

Migración, variabilidad genética y plasticidad fenotípica en especies de plantas de yesos y su papel en la respuesta al cambio climático

S. Matesanz^{1,*}, M. Ramos-Muñoz¹, M. Blanco-Sánchez¹, A. García-Fernández¹, A.M. Sánchez¹, A. Escudero¹

(1) Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Madrid, España.

* Autor de correspondencia: S. Matesanz [silvia.matesanz@urjc.es]

> Recibido el 14 de noviembre de 2017 - Aceptado el 17 de julio de 2018

Matesanz, S., Ramos-Muñoz, M., Blanco-Sánchez, M., García-Fernández, A., Escudero, A. 2019. Migración, variabilidad genética y plasticidad fenotípica en especies de plantas de yesos y su papel en la respuesta al cambio climático. *Ecosistemas* 28(1): 48-59. Doi.: 10.7818/ECOS.1525

Los hábitats de yeso alojan unas comunidades vegetales únicas por su riqueza florística y alto número de endemismos. Aunque nuestro conocimiento sobre muchos aspectos de su ecología ha aumentado en las últimas décadas, los efectos del cambio climático en las poblaciones de gipsófitos y sobre todo, los posibles mecanismos de respuesta, han sido muy poco explorados. Ante el aumento de aridez previsto en muchas regiones por el cambio climático, las especies de plantas pueden migrar a sitios más favorables, adaptarse a las nuevas condiciones ambientales o responder mediante plasticidad fenotípica. En este trabajo, revisamos los efectos documentados del cambio climático en poblaciones de gipsófitos y evaluamos la evidencia existente sobre cada mecanismo de respuesta. A pesar del carácter estrés-tolerante de los gipsófitos, algunos estudios han mostrado efectos negativos en la fisiología, fenología y dinámica demográfica de varias especies. Varios factores ligados a la vida en estos hábitats, incluyendo la fragmentación natural y antrópica, la gipsofilia y la falta de mecanismos dispersivos eficaces puede limitar en gran medida la capacidad de migración de estas especies. Aunque existe muy poca evidencia sobre diferenciación poblacional, potencial evolutivo para rasgos funcionales clave y plasticidad fenotípica en gipsófitos, nuestra revisión sugiere que estos mecanismos tendrán un papel más relevante que la migración ante escenarios de cambio climático. Por ello, proponemos líneas de investigación futura que permitan un mayor conocimiento de los procesos microevolutivos de respuesta al cambio climático en estas especies.

Palabras clave: plasticidad fenotípica; variabilidad genética; heredabilidad; gipsófito; migración; cambio climático; fragmentación; dispersión

Matesanz, S., Ramos-Muñoz, M., Blanco-Sánchez, M., García-Fernández, A., Escudero, A. 2019. Migration, genetic variation and phenotypic plasticity of gypsophiles and their role on climate change responses. *Ecosistemas* 28(1): 48-59. Doi.: 10.7818/ECOS.1525

Gypsum habitats host unique plant communities due to their high richness and abundance of endemic species. Although our knowledge regarding several aspects of their ecology has increased over the last decades, the effects of climate change on gypsophiles, and importantly, their response mechanisms, have been poorly explored. Under the increased aridity foreseen for many regions due to climate change, plants may migrate to more favorable sites, adapt to new environmental conditions or adjust via phenotypic plasticity. In this study, we review the documented effects of climate change on gypsophile populations and evaluate the existing evidence on their potential responses. Despite the stress-tolerant nature of these species, several studies have shown negative effects on their physiology, phenology and demography. Several aspects related to life on gypsum, including natural and anthropogenic fragmentation, gypsophily and lack of active dispersal mechanisms may greatly limit their migration ability. Although there is very little information in population differentiation, evolutionary potential for key functional traits and phenotypic plasticity, our revision suggests that these mechanisms will have a more prominent role than migration in a climate change context. Therefore, we propose future research lines to allow a deeper knowledge on microevolutionary process involved in the response of gypsophiles to climate change.

Key words: phenotypic plasticity; genetic variation; heritability; gypsophile; migration; climate change; fragmentation; dispersion

Las comunidades vegetales de suelos de yesos

Los suelos de yeso, es decir, aquellos que presentan contenidos altos de mineral de yeso (sulfato cálcico hidratado, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) tienen una amplia distribución a nivel mundial, alcanzando una extensión de más de 100 millones de hectáreas (Eswaran y Gong 1991), particularmente en la cuenca mediterránea, Asia central y algunas áreas de América y Australia (ver Fig. 1). En su mayor parte, los suelos de yeso aparecen ligados a

condiciones climáticas áridas o semiáridas, lo que, en combinación con las características específicas de este sustrato, determinan en gran medida la comunidad vegetal que se establece en ellos.

En climas secos, los suelos de yesos imponen restricciones tanto físicas como químicas a las plantas que alojan. Por una parte, estos suelos presentan un fuerte desequilibrio químico, con un alto contenido de azufre y magnesio, baja cantidad de otros macronutrientes clave y alta capacidad para infiltrar el agua (Palacio et al. 2007 y referencias; Moore et al. 2014). Por otra parte, las particu-

laridades físicas de estos suelos incluyen la formación de una dura costra física que puede suponer una limitación al establecimiento de las plantas (Meyer 1986; Romao y Escudero 2005; Escudero 2000; Escudero et al. 1999).

A pesar de las fuertes restricciones físico-químicas, los suelos de yesos albergan comunidades vegetales muy ricas (Fig. 2), caracterizadas por altos niveles de endemismos (muchos de ellos endemismos ibéricos), algunos de distribución muy reducida, y entre los que se encuentran especies raras y amenazadas (Mota et al. 2011). La estructura típica de estas comunidades consiste en parches de plantas aislados en una matriz de suelo desnudo que suele estar cubierto por una costra biológica formada por algas, cianobacterias, briófitos y líquenes (Maestre et al. 2011). La comunidad está compuesta por una gran diversidad de plantas donde dominan el biotipo caméfito, acompañada por una comunidad efímera y muy diversa de plantas anuales (Luzuriaga et al. 2012). Palacio et al. (2007) categorizaron las plantas que crecen sobre suelos de yesos en función de su capacidad para lidiar con mayor o menor éxito con los retos que supone vivir en este sustrato. De este modo, los **gipsófitos de distribución amplia** son aquellos que solo pueden vivir en suelos de yesos, presentan ajustes fisiológicos para acomodar las condiciones químicas de estos suelos, y además son capaces de penetrar la costra física. Los **gipsófitos de distribución reducida** son endemismos de refugio, estrictos de suelos de yesos, que también penetran la costra pero que solo toleran los desequilibrios químicos. Por último, los **gypsovags** son plantas no especialistas

que pueden vivir en una mayor diversidad de sustratos y que aparecen en suelos de yesos, pero solo cuando las condiciones son más benignas (por ejemplo, cuando hay un menor desarrollo de la costra). Debido a la alta riqueza de estas comunidades y la especificidad de su flora, los matorrales gipsícolas mediterráneos están incluidos como hábitat prioritario en la Directiva de Hábitats (Escudero 2009; Council Directive 1992; Martínez-Hernández et al. 2011).

La investigación sobre las comunidades vegetales de suelos de yesos ha recibido mucha atención en los últimos años. Gracias a estos esfuerzos, ha aumentado considerablemente nuestro conocimiento sobre aspectos clave de su estructura y dinámica poblacional (Mota et al. 2003; Caballero et al. 2003; Meyer et al. 1992; Escudero et al. 2000; Guerrero-Campo et al. 1999), la fisiología de sus especies (Palacio et al. 2007; Palacio et al. 2014), el funcionamiento del ecosistema (Castillo-Monroy et al. 2011) y respuestas de la vegetación a distintos factores ambientales (Aragon et al. 2008; Matesanz et al. 2008; Matesanz et al. 2009; León-Sánchez et al. 2018). Sin embargo, revisiones recientes (Damschen et al. 2012; Escudero et al. 2015) han resaltado que existe un gran vacío sobre los efectos del cambio climático en edafismos como los gipsófitos estrictos. Más aún, existe un gran desconocimiento sobre los posibles mecanismos de respuesta que las poblaciones de estas especies presentarán para lidiar con las nuevas condiciones ambientales, incluyendo la migración, adaptación y la plasticidad fenotípica.

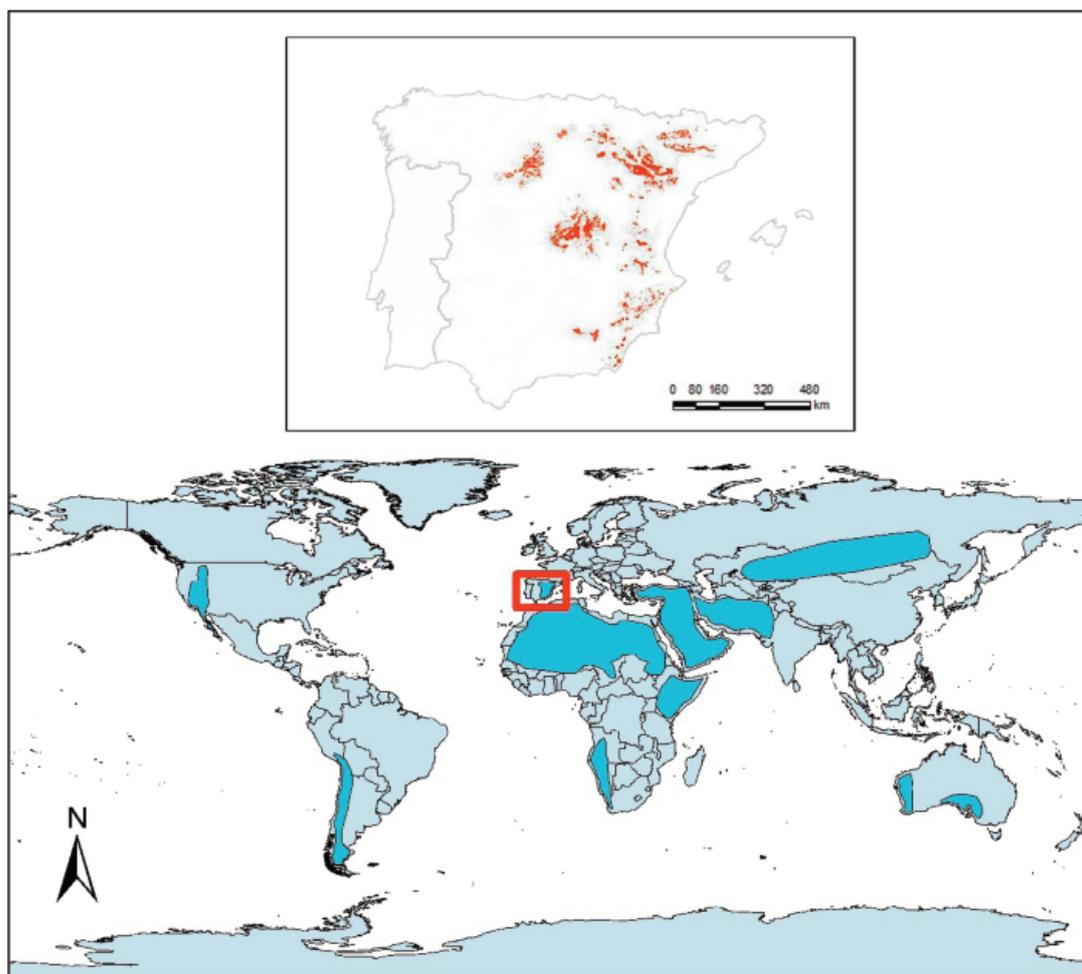


Figura 1. Distribución mundial de suelos de yesos. El mapa del mundo presenta los afloramientos de yeso (en azul oscuro). El recuadro superior de la Península Ibérica refleja la presencia de hábitats de yesos (en rojo), que se dan en zonas donde existen afloramientos y además predominan condiciones semiáridas. Modificado de Escudero et al. 2015 y Escudero 2009.

