2007a)
33. <i>Stachys maritima</i>	5 (5)	20	2,72	14,0	1,16	0,065	0,066	-0,102	0,95	0,316*	D	AD	C	PC	AS	AL	G	A (CR)	López-Pujol <i>et al.</i> (2003b)	
TAXONS POLIPLOIDES																				
34. <i>Delphinium montanum</i>	7 (7)	15	12,78	23,8	1,48	0,075	0,082	0,089	2,51	0,133*	D	E	C	PC	S	AL	G	AL	A (VU)	López-Pujol <i>et al.</i> (2007b)
35. <i>Medicago sativa</i> (silvestre)	9 (2)	5	—	90,0	3,10	—	0,255	—	—	D	AD	C	PC	—	AL	—	PH	NA	Jenczewski <i>et al.</i> (1999)	
36. <i>Thymus fuscoides</i>	8 (6)	5	18,40	83,3	2,94	0,474	0,423	-0,125	1,04	0,025*	D	AD	C	PC	AS	AL	G	BE	López-Pujol <i>et al.</i> (2004)	

1. Grup taxonòmic; G: gimnospermes; D: dicotiledònies; M: monocotiledònies.
 2. Ambit geogràfic; E: endèmica (present en menys de 50 localitats o bé en una àrea inferior a 10.000 km²); AD: àmplia distribució (present de forma àmplia als Països Catalans i, fins i tot, estenent-se a territoris propers).
 3. Insularitat; I: distribució (de les poblacions analitzades) només insular; C: distribució només continental; IC: distribució insular + continental.
 4. Estratègia vital; A: plantes anuals (s'inclouen les biennals); PC: perennes de vida curta (generalment < 10 anys); PL: perennes de vida llarga (generalment > 10 anys).
 5. Tipus de reproducció; AS: plantes amb capacitat clonal (reproducció asexual + sexual); S: sexual.
 6. Sistema d'encreuament; AL: al·logames; M: estratègia mixta (autogàmia + al·logàmia).
 7. Tipus de dispersió de les granes; G: per gravetat (curta distància); LD: estratègies de llarga distància (epizoocòria, endozoocòria, amocòria, hidroòria i altres).
 8. Hàbitat; PS: penyasegats marítims; BE: brolla escleròfila; PH: prats i herbassars; R: altituds rocoses; B: boscos; AL: altres.
 9. Grau d'amenaça; A: amenaçada (l'última en alguna de les categories d'amenaça de l'UICN o bé que s'ha constatat que etàxon sofreix alguna amenaça real que posi en perill la seva supervivència); NA: no amenaçada; L: assignació a alguna de les categories de l'UICN, 1990.
 *** Per al seu càlcul, només s'han considerat les poblacions amb N > 10, atès que les de mida inferior no poden contenir alels amb una freqüència inferior a 0,05.
 **** Entre parèntesis, nombre de poblacions localitzades als Països Catalans.

dades multitaxon (3 casos sobre 36 entrades en total; taula 1), la redundància, conseqüència de múltiples entrades per a determinats tàxons, té un efecte menyspreable en els valors mitjans dels diferents paràmetres genètics (cf. Hamrick & Godt, 1996b). Només hem recollit dades d'espècies de flora silvestre; aquest fet explica la no inclusió, per exemple, de *Lysimachia minoricensis*, atès que tots els individus analitzats electroforèticament estan cultivats en jardins botànics (Ibáñez *et al.*, 1999), i aquest és també l'origen dels que han estat reintroduïts a la natura.

Només hem tingut en consideració, d'altra banda, els treballs que contenen una interpretació genètica dels patrons de bandes electroforètiques. En els tàxons en què s'han assajat tant els *loci* monomòrfics com els polimòrfics (o bé quan tots resultaven ésser polimòrfics sense un coneixement previ), s'han extret (o calculat, per a aquells tàxons en què mancaven un o més paràmetres, i sempre i quan es facilitessin les dades genètiques de partida, fos en forma de matrius genotípiques i/o de freqüències al·lèliques) els paràmetres descriptors dels nivells de diversitat genètica intrapoblacional: A (nombre mitjà d'al·lèls per *locus*), P (percentatge de *loci* polimòrfics quan l'al·lèl més comú es presenta en una freqüència inferior a 0,95), H_o (heterozigosi observada), H_e (heterozigosi esperada) i F_{IS} (coeficient d'endogàmia). Quan han estat disponibles les freqüències al·lèliques, també s'ha calculat el percentatge d'al·lèls rars (en proporció inferior a 0,05) per població i el percentatge d'al·lèls exclusius per població. També hem extret (o calculat) un indicador de la distribució de la variabilitat genètica entre poblacions: F_{ST} (índex de fixació) o, alternativament, G_{ST} (coeficient de diferenciació gènica), considerant ambdós equivalents (de fet, tenen el mateix valor quan només hi ha dos al·lèls per *locus*; Hartl & Clark, 1989) per tal d'augmentar la mida mostral. Per a aquells casos en què

ha estat necessari el càlcul d'un o més paràmetres genètics, hem emprat dos dels programes informàtics habituals en genètica de poblacions, BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1989) i GENESTAT-PC (Whitkus, 1988).

En resum, s'ha pogut construir una base de dades amb els valors dels diferents paràmetres de polimorfisme genètic d'àmbit poblacional per a 36 tàxons diferents (taula 1). Tot i això, el nombre de tàxons dels Països Catalans que s'ha estudiat isoenzimàticament és lleugerament superior. Aquells tàxons per als quals no es proporcionen els paràmetres de diversitat genètica d'àmbit poblacional, ni tampoc es faciliten les dades genètiques de partida (genotips, freqüències al·lèliques) que permetin el seu càlcul (que, malauradament, tampoc s'han pogut obtenir per petició directa als autors), no s'han tingut en compte en aquest estudi i són els següents: *Antirrhinum intermedium*, *A. latifolium*, *A. litigiosum* i *A. majus* (Mateu-Andrés & De Paco, 2005), *Quercus ilex* (Michaud *et al.*, 1995; Toumi & Lumaret, 2001) i *Q. coccifera* (Toumi & Lumaret, 2001).

Diversitat isoenzimàtica i característiques biològiques i ecològiques dels tàxons recollits

Basant-nos en les revisions publicades fins a la data (Hamrick *et al.*, 1979; Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1990, 1996b), hem escollit una sèrie de característiques biològiques i ecològiques dels tàxons amb una influència significativa en els nivells i distribució de la diversitat genètica. Tots els tàxons de la base de dades multitaxon s'han classificat en una de les categories següents per a cada tret ecològic: 1) el gran grup taxonòmic (gimnospermes, dicotiledònies o monocotiledònies); 2) l'àmbit geogràfic (endèmica o d'àmplia distribució); 3) la insularitat (distribució només insular, distribució només continental o distribució insular i continen-

tal); 4) l'estratègia vital (anuals, perennes de vida curta o bé perennes de vida llarga); 5) el tipus de reproducció (estratègia asexual + sexual o bé només sexual); 6) el sistema d'encreuament (al·lògames o bé d'estratègia mixta); 7) el tipus de dispersió de les granes (per gravetat o bé amb una estratègia de llarga distància); 8) l'hàbitat (penya-segats marítics, brolla escleròfila, prats i herbassars, afloraments rocosos, boscos i altres), i 9) el grau d'amenaça (amençada o no amençada). S'ha afegit una darrera característica, el nivell de ploïdia, per permetre la comparació respecte a la variabilitat genètica entre espècies diploides i poliploides. Els criteris per a la inclusió d'un tàxon en cada una de les categories de cada característica ecològica i les abreviatures emprades estan detallades en la nota al peu de la taula 1. La informació necessària per a classificar els tàxons en cada una de les categories s'ha obtingut, en primer lloc, de les publicacions originals; quan la informació no era disponible, s'ha recorregut a altres treballs que tracten altres aspectes dels tàxons en qüestió (com ara els sistemes reproductius), a diverses flors locals (com ara *Flora dels Països Catalans*; Bolòs & Vigo, 1984-2001), llibres vermells o publicacions d'altra mena. Per a tots els tàxons recollits a la base de dades multitàxon, hem calculat les mitjanes (ponderades pel producte del nombre de *loci* analitzats i el nombre de poblacions estudiades) i les desviacions estàndard dels diferents paràmetres genètics (A , P , H_e , F_{IT} , F_{ST} o G_{ST} , el percentatge d'al·lels rars/població i el percentatge d'al·lels exclusius/població) per a cada categoria dels diferents trets ecològics recollits en l'apartat anterior. Les diferències entre les diferents categories de cada tret ecològic s'han avaluat emprant el test no paramètric de Kruskal-Wallis, atès que per a molts paràmetres la distribució de valors no era normal.

En segon lloc, i sempre que ens ha estat possible, hem abordat l'anàlisi des del punt

de vista de les comparacions entre tàxons congenèrics, tal com suggereixen Karron (1987), Gitzendanner & Soltis (2000) i Cole (2003). No obstant això, atesa la petita mida mostral, no s'ha pogut emprar cap dels tests estadístics apropiats per a aquest tipus d'anàlisi (tests de dades aparellades), i les comparacions que fem són només qualitatives. Només hem realitzat comparacions amb una selecció de trets (àmbit geogràfic, insularitat, grau d'amenaça i nivell de ploïdia), ja que els tàxons congenèrics solen pertànyer a la mateixa categoria per a la resta de les característiques. Finalment, hem complementat el nostre estudi amb la comparació entre poblacions dins d'un mateix tàxon. D'aquesta manera, dins de la nostra base de dades multitàxon, hem seleccionat aquells tàxons que contenen poblacions que pertanyen a diferents categories per a determinats trets (insularitat i grau d'amenaça), dels quals disposem de prou informació. Tots els càlculs estadístics s'han realitzat amb el programa STATGRAPHICS Plus 5.0.

