



ESCOLA DE DOUTORAMENTO
INTERNACIONAL DA USC

Rodrigo
Carballal Vilaverde

Tese de doutoramento

Sistemática, floxenia e
bioxeografía do xénero
Santolina (Compositae)

Santiago de Compostela, 2022

Tese de doutoramento

***Sistemática, filoxenia e bioxeografía do xénero *Santolina*
(Compositae)***

RODRIGO CARBALLAL VILAVERDE

**ESCOLA DE DOUTORAMENTO INTERNACIONAL DA
UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA
PROGRAMA DE DOUTORAMENTO EN
BIODIVERSIDADE E CONSERVACIÓN DO MEDIO NATURAL**

Santiago de Compostela
2021

DECLARACIÓN DO AUTOR/A DA TESE

D.. **Rodrigo Carballal Vilaverde**

Título da tese: *Sistemática, filoxenia e bioxeografía do xénero Santolina (Compositae)*

Presento a miña tese, seguindo o procedemento axeitado ao Regulamento, e declaro que:

- 1) A tese abarca os resultados da elaboración do meu traballo.
- 2) De ser o caso, na tese faise referencia ás colaboracións que tivo este traballo.
- 3) Confirmo que a tese non incorre en ningún tipo de plaxio doutros autores nin de traballos presentados por min para a obtención doutros títulos.
- 4) A tese é a versión definitiva presentada para a súa defensa e coincide a versión impresa coa presentada en formato electrónico

E comprométome a presentar o Compromiso Documental de Supervisión no caso de que o orixinal non estea na Escola.

En Santiago de Compostela, 29 de Novembro de 2021

Sinatura electrónica

AUTORIZACIÓN DO DIRECTOR/TITOR DA TESE

D./Dna. **Santiago Ortiz Núñez**

En condición de: **Titor/a e director/a**

Título da tese: *Sistemática, filoxenia e bioxeografía do xénero
Santolina (Compositae)*

INFORMA:

Que a presente tese, correspóndese co traballo realizado por D. **Rodrigo Carballal Vilaverde**, baixo a miña dirección/tutorización, e autorizo a súa presentación, considerando que reúne os requisitos esixidos no Regulamento de Estudos de Doutoramento da USC, e que como director/titor desta non incorre nas causas de abstención establecidas na Lei 40/2015.

De acordo co indicado no Regulamento de Estudos de Doutoramento, declara tamén que a presente tese de doutoramento é idónea para ser defendida en base á modalidade de Monográfica con reprodución de publicacións, nos que a participación do doutorando foi decisiva para a súa elaboración e as publicacións se axustan ao Plan de Investigación.

En Santiago de Compostela, 29 de Novembro de 2021

Sinatura electrónica

A tese reproduce parcialmente os seguintes manuscritos:
(* indica cando o autor, Rodrigo Carballal Vilaverde é o autor principal)

Carbajal, R.*, Ortiz, S. Sáez, L. (2019). *Santolina* L. en : Castroviejo SB, Benedí C, Buirra A, Rico E, Crespo MB, Quintanar A, Aedo C (eds.), *Flora iberica*, vol. 16(3): 1938-1962, Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.

Revisión monográfica das especies ibéricas do xénero *Santolina* no volume XVI (III) Compositae de *Flora iberica*. Obra de referencia para o contexto da península Ibérica e Baleares. O autor foi o responsábel principal do traballo, realizando a descrición de 11 das especies do xénero e colaborando na descrición e observacións das outras 5 especies, a corrección e coordinación co debuxante dos deseños.

Nesta tese presentase unha monografía completa do xénero que implica unha ampliación deste traballo xa publicado, coa incorporación de 12 especies de fóra do ámbito ibérico.

Para a reprodución dos textos xa publicados solicitouse o permiso necesario á Editorial CSIC, e aos coautores da monografía. En base a ese permiso reproducimos as imaxes das láminas de catro especies publicadas en *Flora iberica*.