Figure 1. World distribution of gypsum soils. The world map shows the occurrence of gypsum outcrops (in dark blue). The top inset shows the presence of gypsum habitats in the Iberian peninsula, occurring in areas which predominantly semi-arid conditions. Modified from Escudero et al. 2015 and Escudero 2009.

En este trabajo, revisamos los efectos documentados del cambio climático en poblaciones de plantas especialistas de suelos de yesos y evaluamos el papel potencial de los mecanismos de respuesta que pueden presentar (Fig. 3). En primer lugar, revisamos las evidencias disponibles sobre la capacidad de migración y dispersión de estas especies como mecanismo de escape ante el cambio climático. Para valorar el potencial evolutivo de estas especies bajo nuevas condiciones ambientales, revisamos estu-

dios que muestren **variación genética** intra- e interpoblacional en rasgos funcionales clave, así como variabilidad neutral. Además, por su papel clave en la respuesta de organismos al ambiente, revisamos la evidencia disponible sobre **plasticidad fenotípica** para rasgos funcionales de poblaciones de gipsófitos. Finalmente discutimos las implicaciones de nuestros resultados para predecir la respuesta futura de estas comunidades vegetales al cambio climático.



Figura 2. Comunidades vegetales en suelos de yesos. a) individuos de *Lepidium subulatum* L. creciendo sobre roca pura de yeso en el castillo de Castrojeriz (Burgos, España); b) individuo en flor de *Helianthemum squamatum* (L.) Dum. Cours.; c) paisaje fragmentado en el centro peninsular (Villacañones, Madrid), con cerros con matorral gipsícola en una matriz de cultivos; d) paisaje con alta heterogeneidad ambiental en Peñafiel (Valladolid), donde los cerros de yeso coexisten con bosques de coníferas y una matriz de viñedos y otros cultivos; e) cerros de yesos con matorral gipsícola de relieve abrupto en Villanueva de las Torres (Granada); f) detalle de las inflorescencias de *Lepidium subulatum* L.; g) individuo en flor de *Helianthemum hirtum* (L.) Miller; h) individuo en flor de *Centaurea hyssopifolia* Vahl; i) Individuo adulto y reproductivo de *Lepidium subulatum* L.; j) individuo en flor de *Coris monspeliensis* L.; k) detalle de las flores de *Pistorinia hispanica* (L) DC; l) matorral gipsícola en Villena (Alicante), donde se aprecia la estructura típica de la vegetación, con caméfitos aislados entre sí en una matriz de suelo desnudo o cubierto de costra biológica; m) paisaje altamente fragmentado, con caminos y campos de cultivo en Gelsa (Zaragoza); n) afloramiento de cristal de yeso inmerso en el suelo de yeso; ñ) plántula de *Sedum gypsicola* Boiss y Reut. con hojas crasas; o) vista panorámica de paisaje con hábitat de yesos en Belinchón (Cuenca). Créditos: Mario Blanco-Sánchez, Marina Ramos-Muñoz, Aran Luzuriaga, Jerónimo B. Boelsuns y Silvia Matesanz.

Figure 2. Plant communities in gypsum soils in the Iberian Peninsula. a) individuals of *Lepidium subulatum* L. growing in gypsum rock in the surroundings of the castle of Castrojeriz (Burgos, Spain); b) flowering individual of *Helianthemum squamatum* (L.) Dum. Cours.; c) fragmented landscape in the center of the Iberian Peninsula (Villacañones, Madrid), where gypsum plant communities (in hills) are interspersed in a cropland matrix; d) gypsum landscape featuring high heterogeneity in Peñafiel (Valladolid), where gypsum plant communities coexist with conifer woodlands, vineyards and other croplands; e) gypsum shrublands established in hills of abrupt topography in Villanueva de las Torres (Granada); f) closeup of the inflorescences of *Lepidium subulatum* L.; g) flowering individual of *Helianthemum hirtum* (L.) Miller; h) flowering individual of *Centaurea hyssopifolia* Vahl; i) reproductive individual of *Lepidium subulatum* L.; j) flowering individual of *Coris monspeliensis* L.; k) closeup of the flowers of *Pistorinia hispanica* (L) DC; l) gypsum shrubland in Villena (Alicante), where a common spatial structure of the community can be observed, with isolated plant patches in a matrix of bare soil or soil covered with biological crust; m) highly fragmented gypsum landscape, with a mosaic of paths and diverse croplands in Gelsa (Zaragoza); n) gypsum crystals outcropping in gypsum soil; ñ) seedling of *Sedum gypsicola* Boiss y Reut., with its succulent leaves; o) panoramic view of a gypsum landscape in the center of the Iberian Peninsula (Belinchón, Cuenca). Photo credits: Mario Blanco-Sánchez, Marina Ramos-Muñoz, Aran Luzuriaga, Jerónimo B. Boelsuns and Silvia Matesanz.

Efectos del cambio climático en plantas especialistas de yesos

En un trabajo reciente, [Damschen et al. \(2012\)](#) proponían esclarecer si las comunidades de plantas que se establecen en sustratos poco comunes son más vulnerables, o por el contrario, más resilientes, a los efectos del cambio climático que especies de otras comunidades. Para ello revisaron la literatura existente para comunidades de plantas que crecen en serpentinas, un sustrato ultramáfico de distribución discontinua que, de manera similar a los matorrales gipsícolas, son extremadamente ricos en endemismos (ver por ejemplo [Harrison 1999](#)). Al revisar estudios que comparaban respuestas al clima simultáneamente en comunidades vegetales de serpentinas y de otros sustratos, encontraron resultados contradictorios, principalmente debido al bajo número de estudios evaluando la respuesta de estas comunidades al cambio climático. En concreto, algunos estudios (tres) mostraron que las comunidades de serpentinas son menos sensibles al cambio climático que las establecidas en otros sustratos, mientras que otro estudio mostró una mayor vulnerabilidad ([Damschen et al. 2012](#)). Un escenario similar emerge al evaluar los estudios que cuantifican los efectos del cambio climático en especies gipsófitas, lo que resalta la necesidad de invertir esfuerzos en el desarrollo de esta línea de investigación.

Se ha descrito de manera bastante detallada el carácter estrés tolerante de muchas de estas especies ([Mota et al. 2011](#)). Por ejemplo, algunos gipsófitos muestran hojas más o menos suculentas que permiten el almacenamiento de agua ([Merlo et al. 2009](#); [Grubb et al. 2015](#); [Shields 1951](#); [Moore et al. 2014](#)). También se ha descrito la presencia de raíces pivotantes y de dimorfismo estacional en las hojas ([Mota et al. 2011](#); [Palacio et al. 2006](#)), rasgos relacionados con la estacionalidad del clima mediterráneo y la tolerancia al estrés hídrico. Recientemente, [Palacio et al. \(2014\)](#), mediante el uso de marcas isotópicas, demostraron que individuos de *Helianthemum squamatum*, uno de los gipsófitos más abundantes de estas comunidades ([Fig. 2b](#)), son capaces de usar el agua de cristalización del yeso (procedente del propio mineral) como fuente de agua durante el verano, y que éste puede representar más del 70% del agua que usan plantas con raíces someras en las épocas de mayor estrés.

A pesar de que muchos gipsófitos presentan adaptaciones específicas para la vida en estos hábitats, existen algunos estudios que han mostrado efectos negativos del cambio climático en poblaciones de gipsófitos. Por ejemplo, [Leon-Sanchez et al. \(2016\)](#) sometieron durante cuatro años a individuos de *H. squamatum* a un incremento de temperatura de 2°C generado en un experimento con cámaras de techo abierto (OTCs, Open Top Chambers) y evaluaron los efectos en su fisiología, crecimiento y supervivencia. Los resultados mostraron que, aunque la supervivencia después del verano era similar en las plantas sometidas al calentamiento y las plantas control, las primeras presentaban fuertes reducciones en su tasa fotosintética y crecimiento. Los mismos autores además han encontrado que la respuesta a distintos tratamientos simulando escenarios de cambio climático puede estar fuertemente ligada a la respuesta de los hongos micorrícicos asociados a estas plantas ([León-Sánchez et al. 2018](#)), lo que resalta la importancia de incluir las interacciones planta-suelo para predecir las respuestas de la vegetación frente al cambio climático.

