

El endemismo bético-rifeño *Antirrhinum australe*, novedad corológica para la provincia de Sevilla

José Luis Medina-Gavilán¹; Basilio González²

Resumen. Se confirma la presencia de *Antirrhinum australe* Rothm. (Plantaginaceae) en la provincia de Sevilla, representada por dos poblaciones localizadas al borde de su distribución en el suroeste ibérico. Dentro del dimorfismo fenotípico que presenta *A. australe* en la pilosidad de sus órganos vegetativos, todos los individuos hallados se caracterizan por presentar tallos y hojas ampliamente desprovistos de tricomas. El éxito reproductivo es aparentemente elevado (carga de frutos >80%), pero la situación geográfica y ecológicamente marginal de estas poblaciones parecen ser importantes factores de riesgo para su conservación, sin que existan signos claros de reclutamiento demográfico. Se sostiene que estas poblaciones pueden ser de utilidad para el estudio comparado de rasgos morfo-funcionales de interés en el género, desde una perspectiva ecológico-evolutiva.

Palabras clave: *Antirrhinum australe*; fenotipo glabro; conservación; suroeste de España.

[en] The Betic-Rifean endemism *Antirrhinum australe*, chorological novelty for the province of Seville

Abstract. The presence of *Antirrhinum australe* Rothm. (Plantaginaceae) is confirmed in the province of Seville (SW Spain), being represented by two populations located on the edge of its distribution in the southwestern Iberian Peninsula. Within the phenotypic dimorphism that *A. australe* presents in the hairiness of its vegetative organs, all studied individuals are characterized by stems and leaves largely devoid of trichomes. Reproductive success is apparently high (fruit set >80%), but the geographic and ecological marginality of these populations seem to be important risk factors for their conservation, without clear signs of demographic recruitment. We argue that these populations can be useful for the comparative study of morpho-functional traits of interest in the genus, from an ecological-evolutionary perspective.

Keyword: *Antirrhinum australe*; bald phenotype; conservation; southwestern Spain.

Introducción

Antirrhinum L. (Plantaginaceae, tribu Antirrhineae Dumort.) es un género de distribución circunmediterránea y preferencias ecológicas por ambientes xéricos, despejados y de suelos poco desarrollados. Está representado por sufrutices de comportamiento característicamente pionero, formando parte de comunidades desde casmofíticas a substeparias (e.g.: Socorro Abreu & Marín Calderón 1983, Martínez Parras & Peinado Lorca 1990, Crespo 1999, Costa et al. 2000). El género se encuentra altamente diversificado en la Península Ibérica, en donde se concentran casi la totalidad de las aproximadamente veinticinco especies reconocidas en la actualidad (Güemes 2009, García-Barriuso et al. 2011). El estado de conservación de algunos de estos endemismos ibéricos está considerado técnicamente amenazado (Bañares et al. 2004, 2007, 2009), lo que ha conducido a que en ciertos casos se haya también aprobado su necesaria protección legal (e.g.: Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero; Decreto 33/1998, de 5 de mayo, en Cas-

tilla-La Mancha; Decreto 23/2012, de 14 de febrero, en Andalucía; Orden 6/2013, de 25 de marzo, en la Comunidad Valenciana).

La taxonomía en *Antirrhinum* ha sido tradicionalmente compleja, hasta el punto de que la biología molecular se ha convertido en una herramienta esencial para desentrañar su confusa sistemática, además de clarificar los procesos históricos y ecológicos que le subyacen (Vargas et al. 2009, Wilson & Hudson 2011). Los últimos datos disponibles apuntan a que la radiación de este género se produjo en un corto periodo de tiempo, con posterioridad a la instauración del actual clima en la cuenca mediterránea, y en un estrecho rango geográfico, nucleado en las áreas montañosas del sureste ibérico (Vargas et al. 2009). Como principales fuerzas selectivas se han sugerido las limitaciones hídricas propias de los ambientes rupícolas mediterráneos (Langlade et al. 2005), las interacciones competitivas con otras plantas en su colonización de medios no estrictamente rupestres (Wilson & Hudson 2011) o las relaciones mutualistas con insectos polinizadores (Vargas et al. 2017), sin excluir otros agen-

¹ Ayuntamiento de Lora del Río. Plaza de España, 1, 41440. Lora del Río (Sevilla), España.

E-mail: joseluismedinagavilan@aytoloradelrio.es

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-5099-220X>

² CEIP San José. C/Los Tejares, 23. 41540. La Puebla de Cazalla (Sevilla), España.