Resultats i Discussió

Nivells i distribució de la diversitat genètica

A la taula 1 es recullen les dades isoenzimàtiques conegudes fins al moment actual sobre la flora dels Països Catalans, que, incorporant les dades aportades pels autors, ens donen un total de 137 poblacions que pertanyen a 33 tàxons diploides i 3 poliploides. Com a resultat global de la nostra anàlisi, es pot derivar que els valors mitjans de diversitat genètica per a plantes vasculars diploides dels Països Catalans són aparentment pobres en l'àmbit poblacional ($P = 28,85\%$, $A = 1,46$, $H_o = 0,094$, $H_e = 0,112$; taula 2), especialment si els comparem amb els derivats d'altres reculls de diversitat. Per exemple, en el primer recull de dades de variabilitat genètica de Hamrick *et al.* (1979), es reporten uns valors

GEA, FLORA ET FAUNA

TAULA 2. Diversitat genètica per a les diferents categories de cada tret ecològic dels diferents tàxons recollits a la base de dades multitàxon (taula 1). L'explicació de les diferents categories de cada tret ecològic està detallada a la taula 1.

Categoria	Nbre de tàxons	% d'al·lels rars per població ¹	P	A	H _s	H _e	F _{IS}	% d'al·lels exclusius per població	F _{ST} o G _{ST}
(1) GRUP TAXONÒMIC									
Gimnospermes	6	NS 8,34 (15,20)	NS 44,70 (19,48)	NS 1,69 (0,57)	NS 0,163 (0,182)	NS 0,130 (0,106)	NS 0,061 (0,015)	—	— 0 0,031
Monocotiledònies	1	—	—	3,90	0,408	0,514	—	—	—
Dicotiledònies	26	5,74 (7,04)	26,60 (20,79)	1,44 (0,46)	0,085 (0,074)	0,109 (0,091)	0,280 (0,394)	3,61 (5,63)	0,255 (0,165)
(2) ÀMBIT GEOGRÀFIC									
Endèmica	16	NS 6,87 (8,11)	* 26,40 (23,52)	* 1,41 (0,52)	* 0,090 (0,049)	* 0,100 (0,081)	NS 0,212 (0,389)	NS 3,28 (3,03)	NS 0,291 (0,179)
Àmplia distribució	17	4,30 (8,35)	30,93 (16,35)	1,62 (0,69)	0,098 (0,09)	0,131 (0,124)	0,319 (0,289)	3,76 (7,78)	0,164 (0,119)
(3) INSULARITAT									
Insular	3	NS 6,25 (0,00)	NS 19,66 (17,13)	NS 1,29 (0,25)	NS 0,080 (0,065)	NS 0,084 (0,085)	NS 0,358	NS —	NS —
Insular + continental	13	2,56 (9,45)	30,03 (19,92)	1,47 (0,81)	0,094 (0,140)	0,126 (0,139)	0,448 (0,328)	1,33 (2,24)	0,248 (0,241)
Continental	17	7,45 (8,50)	28,54 (22,26)	1,46 (0,52)	0,093 (0,053)	0,105 (0,080)	0,138 (0,402)	4,42 (5,97)	0,247 (0,154)
(4) ESTRATÈGIA VITAL									
Annual	3	NS 12,45 (4,31)	NS 43,66 (3,25)	NS 2,23 (1,14)	NS 0,215 (0,136)	NS 0,229 (0,193)	NS 0,204 (0,291)	NS 18,00 (8,81)	NS 0,055 (0,032)
Perenne de vida curta	12	5,95 (9,37)	22,15 (20,73)	1,37 (0,53)	0,097 (0,045)	0,102 (0,083)	0,148 (0,254)	2,55 (2,80)	0,300 (0,180)
Perenne de vida llarga	18	3,97 (7,66)	33,29 (21,63)	1,48 (0,44)	0,080 (0,104)	0,112 (0,104)	0,286 (0,420)	2,90 (3,37)	0,205 (0,151)
(5) TIPUS DE REPRODUCCIÓ									
Asexual + sexual	4	NS 2,56 (2,88)	NS 21,70 (11,47)	NS 1,28 (0,18)	NS 0,068 (0,035)	NS 0,075 (0,054)	NS 0,079 (0,211)	NS 1,77 (4,21)	NS 0,285 (0,033)
Sexual	25	5,95 (9,25)	30,62 (22,55)	1,47 (0,51)	0,095 (0,094)	0,109 (0,098)	0,289 (0,394)	3,42 (5,81)	0,243 (0,195)
(6) SISTEMA D'ENCREUAMENT									
Al·lògama	27	NS 6,38 (8,81)	NS 29,32 (22,90)	NS 1,47 (0,68)	NS 0,108 (0,105)	NS 0,119 (0,121)	NS 0,108 (0,357)	NS 3,05 (2,73)	NS 0,285 (0,186)
Estratègia mixta	5	3,74 (6,25)	29,74 (8,67)	1,49 (0,35)	0,065 (0,082)	0,102 (0,059)	0,643 (0,437)	5,66 (7,48)	0,130 (0,089)
(7) TIPUS DE DISPERSIÓ DE LES GRANES									
Gravetat (curta distància)	19	NS 5,69 (4,94)	* 26,49 (17,99)	NS 1,44 (0,66)	NS 0,10 (0,091)	NS 0,105 (0,114)	NS 0,092 (0,390)	* 5,13 (6,11)	NS 0,255 (0,154)
Altres mecanismes (llarga distància)	12	7,28 (12,17)	37,03 (20,38)	1,60 (0,57)	0,079 (0,119)	0,119 (0,112)	0,421 (0,311)	0,99 (2,09)	0,140 (0,111)
(8) HÀBITAT									
Penya-segats marítims	3	NS 9,75 (16,11)	NS 29,41 (40,71)	NS 1,63 (1,05)	NS 0,120 (0,001)	NS 0,145 (0,118)	NS 0,592	NS 2,01 (2,44)	NS 0,412 (0,377)
Brolla esclerofil·la	3	2,29 (2,53)	22,10 (12,45)	1,20 (0,21)	0,110 (0,013)	0,155 (0,071)	0,075 (0,240)	5,79 (1,89)	0,243 (0,029)
Prats i herbassars	3	7,05 (3,35)	21,04 (20,04)	1,33 (0,34)	0,085 (0,105)	0,069 (0,070)	0,202 (0,151)	4,12 (9,84)	0,175 (0,122)
Afloraments rocosos	10	6,57 (5,22)	28,40 (21,37)	1,36 (0,40)	0,092 (0,057)	0,104 (0,077)	0,127 (0,536)	4,34 (2,87)	0,283 (0,149)
Bosc	11	3,27 (10,61)	36,30 (16,14)	1,53 (0,40)	0,084 (0,121)	0,115 (0,108)	0,438 (0,308)	0,80 (0,71)	0,095 (0,057)
Altres	4	5,13 (9,47)	18,85 (19,02)	1,42 (1,39)	0,106 (0,178)	0,123 (0,229)	-0,002 (0,391)	3,90 (11,57)	0,264 (0,204)
(9) GRAU D'AMENANÇA									
No amenaçada	21	NS 5,31 (7,78)	NS 32,77 (19,26)	NS 1,52 (0,67)	NS 0,092 (0,120)	NS 0,126 (0,124)	NS 0,277 (0,354)	NS 4,06 (6,82)	NS 0,183 (0,137)
Amenaçada	12	6,67 (8,84)	23,68 (22,81)	1,49 (0,54)	0,095 (0,042)	0,094 (0,077)	0,177 (0,391)	2,67 (3,40)	0,310 (0,191)
(10) NIVELL DE PLOÏDIA									
Diploide	33	NS 5,88 (8,04)	NS 28,85 (20,86)	NS 1,46 (0,63)	NS 0,094 (0,101)	NS 0,112 (0,112)	NS 0,245 (0,357)	NS 3,47 (5,62)	NS 0,248 (0,159)
Tetraploide	3	14,03 (3,97)	40,67 (36,44)	1,89 (0,89)	0,164 (0,282)	0,164 (0,170)	0,041 (0,151)	2,18 (1,04)	0,110 (0,078)

¹ Per al seu càlcul, només s'han considerat les poblacions amb N > 10, atès que les de mida inferior no poden contenir al·lels amb una freqüència inferior a 0,05. * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001; NS: no significatiu, segons el test de Kruskal-Wallis. Entre parèntesis, desviació estàndard.

de diversitat superiors ($P = 36,8 \%$, $A = 1,69$, $H_e = 0,156$) sobre un *pool* de 113 tàxons. No obstant això, en un recull posterior amb una mida mostral molt més gran (653 entrades representant 449 espècies), Hamrick & Godt (1990) donen uns valors sensiblement inferiors ($P = 34,2 \%$, $A = 1,53$, $H_e = 0,113$), més propers als obtinguts en aquest treball. L'heterozigosi esperada, el paràmetre que millor descriu la variabilitat genètica (Berg & Hamrick, 1997), és pràcticament igual en la nostra anàlisi que en la de Hamrick & Godt (1990). A més, cal tenir en compte una sèrie de consideracions que expliquen aquests resultats: 1) els tàxons recollits en la nostra anàlisi representen una àrea geogràficament molt limitada —els Països Catalans— en comparació amb els treballs anteriorment esmentats, en què s'inclouen tàxons de totes les latituds; 2) una part important de les espècies estudiades isoenzimàticament ho és, precisament, pel seu caràcter d'endèmica i/o amenaçada (condició que sol venir acompanyada de manca de variabilitat genètica en aquests tàxons; Gitzendanner & Soltis, 2000; Cole, 2003; Spielman *et al.*, 2004) i hom disposa de poques dades sobre espècies d'àmplia distribució. A més, alguns dels tàxons inclosos en la nostra anàlisi només disposen d'una única població, casos no inclosos en els reculls generals; 3) només s'han seleccionat les poblacions de les espècies situades geogràficament dins dels límits dels Països Catalans, i 4) el nombre tant de gimnospermes com de monocotiledònies en el nostre recull és molt petit, tot i que es tracta de grups taxonòmics que solen presentar alts nivells de diversitat (vegeu Hamrick & Godt, 1990). D'aquesta manera, potser seria més adequat parlar de nivells mitjans o moderadament elevats de diversitat genètica en les plantes vasculares estudiades dels Països Catalans, tal com s'espera en una regió que va actuar com a reservori de diversitat biològica (tant pel que fa a diversitat d'espècies

com genètica) durant els períodes glacials del Quaternari (Hewitt, 1996, 1999), però que hauria sofert una dràstica transformació dels seus ecosistemes originals i una pèrdua considerable tant de superfície com de qualitat dels hàbitats naturals, fenomen especialment palpable en el darrer segle.