Además de efectos en la fisiología y el crecimiento, algunos estudios han mostrado que distintos escenarios de cambio climático pueden alterar la fenología de plantas gipsófitas. Por ejemplo, [Matesanz et al. \(2009\)](#) simularon un escenario de mayor aridez mediante un experimento de manipulación experimental de la precipitación, y evaluaron los efectos sobre individuos del gipsófito de distribución reducida *Centaurea hyssopifolia* ([Fig. 2h](#)). Este estudio reveló que las plantas que experimentaron un ambiente más seco mostraron un adelanto temporal en muchas fases fenológicas clave, como el inicio de la floración y de dispersión de semillas, lo

que puede tener importantes implicaciones para especies que dependen de insectos mutualistas para su reproducción. A nivel poblacional, los estudios existentes coinciden en mostrar una fuerte relación entre las tasas de crecimiento poblacional y la variación en las condiciones climáticas, tanto variaciones interanuales ([Tye et al. 2017](#)), como variaciones espaciales relacionadas con eventos climáticos a escala local ([Olano et al. 2011](#)). En años especialmente secos, los efectos sobre las tasas vitales llegan a ser extremadamente drásticos, afectando especialmente a la germinación y probabilidad de reclutamiento de las plántulas, pero también a la producción de semillas e incluso a la mortalidad de individuos adultos. En este contexto, la elevada producción de semillas y el reclutamiento masivo en años favorables parece ser la estrategia más común entre los gipsófitos. La dormición de un porcentaje importante de semillas y su incorporación al banco de semillas del suelo también juega un papel crucial en la dinámica poblacional, especialmente en el caso de las especies anuales ([Caballero et al. 2008](#); [Peralta et al. 2016](#)). El estudio de la dinámica demográfica permite integrar los efectos del cambio climático en los distintos estadios vitales que recorren las plantas, para determinar el efecto global neto resultante. Sin embargo, el reto a día de hoy es pasar del estudio demográfico de especies aisladas a la integración de las respuestas individuales de distintas especies en un marco interactivo, es decir, a escala de comunidad. Solo así será posible hacer previsiones realistas del efecto del cambio climático sobre las poblaciones de gipsófitos, a la vez que conectamos las dinámicas poblacionales con el ensamble de la comunidad. La modelización conjunta e interactiva de la dinámica demográfica de *Helianthemum squamatum* y *Lepidium subulatum* supondrá un importante primer paso en este sentido ([García-Cervigón et al. datos sin publicar](#)).

A la escala de comunidad, [Vicente-Serrano et al. \(2012\)](#) evaluaron el cambio en la cobertura vegetal de los matorrales gipsícolas del valle del Ebro mediante el uso de técnicas de teledetección con imágenes satelitales desde 1984 a 2008. El análisis temporal de las imágenes mostró una reducción en la cobertura vegetal, más acusada en verano, que los autores relacionaron con el aumento de aridez ocurrido en la región en las últimas décadas debido al cambio climático. Las variaciones climáticas interanuales también se han revelado como el principal determinante de la cobertura, diversidad y composición de especies en el caso de las comunidades de especies anuales que se desarrollan sobre yeso ([Luzuriaga et al. 2012](#)), lo que las hace susceptibles al cambio climático. Sin embargo, hay que resaltar que recientes estudios experimentales en los que se manipulaba la cantidad y el patrón temporal de las precipitaciones, han mostrado que las comunidades de anuales se comportan de manera robusta frente a reducciones moderadas de la precipitación (reducciones de un 25% sobre el régimen de precipitación medio), mientras que son altamente sensibles a cambios en la distribución estacional de la precipitación, especialmente a la reducción de precipitaciones durante el periodo otoñal ([Peralta et al. datos sin publicar](#)). En el mismo estudio, en los escenarios en los que la comunidad experimenta condiciones de sequía extrema (reducciones de un 75% sobre el régimen de precipitación medio), se produce un intenso proceso de filtrado que supone la eliminación de la comunidad de aquellas especies funcionalmente menos eficientes en el uso del agua, lo que se traduce en una caída drástica de los valores de diversidad funcional y taxonómica.

Los estudios realizados a nivel comunidad permiten preguntar si existen patrones generalizados de respuesta entre las especies de la comunidad, es decir, que todas o la gran mayoría de las especies de la comunidad responden igual o, por el contrario, existen respuestas específicas de cada especie. Aunque los estudios que evalúan de manera directa o indirectamente los efectos del cambio climático en varias especies simultáneamente son muy limitados ([Sánchez et al. 2017](#); [Merlo et al. 2009](#); [Matesanz et al. 2008](#)), la evidencia disponible muestra que es esperable que las especies respondan de maneras contrastadas, lo que destaca la necesidad de estudios multiespecíficos.

La migración de especies gipsófitas en un contexto de cambio climático

Como respuesta al cambio climático, un posible mecanismo de escape es la migración a zonas donde las condiciones climáticas son más favorables. Generalmente, esto conlleva cambios altitudinales o latitudinales con el fin de rastrear las condiciones climáticas de origen. Aunque existen algunos estudios que ya han documentado este tipo de cambios para especies mediterráneas de diversas comunidades (revisados en Matesanz y Valladares 2014), hasta donde alcanza nuestro conocimiento no existe ninguna evidencia de cambios en la distribución de gipsófitos como respuesta al cambio climático.

Varias características inherentes a las especies de suelos de yesos pueden tener un efecto decisivo sobre su capacidad de migración en un contexto de cambio climático (Fig. 3). En primer lugar, cabe destacar la **gipsofilia**, es decir, la condición que presentan los gipsófitos estrictos de crecer exclusivamente en suelo de yesos (Mota et al. 2011). Debido a ello, la distribución de estas especies va a estar íntimamente ligada a la ocurrencia de este hábitat específico (presencia de yeso en condiciones áridas o semiáridas). Los suelos de yesos presentan una distribución **naturalmente fragmentada** (Fig. 3). Por ejemplo, en Europa, solamente aparecen en la

zona mediterránea de la península ibérica, y dentro de ésta, se distribuyen de manera discontinua por la mitad este (Escudero 2009; Escudero et al. 2015; Mota et al. 2011). Esta discontinuidad en la disponibilidad del hábitat puede tener importantes efectos en la capacidad de dispersión de los gipsófitos. Cuando la disponibilidad de hábitat es parcheada, es probable que el grado de solapamiento entre el hábitat idóneo presente y futuro sea menor que para una especie que reside en sustratos continuos (Damschen et al. 2012) y, por tanto, las distancias de dispersión necesarias para alcanzar zonas donde las condiciones climáticas sean más favorables, será mayor (Moore et al. 2014; Rajakaruna 2017).

Esta **insularidad** de los afloramientos de yeso a gran escala ocurre de manera similar a escala de paisaje. Los afloramientos de yesos se asemejan a islas de tamaño y conectividad variable, donde además se establecen fuertes ecotonos con comunidades vegetales contrastadas a lo largo de la ladera. Así, los matorrales gipsícolas dominados por especies gipsófitas aparecen en la zona más alta de las islas, y en el pie de monte aparecen comunidades dominadas por especies halófilas y nitro-halófilas (Guerrero-Campo et al. 1999; Escudero et al. 2015). Esta configuración espacial puede, de nuevo, tener fuertes implicaciones para la capacidad dispersiva de las especies de estos hábitats.

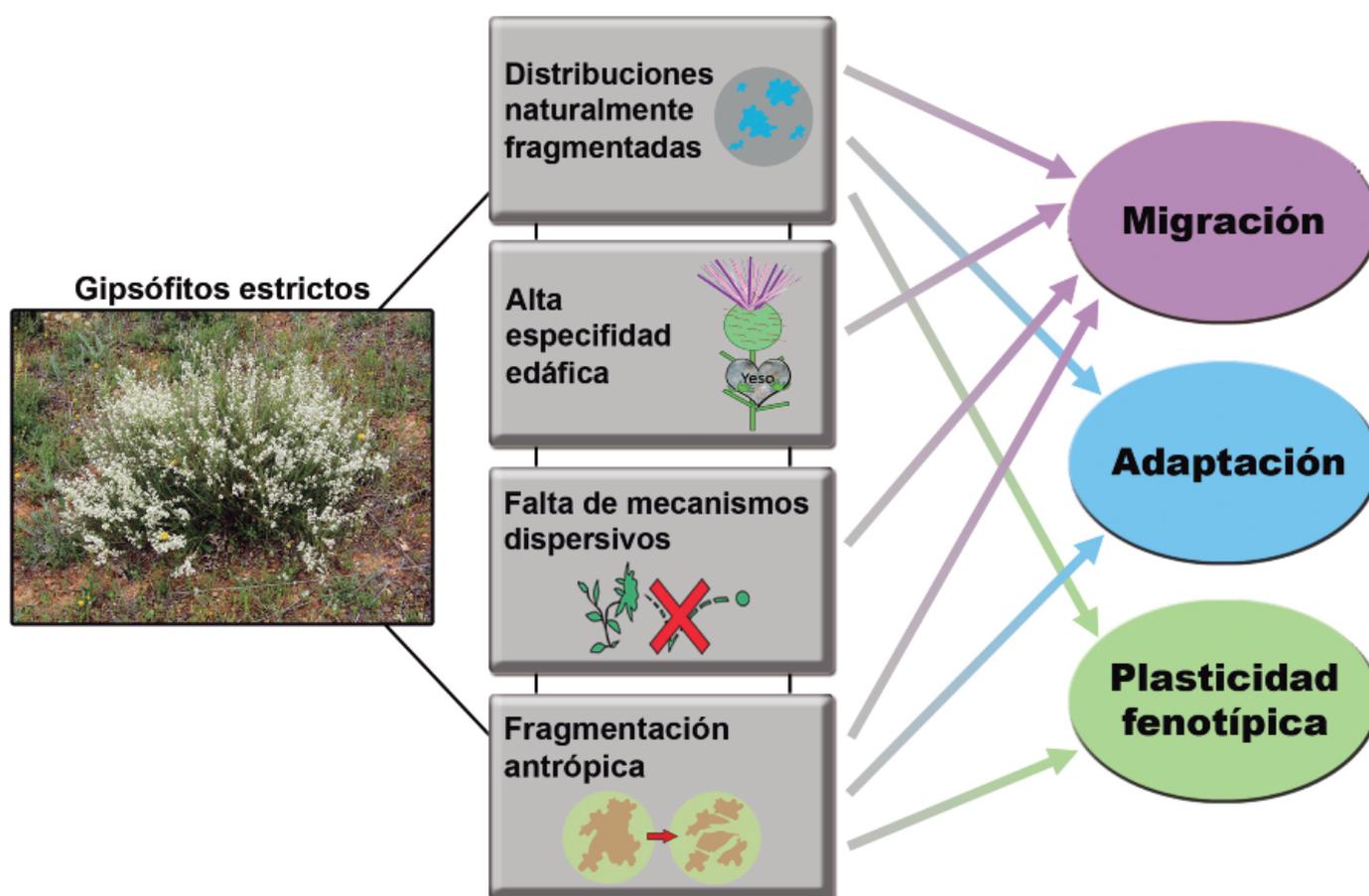


Figura 3. Marco conceptual de las posibles respuestas de gipsófitos al cambio climático. Varias características inherentes a estas especies pueden determinar la relevancia de cada uno de estos mecanismos de respuesta: migración, adaptación y plasticidad fenotípica. Por una parte, la distribución parcheada de los afloramientos de yesos puede determinar su capacidad de migrar a otros parches de hábitat, pero además puede tener un efecto en la variabilidad genética y en la diversidad de normas de reacción (plasticidad) si las poblaciones son pequeñas y poco conectadas. Este aislamiento se puede ver exacerbado por los efectos de la fragmentación antrópica a la que están sometidos estos hábitats. La alta especificidad edáfica limitará la disponibilidad de parches a los que migrar, y su capacidad de colonización dependerá en gran medida de la capacidad de dispersión de estas especies. La importancia relativa de estos factores y su interacción determinará los posibles mecanismos de respuesta de cada gipsófito.