E-mail: basgon@gmail.com

tes determinantes en situaciones más específicas (e.g.: toxicidad edáfica; García-Barriuso et al. 2012a). Para mayor complejidad, en estos procesos de especiación habrían también intervenido fenómenos secundarios de hibridación entre linajes geográficamente desconectados, auspiciados por las oscilaciones glaciares del Cuaternario y los alternantes avances y retrocesos de sus respectivas áreas de distribución (Vargas et al. 2009). Es más, estos procesos hibridógenos continúan actualmente activos entre ciertas especies del género (Wilson & Hudson 2011). En suma, todo ello hace interesante conocer con detalle las áreas de distribución de cada especie ibérica de *Antirrhinum*, y en su caso las posibles variaciones fenotípicas de las nuevas poblaciones descritas, como base metodológica para construir una aproximación lo más exacta posible de su realidad natural y posibilitar así una correcta planificación para su gestión conservacionista.

Con este propósito reportamos el hallazgo de dos nuevas poblaciones de *Antirrhinum australe* Rothm. en la campiña hispalense, extendiendo así su área de distribución a la provincia de Sevilla, donde no se había confirmado antes su presencia (Güemes, 2009). *Antirrhinum australe* es un endemismo bético-rifeño de apertencias calcícolas, que en la Península Ibérica se distribuye a lo largo de las serranías béticas, desde Albacete hasta Cádiz (Güemes, 2002, 2009).

Resultados y discusión

Se han detectado dos poblaciones de *Antirrhinum australe* en el sureste de la provincia de Sevilla, con lo que se confirma su presencia en el territorio hispalense (Fig. 1):

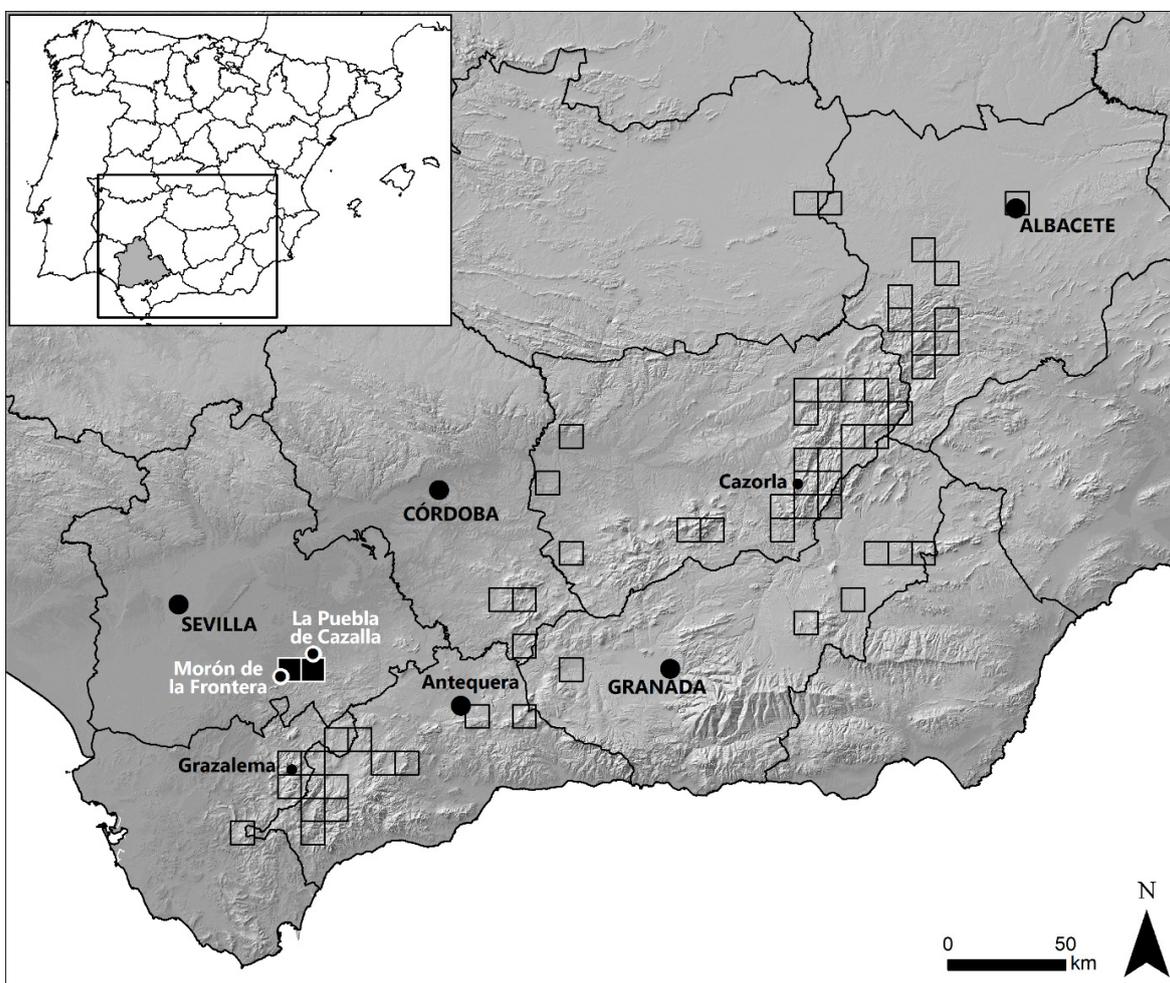


Figura 1. Distribución ibérica conocida de *Antirrhinum australe* (cuadrículas UTM 10x10 km). En trama negra, la ubicación de las poblaciones estudiadas.