Els nivells de diversitat genètica per als nou tàxons estudiats pel nostre equip durant el darrer quinquenni són força variables (vegeu taula 1): des de valors elevadíssims, com és el cas de *Seseli farrenyi* ($P = 83,30 \%$, $A = 3,00$, $H_e = 0,297$) i *Thymus loscosii* ($P = 85,00 \%$, $A = 3,00$, $H_e = 0,422$) —tot i que aquest últim es tracta d'un tetraploide—, fins a nivells extremadament petits, com ara els obtinguts per *Stachys maritima* ($P = 14,00 \%$, $A = 1,16$, $H_e = 0,066$) i per *Erodium rupestre* ($P = 7,10 \%$, $A = 1,07$, $H_e = 0,025$). Tot i això, es tracta de valors dins de l'interval dels inclosos en la bibliografia per d'altres espècies dels Països Catalans. Si repassem la taula 1, trobem una gran disparitat de valors per als diferents paràmetres bàsics de diversitat, fet esperable atesa l'enorme variabilitat en les característiques autoecològiques i els orígens filogenètics dels diferents tàxons analitzats electrofòreticament: P varia des del 90,0 % de *Medicago sativa* fins al 5,8 % de *Silene diclinis*; l'interval de A va des de 3,90 per a *Lolium rigidum* fins a només 1,08 per a una altra espècie de *Silene*, *S. hifacensis*; en darrer lloc, l'interval de l'heterozigosi esperada (H_e) és també força ampli: entre 0,514 altre cop per a *Lolium rigidum* i 0,010 per a *Hippocrepis balearica*.

Un dels paràmetres que s'ha considerat escassament en els diversos reculls de diversitat genètica, però de gran importància, sobretot de cara a la gestió tant in situ com ex situ de les espècies, és el percentatge d'al·lels rars (aquells que estan en proporcions molt petites, per sota del 0,05 %) per població, atès que poden tenir un valor adaptatiu o evolutiu

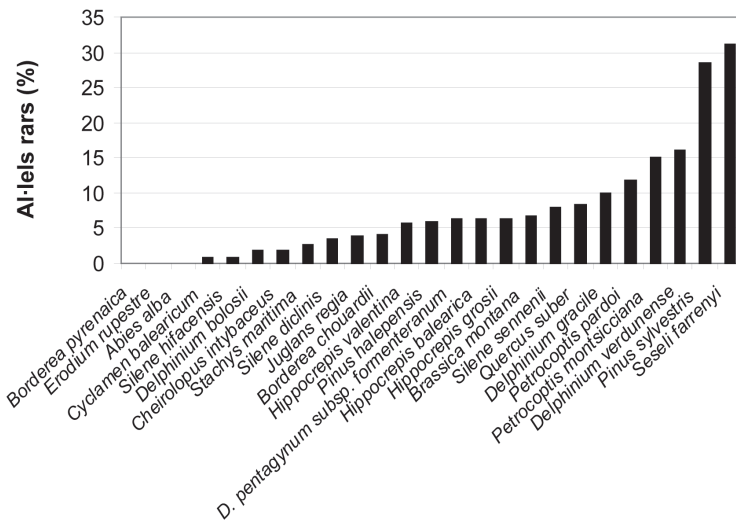


FIGURA 2. Percentatge d'al·lells rars per població en les espècies recollides en el nostre estudi dels Països Catalans.

prou significatiu (Caujapé-Castells, 1995; Caujapé-Castells & Pedrola-Monfort, 2004; Gapare *et al.*, 2005). És un paràmetre que ens pot donar una idea de l'efecte de la deriva genètica sobre les poblacions (per exemple, una població que no contingui al·lells rars probablement pot haver patit els efectes erosius de la deriva genètica) i podria emprar-se com un indicador de perill real al qual està sotmesa una població (per exemple, un elevat percentatge d'al·lells rars significa que una porció de la variabilitat genètica d'una població pot perdre's en unes poques generacions, si aquesta es veu sotmesa a reduccions de la mida poblacional, fragmentació o fluctuacions demogràfiques importants). En les poblacions de les plantes vasculars diploides dels Països Catalans, prop del 6 % del nombre total d'al·lells són rars (taula 2), fet que indica que hi ha una fracció significativa de la variació genètica amb risc de perdre's en les properes generacions, sobre la qual convindria que les administracions gestores de la biodiversitat tinguessin una particular cura (constituïrien unitats de conservació, UC, amb una necessitat de seguiment específic). És notable el cas d'algu-

nes espècies, com ara *Pinus sylvestris* i *Seseli farrenyi*, en què gairebé la tercera part de tots els al·lells està en freqüències inferiors a 0,05 (vegeu figura 2). Un cop més, el caràcter d'endemisme, la mida poblacional i la història biològica de les espècies recollides contribueixen a explicar el perfil de les dades analitzades, en aquest cas, de raresa al·lèlica.

El segon dels processos que porta a una erosió de la diversitat genètica, juntament amb la deriva genètica, és l'augment de les taxes d'endogàmia o consanguinitat, fenomen que sol produir-se quan disminueix la mida de les poblacions. El paràmetre més emprat en genètica de poblacions per mesurar aquest augment de les taxes de consanguinitat és el coeficient d'endogàmia (F_{IS} ; Wright, 1951), que ens mesura la desviació de la llei de Hardy-Weinberg (l'efecte d'encreuaments no a l'atzar) dins de les poblacions, comparant l'heterozigosi observada i l'esperada. Per al conjunt de les plantes vasculars del territori considerat de les quals disposem de dades, el valor d'aquest paràmetre és significativament diferent de zero i positiu ($F_{IS} = 0,245$; taula 2), cosa que indica que les poblacions estudiades

són relativament endogàmiques, fruit en part de la petita mida poblacional i dels encreuaments obligats d'autogàmia biparental i, probablement també, d'una degradació dels hàbitats, sigui en forma de fragmentació i reducció de la mida poblacional, sigui en forma de disminució tant de la qualitat com de la quantitat dels serveis dels pol·linitzadors, depenent del grup d'espècies analitzat.

Una fracció prou significativa de la diversitat genètica dels tàxons estudiats dels Països Catalans es deu a diferències entre poblacions: la divergència genètica interpoblacional (donada pels paràmetres F_{ST} i G_{ST} , que considerem en el present treball equiparables matemàticament) ens mostra un valor força elevat ($G_{ST} = 0,248$; taula 2), sensiblement superior a l'obtingut per Hamrick & Godt (1990; $G_{ST} = 0,224$). Aquesta diferenciació genètica tan marcada és un fet habitual en les poblacions de les espècies en els diferents refugis glacials del sud d'Europa (Hewitt, 1996; Thompson, 1999). Els grans fenòmens geològics, com l'orogènesi herciniana i alpina, en primera instància principals responsables de la topografia tan accidentada de les nostres contrades, i l'aïllament de nuclis poblacionals en diferents zones durant els períodes glacials, que haurien actuat com a refugis, haurien conduït a un aïllament també genètic d'aquestes. Aquesta divergència entre poblacions s'hauria accentuat per l'enorme variabilitat microclimàtica que presenten les penínsules muntanyoses del sud d'Europa, com ara la península Ibèrica (Taberlet *et al.*, 1998; Tzedakis *et al.*, 2002). Dels 12 grans bioclims reconeguts per Gaussen (1954), se'n presenten 4 als Països Catalans, els quals es subdivideixen en tota una munió de microclimes (hi ha més de 50 tipus diferents reconeguts; vegeu Bolòs & Vigo, 1984-2001). Un tercer factor, però, que pot haver contribuït a la remarcable diferenciació genètica de les poblacions dels Països Catalans en temps recents és la destrucció i la fragmentació d'hàbitats sofertes en aquesta

regió, que hauria tingut tot un ventall de conseqüències genètiques sobre les poblacions vegetals: deriva genètica i consanguinitat, que comporten una disminució de la variació genètica intrapoblacional, i interrupció del flux de gens, que haurien conduït a un increment de la divergència entre poblacions (Young *et al.*, 1996; Oostermeijer *et al.*, 2003). Tot i que hom no disposa de dades fiables sobre la fragmentació del territori en els Països Catalans, els efectes d'aquesta haurien estat més intensos en les zones litorals (*Stachys maritima*, una espècie que creix en les dunes litorals, ha perdut més del 90 % del seu hàbitat original; López-Pujol *et al.*, 2003), encara que molt més matisats a l'interior del territori, on fins i tot en algunes zones es podria haver produït un augment de la connectivitat fruit de l'abandonament de moltes terres de cultiu.

Diversitat genètica i característiques ecològiques

1. Grup taxonòmic: en el nostre recull, els paràmetres bàsics de diversitat ens donen valors més elevats per a les monocotiledònies, seguides de les gimnospermes i, finalment, les dicotiledònies (taula 2). Les dicotiledònies dels Països Catalans (26 tàxons en total) contenen uns nivells de diversitat ($P = 26,60\%$, $A = 1,44$, $H_c = 0,109$) molt similars, o fins i tot superiors als trobats per a dicotiledònies en l'estudi de Hamrick & Godt (1990; $P = 29,0\%$, $A = 1,44$, $H_c = 0,096$), que, ateses les característiques de la mostra —tal com s'ha comentat anteriorment—, denota una elevada riquesa genètica en aquesta regió. La divergència genètica entre poblacions per a les dicotiledònies dels Països Catalans (per a les monocotiledònies només disposem de dades per a una espècie i, per tant, no en podem extreure cap conclusió) és també força important (25,5 %), del mateix ordre que en el recull de Hamrick & Godt (1990; 27,3 %).