TÁBOA DE CONTIDOS

Resumo	11
Resumen	15
Summary	19
1. INTRODUCCIÓN.....	23
1.1. O xénero <i>Santolina</i>	24
1.2. As relación filoxenéticas en <i>Santolina</i> L.....	30
1.3. A monofilia de <i>Santolina</i> L. e relacións infraxenéricas.	31
1.4. Padróns bioxeográficos no Mediterráneo occidental. ...	33
1.5. A morfoloxía de <i>Santolina</i> L.	35
1.6. A morfoloxía foliar e o nicho climático en <i>Santolina</i> L., un caso de estudio <i>S. semidentata</i>	42
Obxectivos xerais	45
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	47
2.1. Análises filoxenéticas.....	48
2.2. Análise bioxeográfica e da diverxencia temporal	52
2.3. Estudo morfolóxico e morfoloxía foliar en <i>S.</i> <i>semidentata</i>	58
3. RESULTADOS.....	63
3.1. Análises filoxenéticas.....	64
3.2. Análise bioxeográfica e de diverxencia temporal	72
3.3. A morfoloxia foliar e Nicho climático en <i>Santolina</i>	82
4. DISCUSIÓN.....	89
4.1. As relacións filoxenéticas en <i>Santolina</i>	90
4.2. Análise bioxeográfica e diverxencia temporal	98

4.3. Morfoloxía foliar e nicho climático en <i>Santolina</i> <i>semidentata</i>	105
4.4. Monografía do xénero <i>Santolina</i>	109
Conclusións	155
REFERENCIAS	159
Agradecementos	184

Resumo

O obxectivo desta tese doutoral é estudar a variabilidade morfolóxica, a taxonomía e a historia evolutiva do xénero *Santolina* L. (Anthemideae, Compositae), un xénero distribuído polo oeste do Mediterráneo, e con interese comercial polo seu aproveitamento como ornamental, na medicina tradicional e a potencialidade de uso na industria farmacéutica. A distribución disxunta de *Santolina* L. con taxones exclusivos de illas mediterráneas (*S. magonica*, *S. corsica* ou *S. insularis*), do Norte de África (*S. africana* e *S. ascensionis*) e os complexos amplamente distribuídos polo occidente Mediterráneo (agg. *S. rosmarinifolia* L. e agg. *S. chamaecyparissus*), fan do xénero un bo candidato para o estudo dos patróns evolutivos nesta rexión.

As relacións filoxenéticas entre os taxones incluídos no xénero, e as súas relacións cos restantes xéneros da subtribo Santolininae (Anthemideae, Compositae) foron inferidas con métodos Bayesianos e de Parsimonia, a partir de secuencias dos espaciadores do ADN nuclear ribosómico, ETS (External Transcribed Spacers) e ITS (Internal Transcribed Spacers) e catro rexións non codificantes do ADN cloroplástico.

As filoxenias obtidas mostran que *Santolina* é monofilético, *Santolina elegans*, unha das especies con maior diverxencia morfolóxica, sitúase como grupo irmán dun clado que agrupa dous subclados que están pobremente resoltos, e que en xeral correspóndense cos dous agregados descritos no xénero en base á súa morfoloxía: *S. chamaecyparissus* e *S. rosmarinifolia*. Os resultados suxiren que o fluxo do xenes por contacto secundario é relativamente frecuente en *Santolina*, probablemente explicado por procesos de introgresión, en ocasións con eventos de aloploidización, debido a débiles barreiras reprodutivas. Alternativamente, os patróns filoxenéticos inferidos

poden ser resultado da conservación de marcadores ancestrais en liñas evolutivas diverxentes, producíndose patróns compatibles con coalescencia profunda ou “incomplete lineage sorting”.

Os procesos climáticos e xeolóxicos teñen moito que dicir nos procesos evolutivos da flora do Mediterráneo occidental. Preséntase na tese unha contextualización da evolución de *Santolina* no espazo e no tempo, a partir da estima de diverxencia e a análise bioxeográfica de secuencias de ADN cloroplástico e do ADN ribosómico nuclear. Os resultados mostran que a orixe do xénero sitúase no Plioceno Medio, nunha área entre a Península ibérica e o N de África, probabelmente relacionada co cinto Bético-Rifeño. Os procesos posteriores de dispersión e vicarianza relacionados coa Crise Mesiniense explican a segregación dos taxones no N de África.