Antirrhinum australe Rothm., in Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg., Beih. 136: 91 (1956).

España: Sevilla: La Puebla de Cazalla: carretera SE-457 PK 4+900, próximo al cruce con la vereda de la Sanguijuela, UTM 30STG9219, 250 m s.n.m., 27.VI.2020, SEV 288874; carretera SE-457 PK

2+950, próximo a la entrada al cortijo de los Santos, UTM 30STG9217, 270 m s.n.m., 27.VI.2020, SEV 288875 (B. González & J.L. Medina-Gavilán s.n.). Morón de la Frontera: carretera SE-456 PK 2+500, próximo a la entrada al cortijo La Florida, 30STG8511, 310 m s.n.m., 4.VII.2020, SEV 288873 (J.L. Medina-Gavilán s.n.).

Hábitat

Las poblaciones se sitúan en la comarca natural de la campiña alta, una zona que desde el punto de vista florístico y ambiental representa las últimas estribaciones de las cordilleras béticas en Andalucía occidental, lo que le convierte en un territorio singular en el ámbito provincial (Ruiz de Clavijo et al. 1984, Pulgar & Herrera 2017).

Las poblaciones conocidas de *A. australe* más próximas se localizan en la sierra de Grazalema (Cádiz), a distancias mínimas de sólo 40 a 50 km, aunque bajo unas condiciones bioclimáticas muy diferentes. De hecho, la condición geográficamente periférica de las poblaciones sevillanas en el ámbito de la distribución ibérica de la especie (Fig. 1), coincide también con una zona de transición entre los ombrotipos seco a subhúmedo y los termotipos termomediterráneo a mesomediterráneo inferior. Por su parte, el resto de localidades andaluzas, ubicadas propiamente en las cordilleras béticas (sierra de Grazalema, serranía de Ronda, sierras de Cazorla y Segura) o en sus depresiones intramontañosas (depresión de Antequera), alcanzan ombrotipos desde subhúmedo a húmedo y termotipos desde mesomediterráneo inferior a supra-mediterráneo inferior (Valle Tendero et al. 2004). En definitiva, las poblaciones sevillanas de *A. australe* vegetan en un territorio marginal de condiciones menos frescas y húmedas que la generalidad del resto de poblaciones andaluzas, más allá de las limitaciones comunes a los microhábitats rupestres en los que acostumbra a vivir esta especie.

Edáficamente, las poblaciones sevillanas se asientan en suelos de tipo Xerorthent calcáreo desarrollados a partir de calizas y areniscas olistostrómicas del Terciario, localmente conocidas como albarizas. Presentan texturas desde arcillo-arenosas, en el caso de las localidades halladas en La Puebla de Cazalla, a arcillosas, en el caso de la población de Morón de la Frontera, en ambos casos con pH alcalino y alto sometimiento a laboreos agrícolas (Alvarado Ramírez 1990, Rodríguez 2008).

Ambas poblaciones están constituidas por pocos individuos adultos (en total, menos de 50), todos ellos reproductores. Pero mientras que en el núcleo de La Puebla de Cazalla se distribuyen formando grupúsculos dispersos en un área circular con radio de 1,5 km, en el núcleo de Morón de la Frontera se concentran en alta densidad a lo largo de sólo 200 m.

En todo caso, las plantas se ciñen siempre a una estrecha franja de vegetación leñosa residual, coyunturalmente acantonada en las lindes de los campos de cultivo que monopolizan el paisaje, fundamentalmente olivares de secano, y en los márgenes de las carreteras locales que lo atraviesan. En el caso de la población de La Puebla de Cazalla se trata de reducidos del encinar climácico (*Rhamno oleoidis-Querce-*

tum rotundifoliae) representados por setos arborescentes de *Rhamnus alaternus*, *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera*, al que acompañan otros elementos heliófilos más propios de estadios sucesionales pre-estépicos (*Cistus albidus*, *Retama sphaerocarpa*, *Thymbra capitata*). La población de Morón de la Frontera se integra en una comunidad de *Asparago albi-Rhamnetum oleoidis*, dominada por *Chamaerops humilis*. En ambos casos son también comunes elementos de óptimo arvense, fundamentalmente *Foeniculum vulgare*. Singularmente, como expresión de las condiciones de aridez del entorno, destaca la presencia frecuente de *Capparis sicula* y ocasionalmente de *Asparagus horridus*. Desde una perspectiva ecológica, resulta destacable que la mayoría de los individuos de *A. australe* en el área de estudio crecen favorecidos por el apoyo estructural de estos arbustos, no sólo como soporte para ganar en altura gracias al comportamiento trepador de sus ramillas laterales, sino también por el mayor grado de protección que aquéllos le proporcionan ante la progresiva destrucción del hábitat por causas agrícolas.