2. Àmbit geogràfic: s'ha postulat que la variabilitat genètica és més gran en les espècies d'àmplia distribució que no pas en aquelles restringides a àrees geogràfiques petites. Diversos treballs que han comparat els valors de la diversitat genètica entre espècies endèmiques i d'àmplia distribució han trobat diferències significatives per als paràmetres A , P , H_o i H_e (Karron, 1987; Hamrick & Godt, 1990; Gitzendanner & Soltis, 2000; Cole, 2003). En canvi, sembla no haver-hi diferències entre espècies endèmiques i d'àmplia distribució pel que fa al coeficient d'endogàmia (Cole, 2003) o a la divergència genètica entre poblacions (Hamrick & Godt, 1990; Gitzendanner & Soltis, 2000). En el nostre cas, les espècies endèmiques presenten nivells més baixos de diversitat genètica, trobant diferències significatives per a tots els paràmetres descriptors bàsics de la variabilitat genètica (A , P , H_o i H_e ; vegeu taula 2). Convé destacar que les espècies endèmiques presenten un percentatge més alt d'al·lels rars per població i una major divergència entre poblacions ($G_{ST} = 0,291$ vs. $0,164$; taula 2) respecte a les d'àmplia distribució, encara que, en aquests casos, les diferències no són estadísticament significatives.

El fet que les espècies endèmiques presentin taxes de divergència genètica més elevades que les d'àmplia distribució pot deure's a la tipologia de l'endemicitat als Països Catalans (i, per extensió, a la conca mediterrània). Segons Lavergne *et al.* (2004), les espècies endèmiques mediterrànies, a diferència de les d'àmplia distribució, produeixen menys flors i aquestes són més petites, presenten una separació estigma-antera menor, una relació P/O també més petita i també una menor producció de granes. Aquesta menor transferència de pol·len i granes limita les oportunitats de colonització de nous indrets i, per tant, afavoreix una major diferenciació genètica de les poblacions en les espècies endèmiques. De fet, el valor de divergència genètica entre po-

blacions per a les espècies endèmiques dels Països Catalans ($G_{ST} = 0,291$) és més gran que el trobat per a espècies rares/endèmiques en altres reculls de diversitat genètica ($0,206$ a Gitzendanner & Soltis, 2000; $0,212$ a Cole, 2003). En l'àmbit congenèric, l'únic gènere en el qual podem comparar entre espècies endèmiques i d'àmplia distribució és *Delphinium*, que presenta valors superiors de variabilitat genètica per a les espècies d'àmplia distribució (taula 3).

3. Insularitat: la insularitat està àmpliament considerada com un factor amb una important influència sobre els nivells i la distribució de la variabilitat genètica de les plantes vasculares a causa de dues característiques biogeogràfiques que presenten les illes: una àrea geogràfica restringida i el seu aïllament (Rieseberg & Swensen, 1996). Les plantes que habiten en illes solen presentar, per norma general, una depauperació genètica notable provocada per diferents factors: 1) colls d'ampolla lligats a efectes fundadors; 2) mida petita de les poblacions insulars, que afavoreix la deriva genètica i la consanguinitat, i 3) adaptació als ecosistemes insulars, que pot comportar una pèrdua de la capacitat de dispersió i una resistència limitada als depredadors i a les malalties (Frankham, 1998; Crawford *et al.*, 2001b). Una darrera generalització és la proporció significativa de diversitat genètica que està distribuïda entre les poblacions (Crawford *et al.*, 2001b).

Els nivells de variabilitat genètica per als tàxons exclusivament insulars dels Països Catalans, és a dir, balearics ($P = 19,66\%$, $A = 1,29$, $H_e = 0,084$), són menors que per als tàxons continentals ($P = 28,54\%$, $A = 1,46$, $H_e = 0,105$) i que per als tàxons amb poblacions tant insulars com continentals ($P = 30,03\%$, $A = 1,47$, $H_e = 0,126$), encara que cap de les diferències és estadísticament significativa (taula 2). Per a les espècies de distribució exclusivament balear, es tracta de valors lleugera-

TAULA 3. Diversitat genètica per a les dues categories de cada tret ecològic dels tàxons congenèrics. Les referències per a cada un dels tàxons poden trobar-se a la taula 1.

Tàxon	Categoria	% d'al·lels rars per població*	P	A	H _o	H _e	F _{IS}	% d'al·lels exclusius per població	F _{ST} ^a o G _{ST} ^b
(1) ÀMBIT GEOGRÀFIC									
<i>Delphinium bolosii</i>	Endèmic	1,82	28,9	1,40	0,107	0,104	0,019	7,73	0,252 ^a
<i>Delphinium pentagynum</i> subsp. <i>formenteranium</i>	Endèmic	6,25	40,7	1,60	0,125	0,180	0,358	—	—
Mitjana (endèmics)		2,71	30,9	1,43	0,110	0,117	0,075	7,73	0,252
<i>Delphinium gracile</i>	Àmplia distribució	10,02	45,5	1,77	0,198	0,159	0,039	18,46	0,073 ^a
<i>Delphinium verdunense</i>	Àmplia distribució	16,11	40,9	2,15	0,154	0,205	0,451	17,31	0,028 ^a
Mitjana (àmplia distribució)		12,46	43,7	1,92	0,180	0,177	0,204	18,00	0,055
(2) INSULARITAT									
<i>Delphinium pentagynum</i> subsp. <i>formenteranium</i>	Insular	6,25	40,7	1,60	0,125	0,180	0,358	—	—
<i>Delphinium bolosii</i>	Continental	1,82	28,9	1,40	0,107	0,104	0,019	7,73	0,252 ^a
<i>Delphinium gracile</i>	Continental	10,02	45,5	1,77	0,198	0,159	0,039	18,46	0,073 ^a
<i>Delphinium verdunense</i>	Continental	16,11	40,9	2,15	0,154	0,205	0,451	17,31	0,028 ^a
Mitjana (continentals)		7,67	37,0	1,69	0,147	0,144	0,121	13,38	0,144
<i>Hippocrepis balearica</i>	Insular	6,25	6,7	1,10	0,011	0,010	—	—	—
<i>Hippocrepis grossii</i>	Insular	6,25	20,0	1,30	0,122	0,101	—	—	—
Mitjana (insulars)		6,25	13,3	1,20	0,066	0,055	—	—	—
<i>Hippocrepis valentina</i>	Continental	5,78	24,4	1,27	0,099	0,085	-0,179	3,35	0,171 ^a
(3) GRAU D'AMENACA¹									
<i>Borderea chouardii</i>	Amenaçada	4,17	9,5	1,14	0,078	0,046	-0,461	—	—
<i>Borderea pyrenaica</i>	No amenaçada	0	19,05	1,24	0,135	0,085	-0,500	—	—
<i>Delphinium bolosii</i>	Amenaçada	1,82	28,9	1,4	0,107	0,104	0,019	7,73	0,252 ^a
<i>Delphinium pentagynum</i> subsp. <i>formenteranium</i>	Amenaçada	6,25	40,7	1,6	0,125	0,180	0,358	—	—
Mitjana (amenaçades)		2,71	30,9	1,43	0,110	0,117	0,075	7,73	0,252
<i>Delphinium gracile</i>	No amenaçada	10,02	45,5	1,77	0,198	0,159	0,039	18,46	0,073 ^a
<i>Delphinium verdunense</i>	No amenaçada	16,11	40,9	2,15	0,154	0,205	0,451	17,31	0,028 ^a
Mitjana (no amenaçades)		12,46	43,7	1,92	0,180	0,177	0,204	18,00	0,055
<i>Hippocrepis grossii</i>	Amenaçada	6,25	20,0	1,30	0,122	0,101	—	—	—
<i>Hippocrepis balearica</i>	No amenaçada	6,25	6,7	1,10	0,011	0,010	—	—	—
<i>Hippocrepis valentina</i>	No amenaçada	5,78	24,4	1,27	0,099	0,085	-0,179	3,35	0,171 ^a
Mitjana (no amenaçades)		5,82	23,0	1,26	0,092	0,079	-0,179	3,35	0,171^a
<i>Petrocoptis pardoi</i>	Amenaçada	11,76	56,3	1,9	0,072	0,192	0,620	8,56	0,354 ^a
<i>Petrocoptis montsiciana</i>	No amenaçada	15,06	70,3	2,2	0,121	0,239	0,486	6,30	0,376 ^a
(4) NIVELL DE PLOÏDIA									
<i>Delphinium bolosii</i>	Diploide	1,82	28,9	1,40	0,107	0,104	0,019	7,73	0,252 ^a
<i>Delphinium gracile</i>	Diploide	10,02	45,5	1,77	0,198	0,159	0,039	18,46	0,073 ^a
<i>Delphinium pentagynum</i> subsp. <i>formenteranium</i>	Diploide	6,25	40,7	1,60	0,125	0,180	0,358	—	—
<i>Delphinium verdunense</i>	Diploide	16,11	40,9	2,15	0,154	0,205	0,451	17,31	0,028 ^a
Mitjana (diploides)		7,55	37,3	1,68	0,145	0,147	0,134	13,38	0,144
<i>Delphinium montanum</i>	Tetraploide	12,78	23,8	1,48	0,075	0,082	0,089	2,51	0,135 ^a

* Per al seu càlcul, només s'han considerat les poblacions amb N > 10, atès que les de mida inferior no poden contenir al·lels amb una freqüència inferior a 0,05.
¹ Per al grau d'amenaca, considerem que un tàxon està amenaçat quan està llistat en alguna de les categories d'amenaca de la UICN o bé quan s'ha constatat que el tàxon sofreix alguna amenaça real que posi en perill la seva supervivència.

ment superiors als trobats per a tàxons que habiten illes oceàniques: Hawaii ($P = 25,00$ % $A = 1,32$, $H_e = 0,064$; DeJooe & Wendel, 1992) i Juan Fernández ($P = 21,00$ %, $H_e = 0,044$; Crawford *et al.*, 2001b), però no per a les Canàries ($H_e = 0,137$; Francisco-Ortega *et al.*, 2000) (vegeu figura 3). Lamentablement, no disposem de dades sobre divergència interpoblacional per als tàxons exclusivament balears. Respecte a les comparacions congenèriques, mentre que per a *Hippocrepis* les espècies insulars presenten menys diversitat, per a *Delphinium* es dona la situació contrària (taula 3). En l'àmbit poblacional, les poblaci-

ons insulars de *Cheirolophus intybaceus* i de *Pinus halepensis* contenen menys variabilitat genètica que les continentals; en canvi, al contrari del que s'espera, les poblacions insulars de *Silene hifacensis* presenten més diversitat que les continentals (taula 4), a causa, però, de la degradació severa del seu hàbitat i de l'herborització massiva per part dels botànics en el litoral alacantí (Prentice *et al.*, 2003).