Figure 3. Conceptual framework of potential responses of gypsophiles to climate change. Several traits inherent to these species may determine the relative roles of each of these response mechanisms: migration, adaptation and phenotypic plasticity. First, the patchy distribution of gypsum outcrops may determine their migration ability to other habitat patches but, may also affect the genetic diversity of populations and the diversity of norms of reaction (plasticity) if populations are small and poorly-connected. This isolation may be exacerbated by the high anthropic fragmentation exerted to these sites. The high substrate specificity will also limit the availability of habitat patches to migrate, and the species' colonization ability will largely depend on their dispersion mechanisms. The prevalence of different response mechanism for each species will be determined by these factors and their interactions.

La distribución naturalmente fragmentada de los gipsófitos se ve exacerbada por la **fragmentación antrópica** que estos hábitats han sufrido durante décadas. A pesar de tratarse de suelos en general poco productivos, han sido explotados para la agricultura, particularmente desde la segunda mitad del siglo XX (Matesanz et al. 2009; Escudero 2009). Esta explotación conlleva no solo la destrucción del hábitat y el mayor aislamiento de las islas de yesos, sino que además altera significativamente la matriz que rodea las islas, transformando los fondos de valle en campos de cultivo. Para que una especie migre a través del paisaje, los parches de hábitats deben estar suficientemente conectados como para que exista flujo génico entre ellos. Numerosos estudios han evaluado los efectos negativos de la fragmentación en la capacidad reproductiva, supervivencia y variabilidad genética de poblaciones de gipsófitos (Matesanz et al. 2009; Matesanz et al. 2015; Pias et al. 2010; Gómez-Fernández et al. 2016; Matesanz et al. 2017), aunque otros trabajos también han mostrado su resiliencia (García-Fernández et al. 2017).

Por último, muchos gipsófitos carecen de mecanismos activos de **dispersión** de sus semillas. La migración a parches de hábitat más favorables va a depender principalmente de la movilización de semillas u otros propágulos que permita la colonización del nuevo parche. Se ha descrito que, en general, las distancias de dispersión de estas especies son cortas (Escudero et al. 2000; Escudero et al. 2015; Olano et al. 2012), cayendo mayoritariamente en la vecindad de la planta madre. Además, numerosas especies de estos hábitats poseen una cubierta mucilaginosa que provee de un ambiente óptimo para la germinación, pero además ancla la semilla al sustrato (Escudero et al. 2015), limitando considerablemente la distancia de dispersión. Por último, cabe destacar que la dispersión mediada por los animales puede ser clave en las comunidades de plantas de yeso. Por ejemplo, la dispersión endozoócara de semillas directamente consumidas de la planta, dado el rango de tamaño de las semillas de muchas especies de gipsófitos, puede suponer una vía eficaz de movilización de propágulos entre fragmentos de hábitat. Sin embargo, este mecanismo, que se ha demostrado eficaz en otros hábitats fragmentados (Wagner et al. 2013), aún no ha sido evaluado en el caso de las comunidades sobre yesos, a pesar de que han soportado históricamente una cierta carga de ganado ovino o caprino. Así mismo, en una revisión reciente, Albert et al. 2015 apuntan que la dispersión epizoócara puede ser clave en especies que presentan diásporas pequeñas y/o apéndices con ganchos, como las que crecen sobre suelos de yeso. No obstante, una vez más, no existen prácticamente evidencias de cómo la epizoocoria puede afectar a la dispersión de dichas especies.

Considerando de manera conjunta estos factores, es probable que las especies estrictas de hábitats de yesos tengan una capacidad de dispersión limitada, y que, por tanto, la migración no sea su mecanismo principal de respuesta ante el cambio climático (Rajakaruna 2017). Aunque, como hemos mencionado, no existe ningún estudio que documente cambios en la distribución de estas especies debido al cambio climático, otros estudios de genética de poblaciones y filogeografía realizados con marcadores moleculares nos pueden proveer de manera indirecta de valiosa información sobre el efecto de estos factores en la capacidad de migración de los gipsófitos.

En concreto, la diferenciación entre poblaciones en marcadores moleculares nos informa sobre la existencia de barreras al flujo génico que pueden limitar la migración entre parches de hábitat. En este sentido, una revisión reciente (Moore et al. 2014) reunió los trabajos en los que se comparaba la diferenciación genética entre poblaciones de gipsófitos estimada mediante diversos marcadores moleculares (alozimas, AFLPs, cpDNA, etc.), y cómo ésta difería de la de especies cercanas que crecen mayoritariamente en yesos pero que no son gipsófitos estrictos. Sus resultados mostraron que la diferenciación entre poblaciones de gipsófitos era generalmente más alta que la encontrada para otras especies, con una estructuración poblacional de moderada a fuerte, lo que atri-

buyeron a la fragmentación del hábitat y su marcada configuración insular. De hecho, para algunas especies como el gipsófito del desierto de Chihuahua *Fouquieria shrevei* o la gravemente amenazada amapola *Arctomecon humilis*, endémica de los yesos de Utah, la diferenciación entre poblaciones fue muy fuerte ($F_{ST} = 0.62-0.85$ estimado con isozimas y marcadores cloroplásticos; Allphin et al. 1998; Aguirre-Liguori et al. 2014). En la península ibérica, Matesanz et al. encontraron una diferenciación moderada en tan solo cuatro poblaciones de *Lepidium subulatum* usando microsatélites ($F_{ST} = 0.12$; datos sin publicar). Esta estructuración poblacional evidencia barreras más o menos fuertes al flujo génico (vía polen y semillas), y da apoyo a la hipótesis de una limitada capacidad de migración para especies estrictas de estos hábitats, al menos a largas distancias.

A escalas espaciales de paisaje, es esperable que el flujo génico entre parches próximos sea mayor que a distancias más grandes y, por tanto, la diferenciación entre poblaciones sea más baja. Esto concuerda con los resultados de Matesanz et al. (2018), que evaluaron la diferenciación entre poblaciones de varios gipsófitos (*Lepidium subulatum*, *Helianthemum squamatum* y *Centaurea hysopifolia*) procedentes de parches de distinto tamaño y conectividad (Fig. 4). Los resultados mostraron diferenciación baja o moderada, pero más relevante fueron las notables diferencias entre especies en la estructuración de la variabilidad genética. En el caso de *L. subulatum*, los análisis mostraron alto flujo génico entre parches. Sin embargo, se encontró una mayor estructuración de la variabilidad genética en *H. squamatum*, con flujo génico más limitado. Teniendo en cuenta que el diseño experimental incluía los mismos parches para ambas especies, estos resultados sugieren que especies que coexisten experimentan el paisaje de modo diferente, y que otros factores además de la configuración espacial de los parches puede determinar la distribución de la variabilidad genética y las posibilidades de movimiento de polen y semillas entre sitios. Además, los resultados implican que es muy probable que la capacidad de dispersión de los gipsófitos varíe sustancialmente entre especies, lo que puede tener consecuencias para la composición de las comunidades y las interacciones planta-planta.

La comparación entre flujo génico a distintas escalas espaciales (paisaje, regional) puede arrojar luz en la determinación de las distancias de dispersión máximas para distintos gipsófitos, y por tanto, su capacidad de colonización de nuevos parches de hábitats. Estos estudios deberían ir acompañados de ensayos experimentales donde además se evalúe la capacidad de establecimiento en parches fuera de la distribución actual de cada especie.

Potencial adaptativo y variabilidad genética en especies gipsófitas

El cambio climático puede imponer presiones selectivas nuevas (y de gran intensidad) en las poblaciones de plantas (Hoffmann y Sgrò 2011). Ante estos nuevos escenarios, una posible respuesta es la adaptación a las nuevas condiciones ambientales mediada por la selección natural, un proceso que en ocasiones puede ocurrir en escalas temporales relativamente cortas (Fig. 3). En este sentido, algunos estudios han evaluado experimentalmente la capacidad de adaptación a condiciones climáticas nuevas en plantas de distintas latitudes (revisado en Matesanz y Valladares 2014; Shaw y Etterson 2012).

La **adaptación local** es un proceso en el cual los rasgos que confieren una ventaja (es decir, que son adaptativos) en unas condiciones específicas evolucionan en una población mediante selección natural (Kawecki y Ebert 2004). Como resultado, los genotipos residentes tienen mayor éxito biológico en su hábitat local que los procedentes de otras poblaciones. Uno de los métodos más usados para evaluar adaptación local es la realización de trasplantes o siembras recíprocas, en los que propágulos de varias poblaciones son trasplantados en distintos sitios que difieren en las condiciones locales (Kawecki y Ebert 2004).