Caracterización morfo-funcional

Todos los individuos detectados presentan hábito subarborescente, con altura entre 0,5 y 1 m en su estado vegetativo. La base y ramificaciones más antiguas están muy engrosadas y lignificadas, lo que sugiere que son poblaciones maduras y probablemente con escaso reclutamiento (cf. Bernardos et al. 2006 y García-Barriuso et al. 2012b, para una estimación de la longevidad en el género). Estructuralmente, hemos observado que las ramificaciones de más edad muestran tendencia a la horizontalidad, mientras que las ramas más jóvenes, que se desarrollan primariamente en disposición más o menos patente sobre aquéllas, se presentan característicamente erguidas y ordenadas. Puesto que estas ramas jóvenes portan inflorescencias terminales, la arquitectura de la planta podría contribuir a incrementar su atracción ante los polinizadores al permitirles alcanzar alturas de hasta 1,7 m sobre el suelo y un espacio relativamente despejado a su alrededor (Klecka et al. 2018; Fig. 2A). A esta disposición espacial ayuda también la naturaleza cirrosa de las ramillas laterales. Dada su polinización por himenópteros de tamaño medio a grande (Vargas et al. 2017), es esperable que este rasgo funcional sea de gran utilidad en las comunidades arbustivas en las que se integran. En cualquier caso, el éxito reproductivo de las poblaciones estudiadas, medido como la frecuencia de transformación de flores en frutos con semillas aparentemente viables, es superior al 80%. La tasa de germinación es también muy elevada (ca. 90%), cuya temporalidad sigue un patrón bimodal con sendos picos masivos en otoño y finales de invierno.