4. Estratègia vital: les plantes vasculares dels Països Catalans que mostren nivells de diversitat genètica més elevats són les plantes anuals, amb uns valors, tant per al percentatge

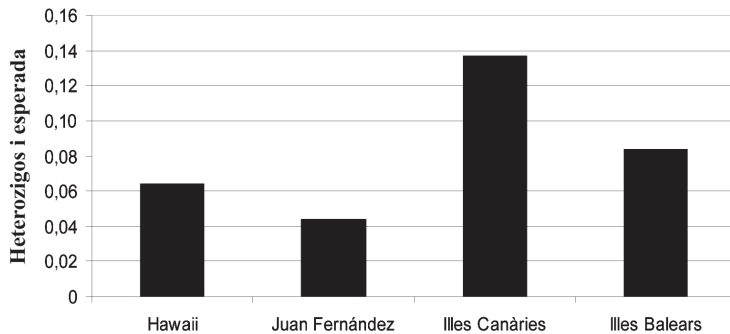


FIGURA 3. Nivells d'heterozigosi esperada (H_e) per a les espècies insulars de diversos arxipèlags.

de *loci* polimòrfics com per al nombre mitjà d'al·lels per *locus* i per a l'heterozigosi observada i esperada, superiors als dels tàxons perennes, tant de vida curta com de vida llarga (vegeu taula 2), tot i que cap de les diferències té significació estadística. Aquests resultats poden sorprendre, si els comparem amb els obtinguts per Hamrick *et al.* (1979), en què són les plantes perennes de vida llarga les que presenten uns majors nivells de diversitat genètica. El mateix succeeix amb la distribució de la variació genètica entre poblacions, amb uns nivells de divergència de les plantes anuals dels Països Catalans inferiors als de les perennes, al contrari que l'obtingut per Hamrick i col·laboradors (Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1990). Per a aquests autors, les espècies perennes de vida llarga presenten uns nivells de diversitat intrapoblacional més elevats perquè totes elles solen presentar una combinació de característiques ecològiques que afavoreixen el manteniment d'alts nivells de variabilitat genètica: al·logàmia, alta fecunditat i una major capacitat de dispersió tant del pol·len com de les granes, factors que, alhora, limiten la divergència genètica entre les poblacions (Hamrick *et al.*, 1979; Loveless & Hamrick, 1984).

5. Tipus de reproducció, sistema d'encreuament i tipus de dispersió de les granes: els

sistemes reproductius *sensu lato*, juntament amb l'àmbit geogràfic, s'han postulat com un dels grans determinants tant dels nivells com de la distribució de la diversitat genètica en les plantes vasculars (Hamrick & Godt, 1990; Hamrick & Godt, 1996b). El tipus de reproducció (sexual o asexual + sexual), però, no sol tenir un efecte significatiu sobre els patrons de variació genètica de les plantes (Hamrick & Godt, 1990). En el cas de les espècies catalanes, els tàxons amb capacitat clonal (que combinen l'estratègia asexual i la sexual) presenten uns nivells de diversitat lleugerament inferiors que els exclusivament sexuals, tot i que aquestes diferències manquen de significació estadística (taula 2).

El sistema d'encreuament sí té un marcat efecte sobre els nivells i la distribució de la diversitat genètica en els vegetals. Les plantes autògames es caracteritzen perquè exhibeixen una quantitat molt menor de diversitat genètica intrapoblacional i una divergència interpoblacional molt més acusada que les al·lògames (Hamrick & Godt, 1990; Hamrick & Godt, 1996b). En el nostre recull de diversitat genètica dels Països Catalans, no disposem de dades sobre espècies autògames, i la comparació entre espècies mixtes (que combinen taxes d'auto-gàmia i al·logàmia) i al·lògames reflecteix uns nivells de diversitat intrapoblacional lleugerament superiors per a les al·lògames, encara que

TAULA 4. Diversitat genètica per a les dues categories de cada tret ecològic de les diferents poblacions d'un tàxon determinat. Els valors dels diferents paràmetres són mitjanes poblacionals. Les referències per a cada un dels tàxons poden trobar-se a la taula 1.

Tàxon	Categoria	Nombre de loci	N ^{bre} de poblacions	% d'al·lels rars per població*	P	A	H _e	H _s
(1) INSULARIRAT								
<i>Silene hifacensis</i>	Poblacions insulars	12	6	1,19	9,7	1,11	—	—
	Poblacions continentals	12	2	0	0	1,00	—	—
<i>Cheirolophus intybaceus</i>	Poblacions insulars	12	1	0	10,0	1,10	—	0,346
	Poblacions continentals	10	3	2,56	17,8	1,24	—	0,213
<i>Pinus halepensis</i>	Poblacions insulars	15	1	10,53	13,3	1,27	0,056	0,055
	Poblacions continentals	15	2	2,63	23,3	1,27	0,061	0,069
<i>Pinus halepensis</i>	Poblacions insulars	5	1	—	—	—	0,196	0,199
	Poblacions continentals	5	5	—	—	—	0,234	0,275
(2) GRAU D'AMENACA¹								
<i>Delphinium bolosii</i>	Poblacions amenaçades	15	2	4,54	26,7	1,40	0,095	0,097
	Poblacions no amenaçades	15	1	0	33,3	1,30	0,115	0,117
<i>Delphinium montanum</i>	Poblacions amenaçades	15	3	13,67	20,0	1,44	0,064	0,075
	Poblacions no amenaçades	15	4	12,21	25,0	1,48	0,083	0,087
<i>Erodium rupestre</i>	Poblacions amenaçades	14	3	0	7,1	1,07	0,013	0,019
	Poblacions no amenaçades	14	2	0	7,1	1,07	0,003	0,034
<i>Petrocoptis montsiciana</i>	Poblacions amenaçades	16	2	7,99	65,6	1,95	0,136	0,232
	Poblacions no amenaçades	16	2	22,13	75,0	2,40	0,105	0,246
<i>Seseli farrenyii</i>	Poblacions amenaçades	14	1	22,22	78,6	2,60	0,124	0,285
	Poblacions no amenaçades	14	2	35,52	85,7	3,20	0,118	0,303
<i>Silene sennenii</i>	Poblacions amenaçades	21	3	9,33	19,0	1,32	0,046	0,055
	Poblacions no amenaçades	21	2	3,33	23,8	1,31	0,055	0,095
<i>Thymus loscosii</i>	Poblacions amenaçades	5	3	19,23	93,3	3,16	0,481	0,441
	Poblacions no amenaçades	5	5	20,16	80,0	2,90	0,466	0,410

* Per al seu càlcul només s'han considerat les poblacions amb N > 10, atès que les de mida inferior no poden contenir al·lels amb una freqüència inferior a 0,05.
¹ Per al grau d'amenaça, considerem que una població està amenaçada quan s'ha constatat que aquesta sofreix alguna amenaça real que posi en perill la seva viabilitat.

les diferències no són estadísticament significatives (taula 2). Pel que fa a la divergència genètica entre poblacions, les al·lògames presenten uns nivells de divergència més alts que les mixtes —al contrari del que s'espera—, encara que les diferències tampoc són significatives (vegeu taula 2).

Pel que fa al sistema de dispersió de les granes, les espècies que dispersen les seves llavors per gravetat (és a dir, que les llavors es dipositen a la vora dels parentals) solen exhibir una menor diversitat intrapoblacional i una superior divergència interpoblacional que les plantes que dispersen les seves llavors pel vent, l'aigua o pels animals (Loveless & Hamrick, 1984; Hamrick & Godt, 1990). Per a les plantes vasculars dels Països Catalans, els tàxons que dispersen les seves llavors per gravetat presenten uns nivells de diversitat genètica intrapoblacionals més baixos i uns nivells de divergència interpoblacional més alts que les que dispersen les llavors a llarga

distància, tal com s'espera, encara que les diferències només són estadísticament significatives per al percentatge de *loci* polimòrfics (taula 2).