Por outra banda, as grandes mudanzas climáticas do Pleistoceno, explican os procesos de radiación e supervivencia en refuxios glaciares dos distintos taxones dos agregados *S. rosmarinifolia* e *S. chamaecyparissus*. Neste período a presenza do mesmo haplotipo en Córsega, Sardeña, Mallorca e Menorca revela a probabilidade de dispersión a longa distancia vía marítima, pouco documentado para plantas entre as illas tirrenicas e Baleares.

A diversificación do xénero na súa área de distribución actual está directamente ligada ás adaptacións climáticas no pasado e en *Santolina* obsérvase que os cambios na morfoloxía foliar son claves na diferenciación dos distintos grupos. Abórdase, a través do estudo dun grupo modelo, tres taxones do aggr. *S. rosmarinifolia* (*S. semidentata*, *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia* e *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana*), a relación da variabilidade na morfoloxía foliar coas variábeis climáticas, e se esta variación responde a unha adaptación evolutiva. Os resultados da análise de compoñentes principais, mostran unha diferenciación de *S. semidentata* con respecto ás dúas subespecies de *S. rosmarinifolia*, e con moitos dos valores para a subsp. *castellana* con valores intermedios. A variabilidade morfolóxica está correlacionada coa temperatura, especialmente nos meses máis fríos, e coa precipitación nos meses máis secos. A nosa hipótese é que as correlacións observadas indican solucións adaptativas en *S.*

semidentata e *S. rosmarinifolia* para favorecer as funcións das follas nos distintos nichos climáticos que ocupan, un rango lixeiramente máis húmido e de maior temperatura na especie *S. semidentata*.

A diferente amplitude das áreas con nicho potencial para cada unha das especies, suxire que *S. rosmarinifolia* podería ter unha maior plasticidade ecolóxica en termos climáticos, coa subespecie *castellana* manifestando unha maior capacidade para vivir en ambientes máis secos. Factores que poderían favorecer a expansión desta especie en detrimento de *S. semidentata* en escenarios de mudanza climática futura.

Finalmente, en base ao estudo morfolóxico e apoiándonos nos resultados filoxenéticos preséntase unha monografía do xénero *Santolina*, con unha chave dicotómica para as 28 especies que recoñecemos neste traballo, descrições completas das mesmas e observacións complementarias. A estrutura segue o modelo da monografía xa publicada en *Flora iberica*, coa incorporación das especies de fóra do ámbito desa obra. Neste traballo optouse por un tratamento dos taxones a nivel específico. Inclúense as descrições de dúas novas combinacións propostas, *S. subclausa* e *S. fruticosa*. Tamén se recoñece a singularidade do endemismo do N de África, *S. ascensionis*, así como a diferenciación da *S. villosa* do C e S da Península ibérica respecto ás especies moi próximas morfoloxicamente *S. decumbens* do S de Francia e *S. africana* do NW de África.

Resumen

El objetivo de esta tesis doctoral es estudiar la variabilidad morfológica, la taxonomía y la historia evolutiva del género *Santolina* L. (Anthemideae, Compositae), un género distribuido por el oeste del Mediterráneo, y con interés comercial por su aprovechamiento como ornamental, en la medicina tradicional y su uso potencial en la industria farmacéutica. La distribución disyunta de *Santolina* L. con taxones exclusivos de islas mediterráneas (*S. magonica*, *S. corsica* o *S. insularis*), del Norte de África (*S. africana* y *S. ascensionis*) y los complejos ampliamente distribuidos por el occidente Mediterráneo (agg. *S. rosmarinifolia* y agg. *S. chamaecyparissus*), hacen del género un buen candidato para el estudio de los patrones evolutivos en esta región.

Las relaciones filogenéticas entre los taxones incluidos en el género, y sus relaciones con los restantes géneros de la subtribu Santolininae (Anthemideae, Compositae) fueron inferidas con métodos Bayesianos y de Parsimonia, a partir de secuencias de los espaciadores del ADN nuclear ribosómico, ETS (External Transcribed Spacers) e ITS (Internal Transcribed Spacers) y cuatro regiones no codificantes del ADN cloroplástico.