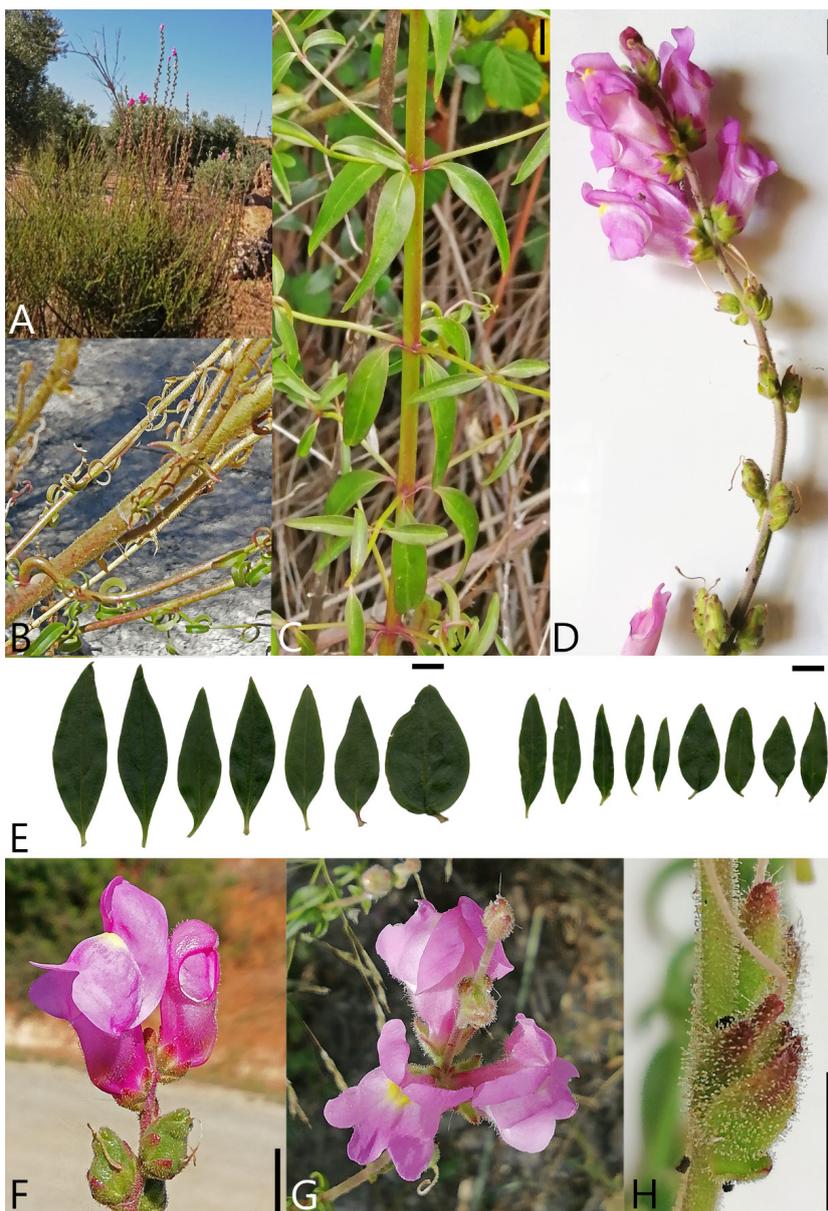


Figura 2. A. Porte. B. Pilosidad ocasional en la base de las ramas vegetativas. C. Ramificación principal glabra, con hojas lanceoladas y triverticiladas. D. Inflorescencia piloso-glandulífera, con flores triverticiladas. E. Diferencias biométricas y variabilidad morfológica en hojas de las ramificaciones principales (izquierda) y secundarias (derecha). F-G. Detalle en perfil y en planta de las flores. H. Detalle de pelos glandulíferos en la inflorescencia. Barra de escala: 1 cm.

Las hojas de las ramificaciones primarias o principales se disponen típicamente triverticiladas. Suelen adquirir forma lanceolada, menos frecuentemente elíptica y sólo ocasionalmente ovada, con anchura típicamente superior a 1 cm y cociente longitud : anchura generalmente inferior a 4 unidades (Tabla 1; Fig. 2C, E). El limbo se hace algo decurrente en su base, prolongándose a lo largo del peciolo, y puede rematar apicalmente en un mucrón. Las hojas de las ramificaciones secundarias o laterales se disponen típicamente enfrentadas por pares; aunque mantienen

contorno lanceolado, sus dimensiones son sensiblemente menores, de manera que su anchura puede llegar a ser inferior a 6 mm, si bien manteniendo la relación longitud : anchura (Tabla 1; Fig. 2C, E). En la porción terminal de los tallos principales, coincidente con la transición organogénica del meristemo apical vegetativo al meristemo de la inflorescencia, la filotaxia experimenta una transformación desde el patrón triverticilado a un modelo alterno en espiral, lo que también se acompaña de una intensa reducción del tamaño foliar.

Tabla 1. Datos morfométricos diagnósticos de *Antirrhinum australe*. Tamaños de muestra: N (número de individuos), n (número de muestras totales).

	Media \pm error típico	Rango	Percentil 10-90
Hojas			
Ramificaciones primarias (N=16 ; n=324)			
Longitud (mm)	46,64 \pm 0,39	12,92-73,71	38,53-55,53
Anchura (mm)	14,45 \pm 0,15	8,41-28,92	11,56-17,74
Ratio longitud : anchura	3,33 \pm 0,03	1,37-5,82	2,7-3,97
Ramificaciones secundarias (N=16; n=209)			
Longitud (mm)	29,26 \pm 0,41	10,96-44,98	22,12-37,82
Anchura (mm)	7,97 \pm 0,14	4,33-15,39	5,46-10,9
Ratio longitud : anchura	3,8 \pm 0,05	0,85-5,47	2,92-4,78
Flores (N=12; n=164)			
Longitud corola (mm)	38,67 \pm 0,26	30,56-44,54	33,55-42,5

A medida que progresa la primavera, las hojas tienden a adquirir un contorno flexuoso, margen ligeramente revoluto y pigmentación de verde-rojiza a violácea, probablemente debido a la acumulación de antocianinas en respuesta al estrés fotooxidativo (Manetas, 2006). De hecho, esta pigmentación también se alcanza en plántulas sin irrigación sometidas a radiación solar directa, mientras que no ocurre bajo iluminación natural difusa (Medina-Gavilán obs. pers.). Toda la biomasa foliar es renovada anualmente, de tal modo que las hojas de las ramas primarias suelen iniciar la abscisión de manera coetánea a la fructificación.

Las inflorescencias se componen por 15-30 flores con tendencia a disponerse en verticilos trímeros de inserción erecto-patente (Fig. 2D, G). No obstante, con respecto a la filotaxia floral existe una gran variabilidad intraindividual, cuyas causas podrían ser debidas a equilibrios hormonales y competencias entre órganos (Bartlett & Thompson 2014). También como rasgos propios de esta especie cabe destacar que las flores son robustas y glandulíferas, estando soportadas por un corto pedicelo que siempre está claramente superado por la correspondiente bráctea axilar. La corola, personada, toma una longitud media próxima a los 40 mm, color de rosado a púrpureo con paladar amarillo y dos máculas amarillas en la base, a la altura de la giba basal (Tabla 1; Fig. 2D, F, G).