6. Hàbitat: les espècies endèmiques mediterrànies es caracteritzen per habitar sovint llocs amb afloraments rocosos o en terrenys sobre llit rocós, amb pendents pronunciats i amb una vegetació de poca estatura, amb poques espècies acompanyants i amb una pobra cobertura d'espècies tant herbàcies com llenyoses (Lavergne *et al.*, 2004). De fet, fins al 75 % de les espècies endèmiques recollides en el nostre estudi (12 de 16; vegeu taula 1 i taula 2) habiten en hàbitats rocosos, corresponents la majoria a afloraments rocosos de tipus calcari de mitjana i/o alta muntanya, mentre que alguns dels tàxons endèmics creixen en penya-segats litorals, com ara *Silene hifacensis* o *Seseli farrenyi*. Només una de les espècies que creix en hàbitats rocosos recollides

des en la nostra anàlisi és d'àmplia distribució (*Brassica montana*). Per tant, sembla existir una clara relació entre hàbitat rocós i endemicitat, un fet ja posat de relleu en molts treballs anteriors (Stebbins, 1980; Major, 1988; Médail & Verlaque, 1997; Laguna *et al.*, 1998; Lavergne *et al.*, 2003). Les dues tipologies d'hàbitat de naturalesa rocosa (penya-segats litorals i afloraments rocósos) es caracteritzen per uns nivells relativament alts de diversitat genètica, però alhora per una elevada divergència genètica entre poblacions (taula 2). La flora que creix en prats i herbassars sembla la més pobre genèticament, mentre que els tàxons que habiten en boscos són els que presenten una menor taxa de variabilitat distribuïda entre les poblacions. L'elevada divergència interpoplacional en les plantes d'hàbitats rocósos sembla tenir una base lògica, atès el caràcter discontinu d'aquest tipus d'hàbitat (en forma d'afloraments rocósos —habitualment de naturalesa calcària— aïllats). Els alts nivells de diversitat es podrien deure al possible paper desenvolupat pels massissos calcaris com a refugi de la flora terciària (Küpfer, 1974; Chytrý *et al.*, 2003; Riba *et al.*, 2003). Diversos dels endemismes rupícoles dels Països Catalans i de la península Ibèrica corresponen a espècies amb una elevada capacitat de persistència, ateses les seves característiques biològiques (elevada longevitat, escàs èxit reproductiu) i les de l'hàbitat en el qual creixen (reduïda competició per l'espai i la llum, substrat ric en nutrients), cosa que ha permès la seva supervivència fins als nostres dies. Aquestes característiques haurien permès també la conservació de, com a mínim, una part substancial de seva variabilitat genètica original, tot i les pèrdues provocades pels efectes de la deriva genètica i l'aïllament interpoplacional des de l'era glacial (Hewitt, 2004).

7. Grau d'amenaça: teòricament, s'espera que les espècies amenaçades presentin nivells

de diversitat menors que les no amenaçades, a causa dels efectes negatius que tenen les amenaces (sobretot de caire antropogènic) sobre les poblacions de les plantes (disminució de la mida i fragmentació de poblacions, que condueixen a una pèrdua de riquesa al·lèlica i a un augment de les taxes de consanguinitat; Ellstrand & Elam, 1993; Frankham, 1995; Oostermeijer *et al.*, 2003). En el nostre estudi, tot i que les diferències no siguin estadísticament significatives (vegeu taula 2), el valor mitjà per als paràmetres de variació genètica és més elevat per als tàxons no amenaçats que per als amenaçats (considerant com a amenaçats els que estan llistats en alguna de les tres categories d'amenaça de la UICN: VU, EN o CR). Si hom observa les dades de les comparacions congenèriques per a tres dels quatre gèneres dels que disposem de dades, els tàxons amenaçats presenten menys variabilitat genètica que els no amenaçats (vegeu taula 3). Pel que fa a la distribució de la diversitat genètica entre poblacions, també es detecten diferències: les espècies amenaçades presenten una major divergència genètica interpoplacional que les no amenaçades. És probable que la fragmentació d'hàbitats (un dels principals efectes derivats de les activitats humanes als Països Catalans) tingui quelcom a veure, atès que aquesta té un clar efecte de disrupció del flux de gens entre poblacions.

En l'àmbit poblacional, de les 7 espècies per a les quals coneixem l'estat d'amenaça de cadascuna de les poblacions analitzades electrofòreticament, en 6 d'elles les poblacions amenaçades presenten uns nivells de diversitat menors que les poblacions no amenaçades (vegeu taula 4 i figura 4). Només per a *Thymus loscosii*, una espècie poliploide, els nivells de diversitat per a les poblacions amenaçades són superiors que per a les no amenaçades. Del conjunt d'aquests resultats pot deduir-se, per tant, que les amenaces a les quals estan sotmeses les espècies vegetals dels Països

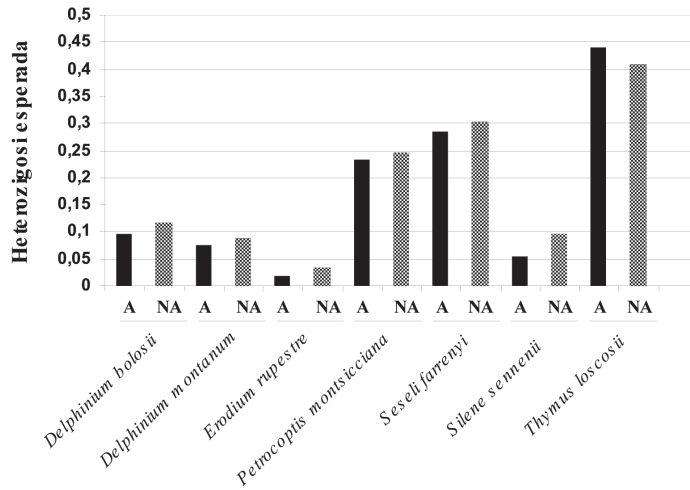


FIGURA 4. Comparació entre poblacions amenaçades i no amenaçades de diversos tàxons per als valors d'heterozigosi esperada.

Catalans podrien ser responsables, almenys en part, d'una pèrdua de variació genètica dins de les seves poblacions naturals (en la mateixa línia que l'estudi de Spielman *et al.*, 2004), però també d'un increment de la seva divergència genètica.

8. Nivell de ploïdia: l'última de les característiques biològiques que analitzem en el present treball, el nivell de ploïdia, sol tenir un efecte significatiu sobre la variabilitat genètica de les plantes vasculares. Els tàxons diploides dels Països Catalans, com és lògic, presenten menys diversitat que els tàxons poliploides: menys *loci* polimòrfics, menys al·lels per *locus*, menys heterozigosi (tant l'observada com l'esperada), però també un menor grau d'endogàmia i una menor divergència genètica entre poblacions (taula 2). L'herència polisòmica dels poliploides té un efecte de reducció dels efectes negatius dels colls d'ampolla i la deriva genètica, i és alhora responsable dels alts nivells d'heterozigosi detectats habitualment en els poliploides (Soltis & Soltis, 2000; López-Pujol *et al.*, 2004), fet que tampona els efectes de la consanguinitat. Les diferències

entre tàxons diploides i poliploides pel que fa a la distribució de la diversitat genètica entre poblacions tenen una explicació més incerta. L'hàbit perenne i una alta incidència de multiplicació vegetativa, fenòmens estretament lligats amb l'èxit ecològic dels poliploides, podrien ésser responsables en part d'aquesta troballa.

Conclusions

Les dades recopilades en el present treball agrupen el coneixement sobre la diversitat al·loenzimàtica de la flora silvestre dels Països Catalans acumulat des de mitjans de la dècada dels vuitanta (la primera publicació correspon a *Silene diclinis*, Prentice, 1984) fins a finals de l'any 2005. No es tracta pas de l'única font de dades sobre diversitat genètica disponible, però sí d'un tipus d'informació que permet fer aproximacions a models de diversitat i a possibles causes, equivalents a les d'altres territoris i basades en comparacions numèriques. El coneixement disponible en l'actualitat permet fer una primera avaluació

provisional dels nivells de diversitat i la seva distribució, que constitueix l'objectiu general del treball.

Pel que fa als nivells de variabilitat genètica, els valors trobats per als tàxons diploides són comparables als identificats a escala global (Hamrick & Godt, 1990). Si tenim en compte algunes consideracions metodològiques prèviament exposades, no es pot parlar en cap cas de depauperació genètica, sinó tot el contrari, i pot explicar-se, entre altres raons, pel paper desenvolupat per aquesta regió com a refugi glacial de flora. Això sí, prop del 6 % del nombre total d'al·lels de les poblacions es troba en una freqüència inferior a 0,05, cosa que indica que una fracció significativa de la variabilitat genètica corre el risc de perdre's en poques generacions, si continua l'actual pèrdua i fragmentació d'hàbitats, dues de les principals amenaces a les quals estan sotmeses les plantes vasculares que habiten les nostres contrades. Els nivells d'endogàmia dels tàxons recollits són relativament elevats, cosa que podem atribuir en part també a la fragmentació i la disminució de la mida de les poblacions. La divergència genètica entre les poblacions presenta unes taxes força elevades, un fet habitual per a espècies vegetals que habiten els diferents refugis glacials mediterranis (Thompson, 1999), però que es podria haver vist accentuada per la destrucció i la fragmentació d'hàbitats.

Pel que fa a la comparació dels nivells i la distribució de la diversitat genètica entre les diferents categories de les característiques biològiques i ecològiques estudiades, cal destacar que les espècies endèmiques presenten una menor variabilitat però una major divergència genètica entre poblacions que les d'àmplia distribució; que les espècies estrictament insulars presenten un cert grau de depauperació genètica; que les espècies al·logames mostren més diversitat genètica que les d'estratègia mixta; que els tàxons que disper-

sen les seves llavors per gravetat tenen menys diversitat però una major divergència entre poblacions; que les espècies rupícoles presenten nivells de diversitat relativament alts, però les seves poblacions són molt divergents, i, finalment, que els tàxons diploides presenten menys polimorfisme que els poliploides. Una de les novetats del present treball resideix en el fet que es presenta, juntament amb els trets ecològics «clàssics», l'estat d'amenaça de les espècies com un factor predictiu de la variabilitat genètica de les plantes vasculares. Els tàxons amenaçats són menys diversos però alhora més divergents (entre poblacions) que els no amenaçats, donant suport a la hipòtesi de Spielman *et al.* (2004) d'una afectació genètica real i comprovable de les amenaces sobre les espècies vegetals.