Hasta donde alcanza nuestro conocimiento, tan solo existe un

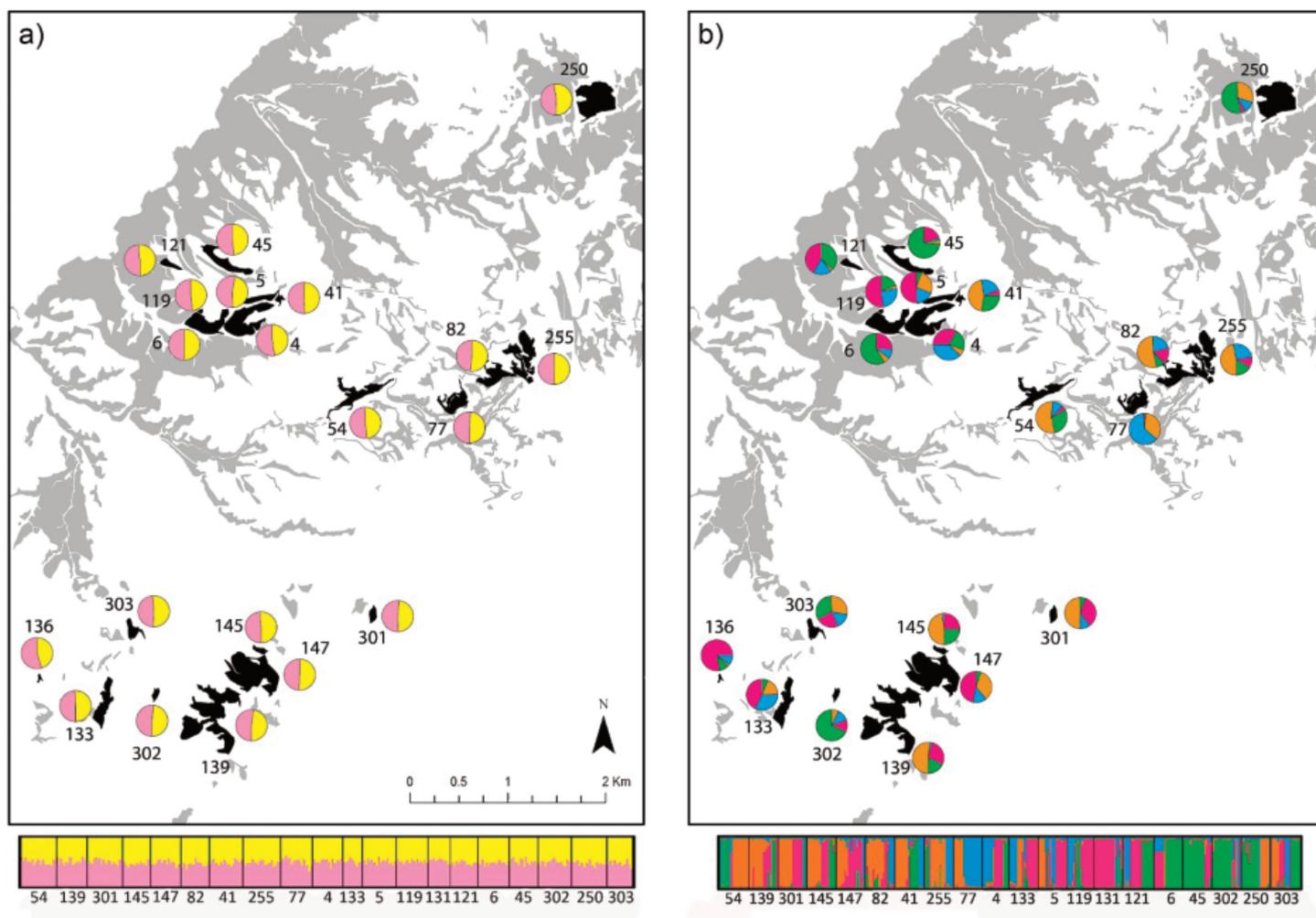


Figura 4. Estructuración genética de poblaciones de dos gipsófitos a escala de paisaje en el centro de la península ibérica. a) *Lepidium subulatum*; b) *Helianthemum squamatum*. Los fragmentos de hábitat de yeso (gris) están inmersos en una matriz de repoblaciones y campos de cultivo. Para cada especie, se seleccionaron los mismos 20 fragmentos de hábitat (en negro). Se genotiparon 20 individuos de cada población para ocho microsatélites polimórficos ($N \approx 800$ plantas). Cada gráfico de tarta señala la asignación de los individuos de cada fragmento a distintos grupos (clusters) genéticos. *L. subulatum* muestra distribución de la variabilidad genética al azar a través del paisaje (asignación similar a los clusters), pero *H. squamatum* muestra una estructuración más acusada, con porcentajes de asignación a los clusters genéticos muy variables entre poblaciones. Los números hacen referencia al código de cada población.

Figure 4. Landscape-level population genetic structure in two gypsophiles in the center of the Iberian peninsula. a) *Lepidium subulatum*; b) *Helianthemum squamatum*. Patches of gypsum habitat (grey) are immersed in a matrix of croplands and *Pinus* plantations. For each species, the same 20 habitat fragments were selected (in black). A total of 20 individuals were genotyped using eight species-specific polymorphic markers ($N \approx 800$ plants). Each pie graph shows the membership of individuals to different genetic clusters. *L. subulatum* shows a random distribution of genotypes across space (similar membership to different clusters), but *H. squamatum* shows a stronger genetic structure, with variable percentages of membership of different populations to genetic clusters. Numbers reflect population codes.

estudio que ha realizado este tipo de aproximación experimental para evaluar la existencia de adaptación local en gipsófitos. En este trabajo, Sánchez et al. (2017) recolectaron semillas de cinco gipsófitos perennes (*Helianthemum squamatum*, *Thymus lacaitae*, *Centaurea hyssopifolia*, *Brassica gypsicola* y *Helianthemum conqense*), procedentes de varias poblaciones a lo largo de un gradiente ambiental en los afloramientos del valle del Tajo. Establecieron tres sitios de siembra con condiciones contrastadas y evaluaron la germinación, tasas de crecimiento y supervivencia de las plántulas durante cuatro años. Aunque los autores encontraron grandes diferencias entre especies y entre sitios, en ningún caso las semillas y plántulas procedentes de un sitio mostraron mayor desempeño (mayor germinación, crecimiento o supervivencia) en su sitio de origen que las procedentes de otros sitios del gradiente. Los autores concluyen que la ausencia de adaptación local en estadios tempranos en estas especies puede ser debida a la gran variabilidad interanual en el clima, al flujo genético entre sitios o a la plasticidad fenotípica (ver siguiente sección).

La existencia de poblaciones genéticamente diferenciadas

(aunque no estén localmente adaptadas) implica la existencia de potencial evolutivo a nivel específico (Hoffmann y Sgrò 2011; Matesanz y Valladares 2014). Por ejemplo, en el caso de especies con poblaciones adaptadas a distinta disponibilidad hídrica (ecotipos), los genotipos procedentes de poblaciones adaptadas a la sequía podrían persistir e incluso expandirse en condiciones de cambio climático (Rajakaruna 2017). En este sentido, el trabajo de Sánchez et al. (2017) mostró la existencia de diferenciación genética entre poblaciones en varios rasgos, ya que, para varias especies, las semillas procedentes de sitios específicos conseguían mejor desempeño a lo largo de todo el gradiente ambiental. La divergencia entre poblaciones en rasgos tan íntimamente relacionados con el éxito biológico permite identificar poblaciones compuestas por genotipos capaces de establecerse en ambientes contrastados y que podrían ser clave en condiciones futuras.

La adaptación local provee evidencia de que la población ha evolucionado por selección natural, y por tanto, de la presencia (al menos pasada) de la variabilidad genética necesaria para ello. Aunque este proceso nos indica que una población ha respondido

a la selección natural, su ausencia no implica necesariamente que la población no pueda evolucionar en un futuro. Para que una población de plantas (u otro organismo) pueda adaptarse a las nuevas condiciones ambientales, es necesario (aunque no suficiente) que exista **variación genética cuantitativa** para rasgos clave relacionados con la adaptación al nuevo ambiente, ya que esta variación heredable refleja el potencial evolutivo de un rasgo (Falconer y Mackay 1996; Hoffmann y Sgrò 2011). El potencial evolutivo puede determinarse en estudios de jardín común en los que existe una estructura de familias (es decir, semillas procedentes de una misma madre) o clones procedentes de distintas poblaciones creciendo en un mismo ambiente. Diferencias significativas entre familias constituyen el potencial evolutivo de un rasgo, cuantificable a través de un parámetro clave, la heredabilidad.

De nuevo, la disponibilidad de estudios sobre variabilidad genética de rasgos funcionales y su heredabilidad en gipsófitos es muy escasa. Recientemente, Matesanz et al. (2017), evaluaron en un jardín común la variabilidad genética para rasgos relacionados con la tolerancia a la sequía y su heredabilidad en el gipsófito *Centaurea hyssopifolia*. Para siete de los diez rasgos evaluados, los autores encontraron varianza genética aditiva y heredabilidades significativas, lo que indica que esos rasgos pueden evolucionar en las poblaciones estudiadas. En todos los casos, el porcentaje de la varianza fenotípica explicada por las diferencias entre familias fue mayor que el explicado por las diferencias entre poblaciones, lo que de nuevo apoya que las poblaciones de este endemismo poseen potencial evolutivo para rasgos funcionales clave.

Ante la gran escasez de estudios microevolutivos sobre el po-

tencial adaptativo de gipsófitos, recurrimos a estudios con una aproximación molecular, que de manera indirecta nos informan sobre la variabilidad genética de las especies. Aunque se ha discutido ampliamente sobre la existencia o no de correlación entre la variabilidad genética neutral (la estimada mediante marcadores moleculares) y la cuantitativa (la que realmente está sujeta a la selección) (Reed y Frankham 2001), el uso de medidas de variabilidad genética proporcionada por los marcadores moleculares puede ser útil para obtener niveles generales de diversidad, conocer la distribución de dicha diversidad a lo largo del rango de una especie o la existencia de cuellos de botella.

Partiendo de la revisión de Moore et al. (2014), hemos reunido los estudios que usan marcadores moleculares para estimar variabilidad genética neutral en gipsófitos, centrándonos en las especies que aparecen (casi) exclusivamente en suelos de yesos (listados como gipsófitos estrictos en la literatura y/o con valor de gipsofilia mayor de 3.5, según Mota et al. 2011). Hemos encontrado 11 estudios que reportan índices de diversidad genética en poblaciones de nueve gipsófitos perennes de diverso origen taxonómico, geográfico y forma de crecimiento (Tabla 1). Aunque se trata de una muestra de tamaño moderado, los resultados presentan tendencias generalizables. A pesar de la variabilidad existente entre poblaciones, los gipsófitos evaluados muestran valores de diversidad genética medios o incluso elevados en comparación con otras especies (ver comparaciones similares en Moore et al. 2014). La información ofrecida por diversos marcadores moleculares es muy variable (cf. resultados para *Arctomecon humilis* con isozimas y microsátélites; Tabla 1), lo que indica la necesidad de ser cautos

Tabla 1. Estudios que estiman variabilidad genética neutral en poblaciones de gipsófitos estrictos. Para cada estudio, se muestran especie y familia, distribución y grupo funcional, tamaño muestral, tipo de marcador usado y principales resultados. Hs= diversidad genética estimada mediante métodos Bayesianos; HE = heterocigosidad esperada; HD = diversidad de haplotipos.

Table 1. Studies assessing neutral genetic variation in strict gypsophiles. For each study, the species, family, distribution, functional group, experimental sample, marker type and main results are shown. Hs = genetic diversity estimated via Bayesian methods; HE = expected heterozygosity; HD = haplotype diversity.