Sin embargo, el rasgo fenotípico más característico de las poblaciones sevillanas de *A. australe* es la ausencia de tricomas en ramificaciones y hojas (Fig. 2C), estando ocasionalmente limitados a la base de los tallos vegetativos (Fig. 2B) y siempre a los ejes de las inflorescencias (Fig. 2D, H). Excepcionalmente, en tallos del año se han detectado tricomas a lo largo de toda su longitud, pero sólo durante la fase de elongación previa a la floración. También las flores (particularmente el cáliz) y las cápsulas aparecen densamente cubiertos de tricomas (Fig. 2F, H). Aunque ciertos autores consideran la existencia de tallos vegetativos con cobertura densa de tricomas glandulares como un rasgo diagnóstico de esta especie (Webb,

1972, Güemes 2009), otros perciben la variabilidad natural de este carácter y así lo determinan en su tratamiento taxonómico (Doaigei & Harkiss, 1999; ver Rothmaler 1956 y Sutton 1988 para otras especies del género). Esta última postura, coincidente con el punto de vista que mantenemos en este trabajo, tiene también reciente apoyo en la genética de la especie (Tan 2018, Tan et al. 2020). En efecto, la pubescencia glandular en *Antirrhinum* es un rasgo causado por un único gen, donde la ausencia de tricomas es la expresión de un alelo dominante que codifica un represor de su diferenciación a nivel epidérmico, permitiendo así que existan fenotipos glandular-pubecentes (homocigóticos recesivos) y glabros (heterocigóticos y homocigóticos dominantes) en *A. australe* y otras especies. Es más, la dominancia de este rasgo conduce entonces a esperar una mayor frecuencia de plantas glabras en las poblaciones de esta especie.

Por el contrario, el seguimiento de plántulas procedentes de la germinación de semillas de estas poblaciones revela que éstas sí desarrollan un denso indumento de tricomas largos e glandulares tapizando los tallos y hojas (Medina-Gavilán, obs. pers.). Este hecho es congruente con los resultados obtenidos por Tan (2018) para fenotipos glabros de diversas especies de *Antirrhinum*, incluyendo *A. australe*.

La funcionalidad de los tricomas puede resultar clave en la defensa de las plantas ante diferentes factores de estrés, tanto bióticos como abióticos, aunque también pueden llegar a ser energéticamente muy costosos (revisado en Hauser 2014). Por ello, desde el punto de vista de la ecología evolutiva, resulta especialmente interesante dilucidar que presiones selectivas han podido conducir a la pérdida de los tricomas en diferentes especies del género *Antirrhinum*. Puesto que éstos quedan reservados a los órganos más vulnerables y/o costosos de la planta (i.e.: inflorescencias, frutos), se ha sugerido que su supresión en los tallos responda a una estrategia de eficiencia energética (Tan et al. 2020), como se ha demostrado para otras hierbas perennes de sitios secos (Elle & Hare 2000). Complementariamente,

dado que el represor del desarrollo de los tricomas es una enzima perteneciente a la familia de las glutarredoxinas, muchas de las cuales están implicadas en mecanismos de defensa frente al estrés oxidativo (Li 2014), puede ocurrir que determinados papeles defensivos de los tricomas (e.g.: protección frente a la radiación ultravioleta, reducción de la fotoinhibición) puedan ser asumidos por el de estas glutarredoxinas, posibilitando así la pérdida de aquéllos por redundancia funcional. Esto, sumado a la recesividad del carácter, incide de nuevo en la idea de que es esperable mayor frecuencia de plantas glabras que enteramente glandulosas en poblaciones naturales de *A. australe*.

Por otro lado, es bien conocida la estrecha relación de parentesco evolutivo existente entre *A. australe* y *A. tortuosum* Bosc ex Vent. (Wilson & Hudson 2011; Otero et al. 2021), hasta el extremo de que algunos autores argumentan que constituyen una misma entidad biológica (Mateu-Andrés & de Paco 2005). Los rasgos que acostumbra a definir a una especie frente a otra son la morfología foliar, la pilosidad de sus órganos aéreos y el tamaño de la corola (Rothmaler 1956, Sutton 1988, Güemes 2009). Sin embargo, con el nuevo escenario abierto por los avances en el conocimiento de la expresión fenotípica de su pilosidad (Tan 2018, Tan et al. 2020), la morfología foliar se erige como el rasgo diagnóstico más estable y conspicuo para diferenciar a ambas especies. En este sentido, el valor taxonómico de la forma y dimensiones de las hojas se manifiesta clave en aquellas situaciones donde el patrón de distribución del indumento resulta poco clarificador (Rothmaler 1956: 106). En lo que respecta a las dos poblaciones aquí estudiadas, el rango de las dimensiones foliares deja claro que se trata de *A. australe*, con valores netamente divergentes de los definitorios para *A. tortuosum* (i.e.: anchura foliar de hasta 0,5 cm, contorno desde estrechamente lanceolado a linear y relación longitud : anchura superior a 7 unidades; Rothmaler 1956, Sutton 1988, Güemes 2009). Por todo lo discutido a lo largo del trabajo, no consideramos que existan argumentos de peso para asegurar que las poblaciones estudiadas puedan derivar de un proceso de hibridación entre ambas especies, aunque estos episodios sean muy comunes en el género (Wilson & Hudson 2011) y de que incluso se hayan aventurado posibles híbridos entre ambas especies (Sutton 1988).