No obstant això, la migrada significació estadística en moltes de les comparacions presentades en aquest estudi aconsella la necessitat d'afegir noves dades de variabilitat per a un nombre més elevat d'espècies en el futur que permetin entendre, amb un major grau de confiança, quina és la diversitat genètica i com es distribueix en les plantes vasculares dels Països Catalans. Una major mida mostral per a determinades categories també hauria de permetre contrastar alguns resultats anòmals obtinguts en la nostra anàlisi, com, per exemple, el fet que les espècies anuals presentin una variabilitat genètica més elevada que les perennes. La inclusió de més tàxons permetrà, d'altra banda, dur a terme comparacions congenèriques i poblacionals (intraespecífiques) per a un nombre més gran de trets biològics i ecològics. En el marc de les comparacions entre parelles (espècies i poblacions), caldria plantejar-se també la incorporació de dades genètiques obtingudes amb altres marcadors moleculars diferents dels isoenzims (AFLP, RFLP, microsatèl·lits, etc), d'ús cada cop més freqüent en els darrers anys. Finalment, és convenient esmentar que

l'estudi de característiques biològiques addicionals pot aportar nous punts de vista útils per a la interpretació dels patrons de variabilitat genètica. La determinació de l'edat absoluta dels tàxons (és a dir, si és un relict o bé un tàxon d'origen recent), a banda del seu possible efecte sobre els nivells i la distribució de la diversitat genètica, podria emprar-se per a la delimitació de centres d'endemicitat, entesos com a refugis glacials de flora (amb elevades concentracions de paleoendemismes) o com a centres de diferenciació de flora (nucles de neoendemismes).

Agraïments

Voldríem agrair de manera especial la col·laboració, sigui en forma d'aportació de dades o de formulació de suggeriments, de les persones següents: Maria Renée Orellana, Anna Rovira i Julià Molero (UB), Gabriel Segarra-Moragues (UZ), José M. Iriando (UPM) i dos revisors anònims. Aquest treball s'emmarca dins dels projectes REN2000-0829GLO i REN2003-01815 (MEC) i FBG 301022 (UB—Departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya). Durant el període 2001-2005, el doctor Jordi López-Pujol va gaudir d'una beca FPU (MEC), mentre que la doctora Maria Bosch va estar contractada per la UB mitjançant el programa «Ramón y Cajal» (MEC).

Referències

- AFFRE, L.; THOMPSON, J. D. & DEBUSSCHE, M. 1997. Genetic structure of continental and island populations of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* (Primulaceae). *American Journal of Botany*, 84: 437-451.
- AGUINAGALDE, I.; HAMPE, A.; MOHANTY, A.; MARTÍN, J. P.; DUMINIL, J. & PETIT, R. J. 2005. Effects of life-history traits and species distribution on genetic structure at maternally inherited markers in European trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, 32: 329-339.
- AGÚNDEZ, D.; DEGEN, B.; WUEHLISCH, G. VON & ALÍA, A. 1997. Genetic variation of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Spain. *Forest Genetics*, 4: 201-209.
- AGÚNDEZ, D.; DEGEN, B.; WUEHLISCH, G. VON & ALÍA, A. 1999. Multilocus analysis of *Pinus halepensis* Mill. from Spain: genetic diversity and clinal variation. *Silvae Genetica*, 48: 173-178.
- ALLARD, R. W.; JAIN, S. K. & WORKMAN, P. L. 1968. The genetics of inbreeding populations. *Advances in Genetics*, 14: 55-131.
- BATAILLON, T. M.; DAVID, J. L. & SCHOEN, D. J. 1996. Neutral genetic markers and conservation genetics: simulated germplasm collections. *Genetics*, 144: 409-417.
- BERG, E. E. & HAMRICK, J. L. 1997. Quantification of genetic diversity at allozyme loci. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 415-424.
- BOLÓS, O. & VIGO, J. 1984-2001. *Flora dels Països Catalans*. Barcino. Barcelona. 4 v.
- BOLÓS, O.; VIGO, J.; MASALLES, R. M. & NINOT, J. M. 2005. *Flora manual dels Països Catalans*. 3a ed. Pòrtic. Barcelona.
- BOSCH, M. 1999. *Biologia de la reproducció de la tribu Delphinieae a la Mediterrània occidental*. IEC. Barcelona. *Arxius de la Secció de Ciències*; 120.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 1995. *Aplicació del concepte d'ubiquitat i rarsa al·lèlica en 6 espècies del gènere Androcymbium* (Colchicaceae). Tesi doctoral (inèdita). Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. & PEDROLA-MONFORT, J. 2004. Designing ex-situ conservation strategies through the assessment of neutral genetic markers: Application to the endangered *Androcymbium gramineum*. *Conservation Genetics*, 5: 131-144.
- CHYTRÝ, M.; TICHÝ, L. & ROLEĚEK, J. 2003. Local and regional patterns of species richness in central European vegetation types along the pH/calcium gradient. *Folia Geobotanica*, 38: 429-442.
- COLE, C. T. 2003. Genetic variation in rare and common plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 213-237.
- CRAWFORD, D. J.; LANDOLT, E.; LES, D. H. & KIMBALL, R. T. 2001a. Allozyme studies in *Lemnaceae*: variation and relationships in *Lemna* sections *Alatae* and *Biformes*. *Taxon*, 50: 987-999.
- CRAWFORD, D. J.; RUIZ, E.; STUESSY, T. F.; TEPE, E.; AQUEVEQUE, P.; GONZÁLEZ, F.; JENSEN, R. J.; ANDERSON, G. J.; BERNARDELLO, G.; BAEZA, C. M.; SWENSON, U. & SILVA, O. M. 2001. Allozyme diversity in the endemic flowering plant species of the Juan Fernández Archipelago, Chile: ecological and historical factors with implications for conservation. *American Journal of Botany*, 88: 2195-2203.
- DEJOODE, D. R. & WENDEL, J. F. 1992. Genetic diversity and origin of the Hawaiian island cotton, *Gossypium tomentosum*. *American Journal of Botany*, 79: 1311-1319.
- ELENA-ROSSELLÓ, J. A. & CABRERA, E. 1996. Isozyme variation in natural populations of cork-oak (*Quercus suber* L.). *Silvae Genetica*, 45: 229-235.

- ELLSTRAND, N. C. & ELAM, D. R. 1993. Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 217-242.
- FADY, B.; FOREST, I.; HOCHU, I.; RIBIOLLET, A.; BEAULIEU, J.-L. DE & PASTUSZKA, P. 1999. Genetic differentiation in *Abies alba* Mill. populations from southeastern France. *Forest Genetics*, 6: 129-138.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125: 1-15.
- FORNARI, B.; CANNATA, F.; SPADA, M. & MALVOLTI, M. E. 1999. Allozyme analysis of genetic diversity and differentiation in european and asiatic walnut (*Juglans regia* L.) populations. *Forest Genetics*, 6: 115-127.
- FRANCISCO-ORTEGA, J.; SANTOS-GUERRA, A.; SEUNG-CHUL, K. & CRAWFORD, D. J. 2000. Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany*, 87: 909-919.
- FRANKHAM, R. 1995. Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, 29: 305-327.
- FRANKHAM, R. 1996. Relationships of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 10: 1500-1508.
- FRANKHAM, R. 1997. Do island populations have lower genetic variation than mainland populations? *Heredity*, 78: 311-327.
- FRANKHAM, R. 1998. Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation Biology*, 12: 665-675.
- GAPARE, W. J.; AITKEN, S. N. & RITLAND, C. E. 2005. Genetic diversity of core and peripheral Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr) populations: implications for conservation of widespread species. *Biological Conservation*, 123: 113-123.
- GARNATJE, T.; SUSANNA, A. & MESSEGUER, R. 1998. Isozyme studies in the genus *Cheirolophus* (Asteraceae: *Cardueae-Centaureinae*) in the Iberian Peninsula, North Africa and the Canary Islands. *Plant Systematics and Evolution*, 213: 57-70.
- GAUSSEN, H. 1954. *Géographie des plantes*. Armand Colin. Paris.
- GITZENDANNER, M. A. & SOLTIS, P. M. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany*, 87: 783-792.
- GONZÁLEZ-CANDELAS, F. & MONTOLÍO, A. 2000. Genetic differentiation and structure of *Hippocrepis valentina* (Leguminosae) populations. *The Journal of Heredity*, 91: 131-141.
- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C.; GIL, L. & ALÍA, R. 2005. Genetic diversity estimates of *Pinus pinaster* in the Iberian Peninsula: a comparison of allozymes and quantitative traits. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14: 3-12.
- HAMRICK, J. L. & GODT, M. J. W. 1990. Allozyme diversity in plant species. In: A. BROWN, H. D.; CLEGG, M. T.; KAHLER, A. L. & WEIR, B. S. (ed.). *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer Associates. Sunderland: 43-63.
- HAMRICK, J. L. & GODT, M. J. W. 1996a. Conservation genetics of endemic plant species. In: AVISE J. C. & HAMRICK, J. L. (ed.). *Conservation genetics*. Chapman & Hall. Nova York: 281-304.
- HAMRICK, J. L. & GODT, M. J. W. 1996b. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 351: 1291-1298.
- HAMRICK, J. L.; LINHART, Y. B. & MITTON, J. B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 173-200.
- HARTL, D. L. & CLARK, A. G. 1989. *Principles of population genetics*. Sinauer. Sunderland.
- HEWITT, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247-276.
- HEWITT, G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87-112.
- HEWITT, G. M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 359: 183-195.
- HOGBIN, P. M.; PEAKALL, R. & SYDES, M. A. 2000. Achieving practical outcomes from genetic studies of rare Australian plants. *Australian Journal of Botany*, 48: 375-382.
- IBÁÑEZ, Ó.; CALERO, C.; MAYOL, M. & ROSSELLÓ, J. A. 1999. Isozyme uniformity in a wild extinct insular plant, *Lysimachia minoricensis* J. J. Rodr. (Primulaceae). *Molecular Ecology*, 8: 813-817.
- JENCZEWSKI, E.; PROSPERI, J.-M. & RONFORT, J. 1999. Evidence for gene flow between wild and cultivated *Medicago sativa* (Leguminosae) based on allozyme markers and quantitative traits. *American Journal of Botany*, 86: 677-687.
- JIMÉNEZ, P.; AGÜNDEZ, D.; ALÍA, R. & GIL, L. 1999. Genetic variation in central and marginal populations of *Quercus suber* L. *Silvae Genetica*, 48: 278-284.
- KARRON, J. D. 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evolutionary Ecology*, 1: 47-58.
- KÜPFER, P. 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera*, 23: 1-322.
- LAGUNA, E.; CRESPO, M. B.; MATEO, G.; LÓPEZ, S.; FABREGAT, C.; SERRA, L.; HERRERO-BORGOÑÓN, J. J.; CARRETERO, J. L.; AGUILLELLA, A. & FIGUEROLA, R. 1998. *Flora endémica, rara o amenazada de la Comunidad Valenciana*. Generalitat Valenciana. Conselleria de Medi Ambient. València.
- 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*, 6: 398-404.
- LAVERGNE, S.; THOMPSON, J. D.; GARNIER, E. & DEBUSSCHE, M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a

- comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*, 107: 505-518.
- LÁZARO, A. & AGUINAGALDE, I. 1998. Genetic diversity in *Brassica oleracea* L. (Cruciferae) and wild relatives ($2n = 18$) using isozymes. *Annals of Botany*, 82: 821-828.
- LÓPEZ-PUJOL, J. 2005. *Estudis de diversitat genètica d'espècies endèmiques i/o amenaçades de la Mediterrània occidental* [en línia]. Tesi doctoral. Universitat de Barcelona. Facultat de Farmàcia. <<http://www.tdx.cbuc.es/TDX-0706105-121058/index.html>>
- LÓPEZ-PUJOL, J.; ÁLVAREZ, N.; BOSCH, M.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2006. Allozyme variation and taxonomical implications of the endemic rocky plant *Erodium rupestre* (Geraniaceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 34: 219-230.
- LÓPEZ-PUJOL, J.; BOSCH, M.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2001. Allozyme diversity of the two endemic *Petrocoptis*: *P. montsiciana* and its close related *P. pardoii* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany*, 79: 1379-1389.
- LÓPEZ-PUJOL, J.; BOSCH, M.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2002. Allozyme variation and population structure of the very narrow endemic *Seseli farrenyi* (Apiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 138: 305-314.
- LÓPEZ-PUJOL, J.; BOSCH, M.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2003a. Population genetics and conservation priorities for the critically endangered island endemic *Delphinium pentagynum* subsp. *formenterianum* (Ranunculaceae). *Biodiversity and Conservation*, 12: 1937-1951.
- LÓPEZ-PUJOL, J.; BOSCH, M.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2004. Allozyme diversity in the tetraploid endemic *Thymus loscosii* (Lamiaceae). *Annals of Botany*, 93: 323-332.
- LÓPEZ-PUJOL, J.; FONT, J.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2007a. May the preservation of historical relicts allow the conservation of endangered plant species? The case of *Silene sennenii* (Caryophyllaceae), a narrow endemic and threatened species of the Iberian Peninsula. *Conservation Genetics*, 8: 903-912.
- LÓPEZ-PUJOL, J.; ORELLANA, M. R.; BOSCH, M.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2003b. Effects of habitat fragmentation on allozyme diversity and conservation status of the coastal sand dunes plant *Stachys maritima* (Lamiaceae) in the Iberian Peninsula. *Plant Biology*, 5: 504-512.
- LÓPEZ-PUJOL, J.; ORELLANA, M. R.; BOSCH, M.; SIMON, J. & BLANCHÉ, C. 2007b. Low genetic diversity and allozymic evidence for autopolyploidy in the tetraploid Pyrenean endemic larkspur *Delphinium montanum* (Ranunculaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 155: 211-222.
- LOVELESS, M. D. & HAMRICK, J. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 65-95.
- MAJOR, J. 1988. Endemism: a botanical perspective. In: MYERS A. A. & GILLER, P. S. (ed.). *Analytical biogeography*. Chapman & Hall. Londres; Nova York: 117-146.
- MATEU-ANDRÉS, I. 2004. Low levels of allozyme variability in the threatened species *Antirrhinum subbaeticum* and *A. pertegasii* (Scrophulariaceae): implications for conservation of the species. *Annals of Botany*, 94: 707-804.
- MATEU-ANDRÉS, I. & PACO, L. DE. 2005. Allozymic differentiation of the *Antirrhinum majus* and *A. siculum* species groups. *Annals of Botany*, 95: 465-473.
- MATEU-ANDRÉS, I. & SEGARRA-MORAGUES, J. G. 2000. Population subdivision and genetic diversity in two narrow endemics of *Antirrhinum* L. *Molecular Ecology*, 9: 2081-2087.
- MÉDAIL, F. & QUEZEL, P. 1997. Hotspots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84: 112-127.
- MÉDAIL, F. & QUÉZEL, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, 13: 1510-1513.
- MÉDAIL, F. & VERLAQUE, R. 1997. Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 80: 269-281.
- MICHAUD, H.; TOUMI, L.; LUMARET, R.; LI, T. X.; ROMANE, F. & GIUSTO, F. DI. 1995. Effect of geographical discontinuity on genetic variation in *Quercus ilex* L. (holm oak). Evidence from enzyme polymorphism. *Heredity*, 74: 590-606.
- OLIVEIRA, J. A. & LÓPEZ, J. E. 1999. Caracterización de poblaciones españolas de *Lolium rigidum* Gaud. para caracteres agro-morfológicos e isoenzimáticos. *Investigación Agraria: Producción y Protección Vegetales*, 14: 453-463.
- OOSTERMEIJER, J. G. B.; LUIJTEN, S. H. & NIJS, J. C. M. DEN. 2003. Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation*, 113: 389-398.
- ORELLANA, M. R.; LÓPEZ-PUJOL, J.; BOSCH, M. & BLANCHÉ, C. 2007. Genetic diversity in the endangered diploid larkspur *Delphinium boslosii* and its close diploid relatives in the series *Fissa* of the Western Mediterranean area. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92: 773-784.
- PRENTICE, H. C. 1984. Enzyme polymorphism, morphometric variation and population structure in a restricted endemic, *Silene diclinis* (Caryophyllaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 22: 125-143.
- PRENTICE, H. C.; MALM, J. U.; MATEU-ANDRÉS, I. & SEGARRA-MORAGUES, J. G. 2003. Allozyme and chloroplast DNA variation in island and mainland populations of the rare Spanish endemic, *Silene hifacensis* (Caryophyllaceae). *Conservation Genetics*, 4: 543-555.
- PRUS-GLOWACKI, W. & STEPHAN, B. R. 1994. Genetic variation of *Pinus sylvestris* from Spain in relation to other European populations. *Silvae Genetica*, 43: 7-14.

- QUÉZEL, P. 1995. La flore du bassin méditerranéen: origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Mediterranea*, 21: 19-39.
- RIBA, M.; PICÓ, F. X. & MAYOL, M. 2003. Effects of regional climate and small-scale habitat quality on performance in the relict species *Ramonda myconi*. *Journal of Vegetation Science*, 13: 259-268.
- RIDGWAY, T. 2005. Allozyme electrophoresis still represents a powerful technique in the management of coral reefs. *Biodiversity and Conservation*, 14: 135-149.
- RIESEBERG, L. H. & SWENSEN, S. M. 1996. Conservation genetics of endangered island plants. In: AVISE J. C. & HAMRICK, J. L. (ed.). *Conservation genetics: case histories from nature*. Chapman & Hall. Nova York: 305-334.
- SÁEZ, L.; ROSSELLÓ, J. A. & VIGO, J. 1998. Catàleg de plantes vasculars endèmiques, rares o amenaçades de Catalunya. I: Tàxons endèmics. *Acta Botanica Barcinonensia*, 45: 309-321.
- SALVADOR, L.; ALÍA, R.; AGÜNDEZ, D. & GIL, L. 2000. Genetic variation and migration pathways of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) in the Iberian peninsula. *Theoretical and Applied Genetics*, 100: 89-95.
- SEGARRA-MORAGUES, J. G. & CATALÁN, P. 2002. Low allozyme variability in the critically endangered *Borderea chouardii* and its congener *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae), two paleoendemic relicts from the central Pyrenees. *International Journal of Plant Sciences*, 163: 159-166.
- SILVERTOWN, J. & DODD, M. 1996. Comparing plants and connecting traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 351: 1233-1239.
- SOLTIS, P. S. & SOLTIS, D. E. 2000. *The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. The National Academy of Sciences. Colloquium «Variation and evolution in plants and microorganisms: Toward a new synthesis 50 years after Stebbins. Irvine, 27-29/01/2000»* [en línia]. <<http://www.nap.edu/openbook/0309070791/html>>
- SOSA, P.; BATISTA, F. J.; GONZÁLEZ, M. A. & BOUZA, N. 2002. La conservación genética de las especies vegetales amenazadas. In: BAÑARES, A. (ed.). *Biología de la conservación de plantas amenazadas*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Madrid: 133-160.
- SPIELMAN, D.; BROOK, B. W. & FRANKHAM, R. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 15261-15264.
- STEBBINS, G. L. 1980. Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora*, 82: 77-86.
- SWOFFORD, D. L. & SELANDER, R. B. 1989. *Biosys-1: release 1.7. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. User's Manual*. University of Illinois. Department of Genetics and Development. Urbana; Champaign.
- TABERLET, P.; FUMAGALLI, L.; WUST-SAUCY, A.-G. & COSSON, J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- THOMPSON, J. D. 1999. Population differentiation in Mediterranean plants: insights into colonization history and the evolution and conservation of endemic species. *Heredity*, 82: 229-236.
- TOUMI, L. & LUMARET, R. 2001. Allozyme characterisation of four Mediterranean evergreen oak species. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29: 799-817.
- TZEDAKIS, P. C.; LAWSON, I. T.; FROGLEY, M. R.; HEWITT, G. M. & PERECE, R. C. 2002. Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: evolutionary implications. *Science*, 297: 2044-2047.
- UTELLI, A.-B.; ROY, B. A. & BALTISBERGER, M. 1999. History can be more important than «pollination syndrome» in determining the genetic structure of plant populations: the case of *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae). *Heredity*, 82: 574-584.
- WHITKUS, R. 1988. Modified version of GENESTAT: a program for computing genetic statistics from allele frequency. *Plant Genetics Newsletter*, 4: 10.
- WRIGHT, S. 1951. The genetic structure of populations. *Annals of Eugenetics*, 15: 323-354.
- YOUNG, A.; BOYLE, T. & BROWN, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 413-418.