Familia	Especie	Distribución	Grupo funcional	Muestra	Marcador	Resultados	Referencia
Apiaceae	<i>Ferula loscosii</i> (Lange) Willk.	Valle del Ebro (PI)	Hierba perenne	12-30 individuos de 12 poblaciones	AFLP	Hs = 0.171 (0.129-0.226)	Pérez-Collazos et al. 2009
Caryophyllaceae	<i>Gypsophila struthium</i> subsp. <i>Hispanica</i>	NE de la Península Ibérica	Arbusto	11-12 individuos de 7 poblaciones	AFLP	Hs = 0.200 (0.159-0.199)	Martínez-Nieto et al. 2013
Caryophyllaceae	<i>Gypsophila struthium</i> subsp. <i>Struthium</i>	C, E y S de la Península Ibérica	Arbusto	11-12 individuos de 16 poblaciones	AFLP	Hs = 0.160 (0.129-0.174)	Martínez-Nieto et al. 2013
Cistaceae	<i>Helianthemum squamatum</i> (L.) Dum. Cours	Ibero-magrebí	Caméfito	19-20 individuos de 20 poblaciones	Microsátélites (8 loci)	HE = 0.513 (0.458-0.571)	Matesanz et al. 2018
Compositae	<i>Centaurea hyssopifolia</i> Vahl.	Valle del Tajo (PI)	Caméfito	19-20 individuos de 20 poblaciones	Microsátélites (8 loci)	HE = 0.656 (0.571-0.662)	Matesanz et al. 2018
Cruciferae	<i>Lepidium subulatum</i> L.	Ibero-magrebí	Caméfito	11-20 individuos de 20 poblaciones	Microsátélites (8 loci)	HE = 0.707 (0.654-0.751)	Gómez-Fernández et al. 2016
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria shrevei</i> I.M. Johnston	N de Méjico	Arbusto	16-21 individuos de 5 poblaciones	Marcadores cloroplásticos (3)	HD = 0.743 (0-0.648)	Aguirre-Liguori et al. 2014
Onagraceae	<i>Oenothera gayleana</i> B.L. Turner, M. J. Moore	Nuevo Méjico, Texas, Oklahoma (USA)	Caméfito sufruticoso	8-29 individuos de 3 poblaciones	Microsátélites (11 loci)	HE = 0.269 (0.198-0.322)	Lewis et al. 2016
Onagraceae	<i>Oenothera hartwegii</i> subsp. <i>filifolia</i> (Eastw.) W.L. Wagner, Hoch	C y S de USA	Caméfito sufruticoso	24-29 individuos de 2 poblaciones	Microsátélites (11 loci)	HE = 0.561 (0.520-0.597)	Lewis et al. 2016
Papaveracea	<i>Arctomecon humilis</i> Coville	Utah (USA)	Hierba perenne	24-30 individuos de 6 poblaciones	Isozimas (10 loci)	HE = 0.103 (0.042-0.172)	Allphin et al. 1998
Papaveracea	<i>Arctomecon humilis</i> Coville	Utah (USA)	Hierba perenne	26-49 individuos de 10 poblaciones	Microsátélites (16 loci)	HE = 0.531 (0.413-0.606)	Simpson 2014

al valorar y comparar niveles de variabilidad genética en estudios usando distintos métodos. Centrándonos en los estudios que usan microsatélites, el marcador más comúnmente usado, los resultados para seis gipsófitos muestran valores de diversidad altos, con heterocigosidades entre 0.20 y 0.75 (Tabla 1). Aunque para emitir conclusiones más robustas, estos resultados necesitan ser complementados hasta conseguir una muestra más grande, sugieren que el proceso de especialización al hábitat de yeso y las distribuciones en ocasiones pequeñas y fragmentadas no conllevan una disminución acusada de la variabilidad genética de las poblaciones (Fig. 3). La adquisición de la especialización edáfica es un proceso de adaptación evolutiva que ha sido estudiado en numerosas ocasiones y bajo distintas perspectivas (Moore et al. 2014). Los resultados han mostrado la ausencia de un patrón unitario lo que imposibilita realizar generalizaciones para toda la flora gipsófito (p.ej. Aparicio et al. 2017; Roquet et al. 2008; Marlowe y Hufford 2007). Los estudios filogenéticos señalan que la adquisición de la especialización en sustratos de yeso puede adquirirse y/o perderse de manera independiente dentro de un mismo género en varias ocasiones, mientras que los resultados de datación molecular indican que tampoco ha habido un patrón claro a nivel temporal, señalando que la especialización se ha producido tanto en linajes antiguos como en algunos de más reciente creación (Hernández-Hernández et al. 2011; Moore y Jansen 2006). Los mecanismos evolutivos y de especiación implicados también han sido diversos, sugiriendo desde cambios lentos y graduales a otros muy rápidos; dando lugar a neo-endemismos en pocas generaciones. Finalmente, los rasgos implicados, los procesos de adquisición de nuevos genes o de reordenamiento cromosómico que puedan estar detrás de estos procesos de especiación y especialización continúan siendo un interrogante para la mayor parte de los gipsófitos (Rajakaruna 2017). Estos patrones macroevolutivos, junto a los estudios microevolutivos que hemos revisado, parecen descartar la idea de que los gipsófitos puedan ser un *callejón sin salida* evo-

lutivo (evolutionary dead-end *sensu* Rajakaruna 2017). Aunque la existencia de variabilidad genética es solo el primer paso necesario para que ocurra un proceso de adaptación local a nuevas condiciones ambientales, basándonos en la información disponible, la evidencia sugiere que la evolución adaptativa pueda desempeñar un papel importante en la respuesta de plantas gipsófitas al cambio climático.

La plasticidad fenotípica como respuesta inmediata al cambio climático

La plasticidad fenotípica es la capacidad de los genotipos de una población de producir fenotipos funcionalmente distintos en ambientes diferentes (Sultan 1995; Pigliucci 2001). Las respuestas plásticas a condiciones ambientales cambiantes pueden incluir ajustes muy específicos del desarrollo, morfología; fisiología y reproducción de los individuos (ver Fig. 5), que en muchos casos tienen un impacto en la supervivencia y persistencia en esos nuevos ambientes (Sultan 2000; Matesanz y Valladares 2014). A nivel individual, la plasticidad puede tamponar la variación ambiental a lo largo de la vida de un individuo (aclimatación a corto plazo), lo que puede modular e incluso incrementar su tolerancia al estrés (Matesanz et al. 2010). A nivel poblacional, la plasticidad puede mediar la colonización y el establecimiento en hábitats con condiciones contrastadas, y por tanto influir en el nicho ecológico de las especies (Sultan et al. 1998; Sultan 2003). En una revisión reciente, Rajakanura (2017) propone que la plasticidad fenotípica puede tener un papel muy relevante no solo en la especialización a sustratos específicos sino también en la colonización de nuevos ambientes por parte de estos edafismos. A pesar de su importancia, muy pocos estudios han estudiado la respuesta plástica a distintos factores ambientales y su variación en poblaciones de gipsófitos.

La metodología para cuantificar la plasticidad fenotípica es si-

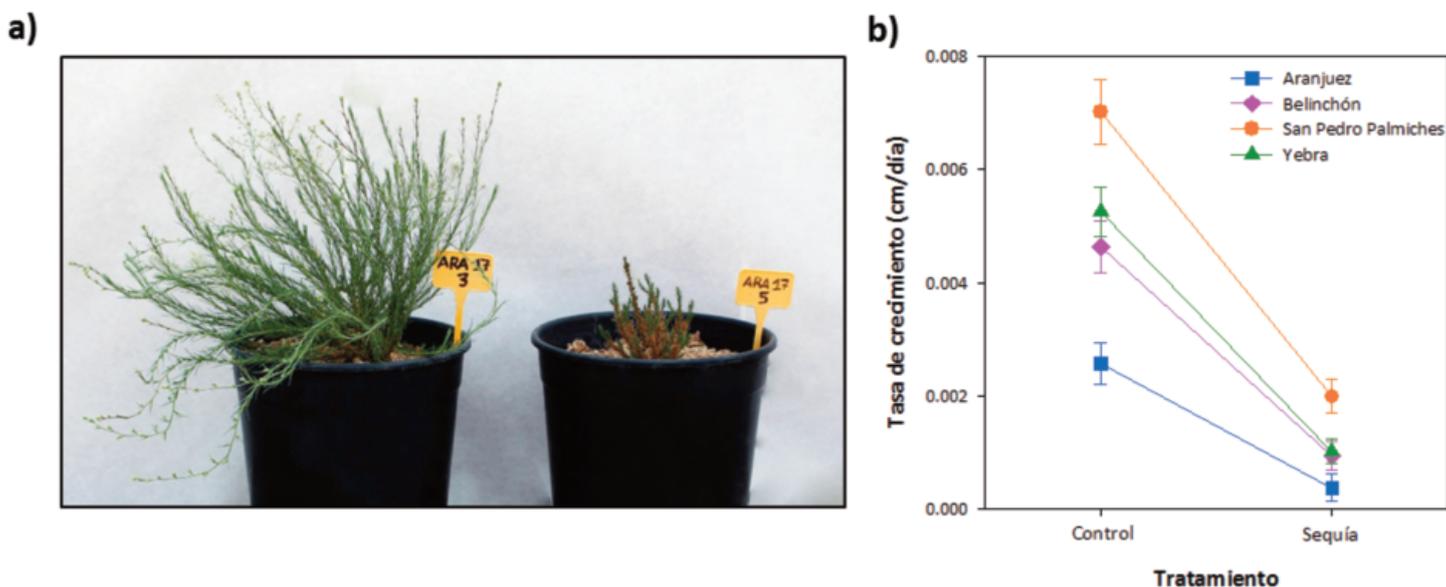


Figura 5. Plasticidad fenotípica en el gipsófito *Lepidium subulatum*. a) individuos de la misma familia materna (medio hermanos que comparten la misma madre) que han sido sometidos a dos tratamientos contrastados de contenido hídrico en el suelo (izquierda, suelo a capacidad de campo; derecha, suelo al 50% de capacidad de campo) en un experimento de plasticidad fenotípica. Los cambios en el fenotipo como respuesta a la sequía incluyen respuestas inherentes a la limitación de recursos como menor tasa de crecimiento y menor biomasa, pero también cambios plásticos adaptativos como la reducción del tamaño y longitud foliar; b) normas de reacción para el rasgo funcional tasa de crecimiento relativo en poblaciones de *L. subulatum* de orígenes climáticos contrastados. Las diferencias entre poblaciones en las normas de reacción (representadas por normas de reacción no paralelas) reflejan el potencial evolutivo para la plasticidad de este rasgo a nivel de especie.