Antirrhinum cirrhigerum (Welw. ex Ficalho) Rothm. es otra especie que mantiene gran similitud con *A. australe*, aunque su parentesco evolutivo no es tan estrecho como con la anterior (Otero et al. 2021). A pesar de que habita típicamente en dunas litorales, también ha sido citada de la provincia de Sevilla (Ruiz de Clavijo & al. 1984; Güemes 2009), llegando incluso a detectarse puntualmente en el núcleo urbano de la ciudad (Medina-Gavilán, obs. pers.). No obstante, las dimensiones y filotaxia de hojas y flores, junto con el tamaño relativo del pedicelo respecto de la bráctea, permiten separar a estas poblaciones de

dicha especie (Güemes 2009). Por las razones expuestas a lo largo del trabajo, se insiste nuevamente en evitar hacer descansar todo el peso de la diagnosis en el patrón del indumento peloso.

En conclusión, consideramos que este aporte colorológico contribuye al mejor conocimiento de *Antirrhinum australe*, a la planificación de su gestión conservacionista valorando la existencia de fenotipos singulares y a profundizar en el estudio de la compleja sistemática del género.

Referencias bibliográficas

- Alvarado Ramírez, D. 1990. Caracterización de los suelos de la campiña de la provincia de Sevilla (España): zona de Paradas-Marchena-La Puebla de Cazalla (Hoja topográfica 1004). XXVII Curso Internacional de Edafología y Biología Vegetal, Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología, CSIC, Sevilla.
- Bañares, A.; Blanca, G.; Güemes, J.; Moreno, J. C. & Ortiz, S. 2004. Atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Bañares, A.; Blanca, G.; Güemes, J.; Moreno, J. C. & Ortiz, S. 2007. Atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada de España. Adenda 2006. Dirección General para la Biodiversidad – Sociedad Española de Biología de Conservación de Plantas, Madrid.
- Bañares, A.; Blanca, G.; Güemes, J.; Moreno, J. C. & Ortiz, S. 2009. Atlas y libro rojo de la flora vascular amenazada de España. Adenda 2008. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal – Sociedad Española de Biología de Conservación de Plantas, Madrid.
- Bartlett, M. E. & Thompson, B. 2014. Meristem identity and phylotaxis in inflorescence development. *Front. Plant Sci.* 5: 508. DOI:10.3389/fpls.2014.00508.
- Bernardos, S.; Amado, A.; Aguiar, C.; Santos, C.; Fernández-Díez, J.; González-Talaván, A. & Amich, F. 2006. Conservation status of the threatened Iberian Peninsula narrow endemic *Antirrhinum lopesianum* Rothm. (Scrophulariaceae). *Plant Biosyst.* 140: 2-9. DOI: 10.1080/11263500500499692
- Costa, J. C.; Lousá, M.; Capelo, J.; Espírito Santo, H. D.; Izco Sevillano, J. & Arsénio, P. 2000. The coastal vegetation of the Portuguese divisory sector: dunes cliffs and low-scrub communities. *Finisterre* 69: 69-93.
- Crespo, M. B. 1999. Novedades sintaxonómicas y nomenclaturales en matorrales seriales valencianos del orden *Rosmarinetalia* Br.-Bl. ex Molinier 1934. *Acta Bot. Malacitana* 24: 208-220.
- Doaigey, A. R. & Harkiss, K. J. 1991. Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *Nord. J. Bot.* 11: 513-524.
- Elle, E. & Hare, J. D. 2000. No benefit of glandular trichome production in natural populations of *Datura wrightii*? *Oecologia* 123: 57-65. DOI: 10.1007/s004420050989