Figure 5. Phenotypic plasticity in *Lepidium subulatum*. a) individuals from the same maternal family (half siblings that share the same mother) that have been subjected to two contrasting watering treatments (left, soil at field capacity; right, soil at 50% of soil capacity) in a plasticity to drought experiment. Phenotypic changes in response to drought include responses inherent to the resource limitation such as lower growth rate and biomass, but also involve presumably adaptive changes such as reductions in leaf area and length; b) norms of reaction for relative growth rate in populations of *L. subulatum* from climatically contrasting origins. Differences between populations in their norms of reaction (as shown by non-parallel lines) reflect the evolutionary potential for plasticity at the species level.

milar a la descrita en el apartado anterior, e incluye trasplantes recíprocos y experimentos de jardín común con el objetivo de construir la norma de reacción, la medida básica de la plasticidad (Fig. 5). Por ejemplo, Matesanz et al. (2017) estudiaron plasticidad a la sequía en diez poblaciones del gipsófito *Centaurea hyssopifolia* en un experimento en condiciones controladas. Como respuesta a la baja disponibilidad hídrica, las plantas de todas las poblaciones mostraron ajustes morfológicos para tolerar la escasez del recurso, como un menor tamaño foliar y área foliar específica (SLA). Aunque este estudio no incluía análisis específicos para determinar si la plasticidad en estos rasgos aumentaba el *fitness* de los individuos (es decir, si se trataba de plasticidad adaptativa), la literatura ecofisiológica ha mostrado en numerosas ocasiones el valor adaptativo de estas respuestas plásticas.

En su experimento de siembras recíprocas, Sánchez et al. (2017) encontraron que el sitio de siembra ejercía un efecto significativo en la germinación, crecimiento y supervivencia de las semillas y plántulas de los cinco gipsófitos estudiados, lo que evidencia su alta capacidad para expresar plasticidad fenotípica. Esta alta plasticidad puede, en efecto, interactuar con los procesos de divergencia adaptativa entre poblaciones. Si las poblaciones de una especie están constituidas por genotipos que producen fenotipos funcionales en varios ambientes (ver por ejemplo Sultan y Matesanz 2015), la diferenciación adaptativa con la creación de ecotipos adaptados a cada sitio puede no ser necesaria (Matesanz y Valladares 2014; Sultan y Spencer 2002). Una situación análoga puede estar ocurriendo en el estudio de Sánchez et al. (2017).

Además, la plasticidad es un rasgo que puede evolucionar por los mismos mecanismos que cualquier otro rasgo del fenotipo (Matesanz et al. 2010; Pigliucci 2001), lo que puede originar diferenciación en los patrones de plasticidad entre poblaciones de una especie (o entre los genotipos que constituyen cada población). Esta interacción genotipo-ambiente ($G \times E$) tiene muchas implicaciones evolutivas ya que muestra una respuesta diferencial de las poblaciones (o genotipos) al ambiente, y se visualiza mediante normas de reacción no paralelas. Matesanz et al. (datos sin publicar) evaluaron los patrones de plasticidad para numerosos rasgos funcionales en poblaciones de *Lepidium subulatum* a lo largo de un gradiente ambiental (Fig. 5). Por ejemplo, para la tasa de crecimiento, las poblaciones mostraron distinta plasticidad, lo que sugiere que unas poblaciones son capaces de aprovechar las condiciones benignas y/o tolerar las más estresantes en mayor medida que otras.

Estos trabajos, aunque aún relativamente escasos, apuntan a que la especialización al sustrato y la ocurrencia en ambientes estresantes no está asociada a la canalización del fenotipo, ya que en todos ellos la respuesta plástica ha sido intensa. Futuros estudios nos ayudarán a determinar si la diversidad de normas de reacción existente en las poblaciones de gipsófitos es suficiente para acomodar las nuevas condiciones ambientales.

Conclusiones y líneas futuras de investigación

Debido a la naturaleza de los hábitats de yesos, los gipsófitos son capaces de tolerar el estrés abiótico, con lo que es esperable que puedan soportar en cierta medida el incremento de aridez predicho con el cambio climático. Sin embargo, los estudios existentes que simulan respuestas al cambio climático muestran efectos negativos en distintos aspectos del ciclo de vida, lo que sugiere que esta tolerancia no será suficiente a largo plazo. Entre los mecanismos de respuesta posibles para hacer frente al cambio climático, los estudios revisados señalan que la migración puede verse limitada en gran medida, debido a varios factores inherentes a estas especies y los hábitats donde residen. Estudios que combinen la evaluación de las distancias máximas de dispersión y flujo génico a varias escalas y en distintas especies pueden ofrecer resultados esclarecedores en este sentido. Otra de las líneas futuras de investigación en estos ambientes serían las que evaluaran interacciones planta-animal que permiten la conexión de fragmentos o

poblaciones muy aisladas, por ejemplo, mediante la polinización entomófila y/o la dispersión por epi- y endozocoria.

Si, como predecimos, la respuesta de los gipsófitos al cambio climático recae principalmente en procesos poblacionales *in situ*, es necesario aumentar nuestros (todavía escasos) conocimientos sobre mecanismos microevolutivos clave como la adaptación rápida y la plasticidad fenotípica en gipsófitos (Damschen et al. 2012; Rajakaruna 2017). Para ello, son de especial utilidad los estudios que evalúen la diferenciación poblacional e intrapoblacional (el potencial evolutivo) de rasgos funcionales que pueden tener un papel clave en las nuevas condiciones ambientales, así como de la plasticidad de estos rasgos. Aunque nuestra revisión muestra que, en general, la especialización al yeso no ha resultado en una pérdida de la variabilidad genética ni de plasticidad, es necesario establecer si esta diversidad puede traducirse en evolución fenotípica adaptativa. Además, los estudios con múltiples poblaciones procedentes de varios puntos de la distribución permitirían evaluar si el potencial evolutivo y la plasticidad varía entre poblaciones (Matesanz et al. 2014). Por último, el campo emergente de los efectos maternos adaptativos, incluyendo la plasticidad transgeneracional (Herman y Sultan 2011) y los mecanismos epigenéticos que subyacen (Herrera et al. 2018) podrían suponer una línea de investigación prometedora para estas especies en un contexto de cambio climático.

Agradecimientos

Agradecemos nuestras fuentes de financiación, incluyendo el programa Ramón y Cajal, y los proyectos CGL2016-75566-P (MINECO) y REMEDINAL-3 (Comunidad de Madrid).

Referencias

- Aguirre-Liguori, J.A., Scheinvar, E., Eguiarte, L.E. 2014. Gypsum soil restriction drives genetic differentiation in *Fouquieria shrevei* (Fouquieriaceae). *American Journal of Botany* 101, 730-736.
- Albert, A., Mârell, A., Picard, M., Baltzinger, C. 2015. Using basic plant traits to predict ungulate seed dispersal potential. *Ecography* 38, 001-010.
- Allphin, L., Windham, M.D., Harper, K.T. 1998. Genetic diversity and gene flow in the endangered dwarf bear poppy, *Arctomecon humilis* (Papaveraceae). *American Journal of Botany* 85, 1251-1261.
- Aparicio, A., Martín-Hernanz, S., Parejo-Farnes, C., Arroyo, J., Lavergne, S., Yesilyurt, E.B., Zhang, M.L., Rubio, E., Albaladejo, R.G. 2017. Phylogenetic reconstruction of the genus *Helianthemum* (Cistaceae) using plastid and nuclear DNA-sequences: Systematic and evolutionary inferences. *Taxon* 66, 868-885.
- Aragon, C.F., Escudero, A., Valladares, F. 2008. Stress-induced dynamic adjustments of reproduction differentially affect fitness components of a semi-arid plant. *Journal of Ecology* 96, 222-229.
- Caballero, I., Olano, J.M., Loidi, J., Escudero, A. 2003. Seed bank structure along a semi-arid gypsum gradient in Central Spain. *Journal of Arid Environments* 55, 287-299.
- Caballero, I., Olano, J.M., Loidi, J., Escudero, A. 2008. A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. *Oikos* 117.
- Castillo-Monroy, A.P., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Rodríguez-Echeverría, S., Martínez, I., Barraza-Zepeda, C.E., Escolar, C. 2011. Relationships between biological soil crusts, bacterial diversity and abundance, and ecosystem functioning: Insights from a semi-arid Mediterranean environment. *Journal of Vegetation Science* 22, 165-174.
- Damschen, E.I., Harrison, S., Ackerly, D.D., Fernandez-Going, B.M., Anacker, B.L. 2012. Endemic plant communities on special soils: early victims or hardy survivors of climate change? *Journal of Ecology* 100, 1122-1130.
- Escudero, A. 2009. 1520 Vegetación gipsícola mediterránea (Gypsophiletalia) (*). En: V.V.A.A. (eds.), *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*, pp. 78. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- Escudero, A., Somolinos, R.C., Olano, J.M., Rubio, A. 1999. Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum*, an endemic gypsophyte of semi-arid Spain. *Journal of Ecology* 87, 290-302.