- Feng, X.; Wilson, Y.; Bowers, J.; Kennaway, R.; Bangham, A.; Hannah, A.; Coen, E. & Hudson, A. 2009. Evolution of allometry in *Antirrhinum*. *Plant Cell* 21: 2999-3007. DOI: 10.1105/tpc.109.069054
- García-Barriuso, M.; Nabais, C.; Crespí, A. L.; Fernández-Castellano, C.; Bernardos, S. & Amich, F. 2011. Morphology and karyology of *Antirrhinum rothmaleri* comb. & stat. nov. (Plantaginaceae), a plant endemic to the NW Iberian Peninsula. *Ann. Bot. Fenn.* 48: 409-421.
- García-Barriuso, M.; Crespí, A. L.; Nabais, C.; Bernardos, S. & Amich, F. 2012a. Mineral element composition in *Antirrhinum* subsection *Streptosepalum* (Plantaginaceae) in Western Europe (Iberian Peninsula). *Lazarus* 33: 19-26.
- García-Barriuso, M.; Fernández-Castellano, C.; Rocha, J.; Bernardos, S. & Amich, F. 2012b. Conservation study of endemic plants in serpentine landscapes: *Antirrhinum rothmaleri* (Plantaginaceae), a serpentinophyte with a restricted geographic distribution. *Plant Biosyst.* 146: 291-301. DOI: 10.1080/11263504.2011.607194
- Güemes, J. 2002. *Antirrhinum* L. En: Valdés, B. et al. (eds.), *Catalogue des plantes vasculaires du nord du Maroc, incluant des clés d'identification* 2: 565-568. CSIC, Madrid.
- Güemes, J. 2009. *Antirrhinum* L. En: C. Benedí et al. (eds.), *Flora ibérica* 13: 134-166. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Hauser, M.-T. 2014. Molecular basis of natural variation and environmental control of trichome patterning. *Front. Plant Sci.* 5: 320. DOI: 10.3389/fpls.2014.00320
- Klecka, J.; Hadrava, J. & Kolouskova, P. 2018. Vertical stratification of plant-pollinator interactions in a temperate grassland. *PeerJ* 6: e4998. DOI: 10.7717/peerj.4998
- Langlade, N. B.; Feng, X. & Dransfeld, T. 2005. Evolution through genetically controlled allometry space. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 10221-10226.
- Li, S. 2014. Redox modulation matters: emerging functions for glutaredoxins in plant development and stress responses plants 3: 559-582. DOI:10.3390/plants3040559
- Manetas, Y. 2006. Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red? *Flora* 201: 163-177. DOI:10.1016/j.flora.2005.06.010
- Martínez Parras, J. M. & Peinado Lorca, M. 1990. Ensayo sobre la vegetación rupícola basófila de la clase *Asplenietea trichomanis* en la provincia corológica bética. *Acta Bot. Malacitana* 15: 193-202.
- Mateu-Andrés, I. & de Paco, L. 2005. Allozymic differentiation of the *Antirrhinum majus* and *A. siculum* species groups. *Ann. Bot.* 95: 465-473. DOI: 10.1093/aob/mci055
- Otero, A.; Fernández-Mazuecos, M. & Vargas, P. 2021. Evolution in the model genus *Antirrhinum* based on phylogenomics of topotypic material. *Front. Plant Sci.* 12: 631.178 DOI: 10.3389/fpls.2021.631178
- Pulgar, Í. & Herrera, J.M. 2017. Flora vascular de la Puebla de Cazalla (Sevilla, España): taxones de interés corológico para la provincia de Sevilla. *Bot. complut.* 41: 39-51.
- Rodríguez, J.A. 2008. Sistema de inferencia espacial de propiedades físico-químicas e hidráulicas de los suelos de Andalucía. (SIESA). Empresa Pública Desarrollo Agrario y Pesquero, Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Rothmaler, W. 1956. Taxonomische monographie der Gattung *Antirrhinum*. Akademie Verlag, Berlín.
- Ruiz de Clavijo, E.; Cabezudo, B. & Domínguez, E. 1984. Contribución al estudio florístico de las serranías subbéticas de la provincia de Sevilla. *Acta Bot. Malacitana* 9: 169-232.
- Socorro Abreu, O. & Marín Calderón, G. 1983. Notas fitosociológicas béticas I. *Anales Jard. Bot. Madrid* 39: 515-518.
- Sutton, D. A. 1988. A revision of the tribe *Antirrhineae*. British Museum-Oxford University Press, Londres.
- Tan, Y. 2018. Trichome morphology and development in the genus *Antirrhinum*. Tesis doctoral. Universidad de Edimburgo.
- Tan, Y.; Barnbrook, M.; Wilson, Y.; Molnár, A.; Bukys, A. & Hudson, A. 2020. Shared mutations in a novel glutaredoxin repressor of multicellular trichome fate underlie parallel evolution of *Antirrhinum* species. *Curr. Biol.* 30: 1-10. DOI: 10.1016/j.cub.2020.01.060
- Valle Tendero, F.; Navarro Reyes & Jiménez Morales, M. N. 2004. Datos botánicos aplicados a la gestión del medio natural andaluz I. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Vargas, P.; Carrió, E.; Guzmán, B.; Amat, E. & Güemes, J. 2009. A geographical pattern of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae) speciation since the Pliocene based on plastid and nuclear DNA polymorphisms. *J. Biogeogr.* 36: 1297-1312.
- Vargas, P.; Liberal, I.; Ormosa, C. & Gómez, J. M. 2017. Flower specialisation: the occluded corolla of snapdragons (*Antirrhinum*) exhibits two pollinator niches of large long-tongued bees. *Plant Biol.* 19: 787-797. DOI: 10.1111/plb.12588
- Webb, D.A. 1972. *Antirrhinum* L. En: T. G. Tutin et al. (eds.), *Flora Europaeae* 3: 221-224. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilson, Y. & Hudson, A. 2011. The evolutionary history of *Antirrhinum* suggests that ancestral phenotype combinations survived repeated hybridizations. *Plant J.* 66: 1032-1043.