- Escudero, A., Iriondo, J.M., Olano, J.M., Rubio, A., Somolinos, R.C. 2000. Factors affecting establishment of a gypsophyte: The case of *Lepidium subulatum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 87, 861-871.
- Escudero, A., Palacio, S., Maestre, F.T., Luzuriaga, A.L. 2015. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological Reviews* 90, 1-18.
- Eswaran, H., Gong, Z.-T. 1991. Properties, Genesis, Classification, and Distribution of Soils with Gypsum. En: W.D. Nettleton (eds.), *Occurrence, Characteristics, and Genesis of Carbonate, Gypsum, and Silica Accumulations in Soils*, pp. 89-119. Soil Science Society of America, Madison, WI, Estados Unidos.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*.
- García-Fernández, A., Iriondo, J. M., de Haro Reyes, B., Escudero, A. 2017. Resistance of an edaphic-island specialist to anthropogenic-driven fragmentation. *AoB Plants* 10(1), plx072.
- Gómez-Fernández, A., Alcocer, I., Matesanz, S. 2016. Does higher connectivity lead to higher genetic diversity? Effects of habitat fragmentation on genetic variation and population structure in a gypsophile. *Conservation Genetics*, DOI 10.1007/s10592-016-0811-z.
- Grubb, P., Marañón, T., Pugnaire, F., Sack, L. 2015. Relationships between specific leaf area and leaf composition in succulent and non-succulent species of contrasting semi-desert communities in south-eastern Spain. *Journal of Arid Environments* 118, 69-83.
- Guerrero-Campo, J., Alberto, F., Hodgson, J., Garcia-Ruiz, J.M., Montserrat-Martí, G. 1999. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. I. Interactions with topographic factors and soil erosion. *Journal of Arid Environments* 41, 401-410.
- Harrison, S. 1999. Local and regional diversity in a patchy landscape: Native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology* 80, 70-80.
- Herman, J.J., Sultan, S.E. 2011. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Frontiers in Plant Sciences* 2, 102. doi: 10.3389/fpls.2011.00102.
- Herrera, C.M., Alonso, C., Medrano, M., Pérez, R., Bazaga, P. 2018. Transgenerational epigenetics: Inheritance of global cytosine methylation and methylation-related epigenetic markers in the shrub *Lavandula latifolia*. *American Journal of Botany* 105, 741-748.
- Hernández-Hernández, T., Hernández, H.M., De-Nova, J.A., Puente, R., Eguiarte, L.E., Magallón, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98, 44-61.
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479-85.
- Kawecki, T.J., Ebert, D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7, 1225-1241.
- Leon-Sanchez, L., Nicolas, E., Nortes, P.A., Maestre, F.T., Querejeta, J.I. 2016. Photosynthesis and growth reduction with warming are driven by nonstomatal limitations in a Mediterranean semi-arid shrub. *Ecology and Evolution* 6, 2725-2738.
- León-Sánchez, L., Nicolás, E., Goberna, M., Prieto, I., Maestre, F.T., Querejeta, J.I. 2018. Poor plant performance under simulated climate change is linked to mycorrhizal responses in a semiarid shrubland. *Journal of Ecology*, DOI 10.5061/dryad.269h9
- Lewis, E.M., Fant, J.B., Moore, M.J., Hastings, A.P., Larson, E.L., Agrawal, A.A., Skogen, K.A. 2016. Microsatellites for *Oenothera gayleana* and *O. hartwegii* subsp. *filifolia* (Onagraceae), and their utility in section *Calyclophus*. *Applications in plant sciences* 4(2): 1500107
- Luzuriaga, A.L., Sánchez, A.M., Maestre, F.T., Escudero, A. 2012. Assemblage of a semi-arid annual plant community: abiotic and biotic filters act hierarchically. *PLoS One* 7.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Cantón, Y., Castillo-Monroy, A.P., Cortina, J., Escolar, C., Escudero, A., Lázaro, R., Martínez, I. 2011. Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments* 75, 1282-1291.
- Marlowe, K., Hufford, L. 2007. Taxonomy and biogeography of *Gaillardia* (Asteraceae): A phylogenetic analysis. *Systematic Botany* 32, 208-226.
- Martínez-Hernández, F., Pérez-García, F.J., Garrido-Becerra, J.A., Mendoza-Fernández, A.J., Medina-Cazorla, J.M., Martínez-Nieto, M.I., Calvente, M.E.M., Poveda, J.F.M. 2011. The distribution of Iberian gypsophilous flora as a criterion for conservation policy. *Biodiversity and Conservation* 20, 1353-1364.
- Martínez-Nieto, M.I., Segarra-Moragues, J.G., Merlo, E., Martínez-Hernández, F., Mota, J.F. 2013. Genetic diversity, genetic structure and phylogeography of the Iberian endemic *Gypsophila struthium* (Caryophyllaceae) as revealed by AFLP and plastid DNA sequences: connecting habitat fragmentation and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 173, 654-675.
- Matesanz, S., Valladares, F. 2014. Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botany* 103, 53-67.
- Matesanz, S., Escudero, A., Valladares, F. 2008. Additive effects of a potentially invasive grass and water stress on the performance of seedlings of gypsum specialists. *Applied Vegetation Science* 11, 287-296.
- Matesanz, S., Escudero, A., Valladares, F. 2009. Impact of three global change drivers on a Mediterranean shrub. *Ecology* 90, 2609-2621.
- Matesanz, S., Gianoli, E., Valladares, F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1206 (1): 35-55.
- Matesanz, S., Horgan-Kobelski, T., Sultan, S.E. 2014. Contrasting levels of evolutionary potential in populations of the invasive plant *Polygonum cespitosum*. *Biological Invasions* 16, 455-468.
- Matesanz, S., Gomez-Fernandez, A., Alcocer, I., Escudero, A. 2015. Fragment size does not matter when you are well connected: effects of fragmentation on fitness of coexisting gypsophiles. *Plant Biology* 17, 1047-1056.
- Matesanz, S., Teso, M.L.R., Garcia-Fernandez, A., Escudero, A. 2017. Habitat Fragmentation Differentially Affects Genetic Variation, Phenotypic Plasticity and Survival in Populations of a Gypsum Endemic. *Frontiers in Plant Science* 8. DOI:10.3389/fpls.2017.00843.
- Matesanz, S., García-Fernández, A., Limón-Yelmo, A., Gómez-Fernández, A., Escudero, A. 2018. Comparative landscape genetics of gypsum specialists with naturally-patchy distributions reveal their resilience to anthropogenic fragmentation. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 34, 1-9.
- Merlo, M.E., de Carrasco, C.G., Gómez, A.J.S., Jiménez-Sánchez, M.L., Rodríguez-Tamayo, M.L., Poveda, J.F.M. 2009. Can gypsophytes distinguish different types of gypsum habitats? *Acta Botanica Gallica* 156, 63-78.
- Meyer, S.E. 1986. The ecology of gypsophile endemism in the eastern Mojave Desert. *Ecology*, 67, 1303-1313.
- Meyer, S.E., García-Moya, E., Lagunes-Espinoza, L.d.C. 1992. Topographic and soil surface effects on gypsophile plant community patterns in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 3, 429-438.
- Moore, M.J., Jansen, R.K. 2006. Molecular evidence for the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39, 668-687.
- Moore, M.J., Mota, J.F., Douglas, N.A., Flores-Olvera, H., Ochoterena, H. 2014. The ecology, assembly, and evolution of gypsophile floras. En: N. Rajakaruna, R.S. Boyd, T.B. Harris (eds.). *Plant ecology and evolution in harsh environments*, pp. 97- 128. Nova Science Publishers. Hauppauge, Nueva York, Estados Unidos.
- Mota, J.F., Sola, A.J., Dana, E.D. 2003. Plant succession in abandoned gypsum quarries in SE Spain. *Phytocoenologia* 33, 13-28.
- Mota, J.F., Sánchez-Gómez, P., Guirado, J.S. 2011. *Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas*, Almería, España.
- Olano, J.M., Eugenio, M., Escudero, A. 2011. Site effect is stronger than species identity in driving demographic responses of *Helianthemum* (Cistaceae) shrubs in gypsum environments. *American Journal of Botany* 98, 1016-1023.
- Olano, J.M., Caballero, I., Escudero, A. 2012. Soil seed bank recovery occurs more rapidly than expected in semi-arid Mediterranean gypsum vegetation. *Annals of Botany* 109, 299-307.
- Palacio, S., Millard, P., Montserrat-Martí, G. 2006. Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of seasonal dimorphism. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201, 612-622.
- Palacio, S., Escudero, A., Montserrat-Martí, G., Maestro, M., Milla, R., Albert, M.J. 2007. Plants living on gypsum: Beyond the specialist model. *Annals of Botany* 99, 333-343.
- Palacio, S., Azorin, J., Montserrat-Martí, G., Ferrio, J.P. 2014. The crystallization water of gypsum rocks is a relevant water source for plants. *Nature Communications* 5: 4660.
- Peralta, A.L., Sánchez, A.M., Luzuriaga, A.L., Escudero, A. 2016. Factors driving species assemblage in Mediterranean soil seed banks: from the large to the fine scale. *Annals of Botany* 117, 1221-1228.

- Pérez-Collazos, E., Sánchez-Gómez, P., Jiménez, J., Catalán, P. 2009. The phylogeographical history of the Iberian steppe plant *Ferula loscosii* (Apiaceae): a test of the abundant-centre hypothesis. *Molecular Ecology* 18, 848-861.
- Pias, B., Matesanz, S., Herrero, A., Gimeno, T.E., Escudero, A., Valladares, F. 2010. Transgenerational effects of three global change drivers on an endemic Mediterranean plant. *Oikos* 119, 1435-1444.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD, Estados Unidos.
- Rajakaruna, N. 2017. Lessons on Evolution from the Study of Edaphic Specialization. *The Botanical Review*. DOI:10.1007/s12229-017-9193-2
- Reed, D.H., Frankham, R. 2001. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation?. *Evolution* 55, 1095-1103.
- Romao, R.L., Escudero, A. 2005. Gypsum physical soil crusts and the existence of gypsophytes in semi-arid central Spain. *Plant Ecology* 181, 127-137.
- Roquet, C., Saez, L., Aldasoro, J.J., Susanna, A., Alarcon, M.L., Garcia-Jacas, N. 2008. Natural delineation, molecular phylogeny and floral evolution in *campanula*. *Systematic Botany* 33, 203-217.
- Sánchez, A.M., Alonso-Valiente, P., Albert, M.J., Escudero, A. 2017. How might edaphic specialists in gypsum islands respond to climate change? Reciprocal sowing experiment to infer local adaptation and phenotypic plasticity. *Annals of Botany*.
- Shaw, R.G., Etterson, J.R. 2012. Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics. *New Phytologist* 195, 752-765.
- Shields, L.M. 1951. Leaf Xeromorphy in Dicotyledon Species from a Gypsum Sand Deposit. *American Journal of Botany* 38, 175-190.
- Simpson, J.M. 2014. *Phylogeny and Population Genetics of the Endangered Dwarf Bear-poppy, *Arctomecon humilis* Coville (Papaveraceae) Using Microsatellite Markers*. City University of New York. Nueva York, NY, Estados Unidos.
- Sultan, S.E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44, 363-383.
- Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5, 537-542.
- Sultan, S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution and Development* 5, 25-33.
- Sultan, S.E., Matesanz, S. 2015. An ideal weed: plasticity and invasiveness in *Polygonum cespitosum*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1360(1), 101-119.
- Sultan, S.E., Spencer, H.G. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist* 160, 271-283.
- Sultan, S.E., Wilczek, A.M., Hann, S.D., Brosi, B.J. 1998. Contrasting ecological breadth of co-occurring annual *Polygonum* species. *Journal of Ecology* 86, 363-383.
- Tye, M.R., Ferrer-Cervantes, M.E., Sánchez, A.M., García-Cervigón, A.I., Escudero, A., Albert, M.J., Olano, J.M., Iriondo, J.M., Quintana-Ascencio, P.F. 2017. Assessing seed and microsite limitation on population dynamics of a gypsophyte through experimental soil crust disturbance and seed addition. *Plant Ecology* 218, 595-607.
- Union, C.o.t.E. 1992. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. LEX-FAOC034772; Official Journal L 206, 22 July 1992, pp. 7-50
- Vicente-Serrano, S., Zouber, A., Lasanta, T., Pueyo, Y. 2012. Dryness is accelerating degradation of vulnerable shrublands in semiarid Mediterranean environments. *Ecological Monographs* 82, 407-428.
- Wagner, H.H., Rico, Y., Lehnert, H., Boehmer, H.J. 2013. Process-based long-term evaluation of an ecological network of calcareous grasslands connected by sheep herding. *Ecography* 36, 374-382.