Las filogenias obtenidas muestran que *Santolina* es monofilético, *Santolina elegans*, una de las especies con mayor divergencia morfológica, se sitúa como grupo hermano de un clado que agrupa dos subclados que están pobremente resueltos, y que en general se corresponden con los dos agregados descritos en el género en base a su morfología: *S. chamaecyparissus* y *S. rosmarinifolia*. Os resultados sugieren que el flujo de genes por contacto secundario es relativamente frecuente en *Santolina*, probablemente explicado por procesos de introgresión, en ocasiones con eventos de alopoliploidización, debido a

débiles barreras reproductivas. Alternativamente, los patrones filogenéticos inferidos pueden ser resultado de la conservación de marcadores ancestrales en líneas evolutivas divergentes, produciéndose patrones compatibles con coalescencia profunda o “incomplete lineage sorting”.

Los procesos climáticos y geológicos tienen mucho que decir en los procesos evolutivos de la flora del Mediterráneo occidental. Se presenta en la tesis una contextualización de la evolución de *Santolina* en el espacio y en el tiempo, a partir de la estima de divergencia y el análisis biogeográfico de secuencias de ADN cloroplástico y de ADN ribosómico nuclear. Los resultados muestran que el origen del género se sitúa en el Plioceno Medio, en un área entre la Península ibérica y el N de África, probablemente relacionada con el cinturón Bético-Rifeño. Los procesos posteriores de dispersión y vicarianza relacionados con la Crisis Mesiniense explican la segregación de los taxones en el N de África.

Por otro lado, los grandes cambios climáticos del Pleistoceno, explican los procesos de radiación y pervivencia en refugios glaciares de los distintos taxones de los agregados *S. rosmarinifolia* y *S. chamaecyparissus*. En este período la presencia del mismo haplotipo en Córsega, Cerdeña, Mallorca y Menorca rebela la probabilidad de dispersión a larga distancia vía marítima, poco documentado para plantas entre las islas tirrénicas y Baleares.

La diversificación del género en su área de distribución actual está directamente ligada a las adaptaciones climáticas en el pasado y en *Santolina* se observa que los cambios en la morfología foliar son claves en la identificación de los distintos grupos y taxones. Se aborda, a través del estudio de un grupo modelo, tres taxones del agg. *S. rosmarinifolia* (*S. semidentata*, *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia* y *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana*), la relación de la variabilidad en la morfología foliar con las variábeis climáticas, y si esta variación responde a una adaptación evolutiva. Los resultados del análisis de componentes principales, muestran una diferenciación de *S. semidentata* con respecto a las dos subespecies de *S. rosmarinifolia*, y con muchos de los valores para la subsp *castellana* con valores

intermedios. La variabilidad morfológica está correlacionada con la temperatura, especialmente en los meses más fríos, y con la precipitación en los meses más secos. Nuestra hipótesis es que las correlaciones observadas indican soluciones adaptativas en *S. semidentata* y *S. rosmarinifolia* para favorecer la funcionalidad de las hojas en los distintos nichos climáticos que ocupan, un rango ligeramente más húmedo y de mayor temperatura en la especie *S. semidentata*.

La diferente amplitud de las áreas con nicho potencial para cada una de las especies, sugiere que *S. rosmarinifolia* podría tener una mayor plasticidad ecológica en términos climáticos, con la subespecie *castellana* manifestando una mayor capacidad para vivir en ambientes más secos. Factores que podrían favorecer la expansión de esta especie en detrimento de *S. semidentata* en escenarios de cambio climático futuro.

Finalmente, en base al estudio morfológico y apoyándonos en los resultados filogenéticos se presenta una monografía del género *Santolina*, con una clave dicotómica para las 28 especies que reconocemos en este trabajo, descripciones completas de las mismas y observaciones complementarias. La estructura sigue el modelo de la monografía ya publicada en *Flora iberica*, con la incorporación de las especies de fuera del ámbito de esta obra. En este trabajo se ha optado por un tratamiento de los taxones a nivel específico. Se incluyen las descripciones de dos nuevas combinaciones propuestas, *S. subclausa* y *S. fruticosa*. También se la singularidad del endemismo del N de África, *S. ascensionis*, así como la diferenciación de la *S. villosa* del C y S de la Península ibérica respecto a las especies muy similares morfológicamente *S. decumbens* del S de Francia y *S. africana* del NW de África.

Summary

This PhD thesis dissertation aims to study the morphological variability, taxonomy and evolutionary history of *Santolina* L. (Anthemideae, Compositae), distributed around the western Mediterranean basin, with commercial interest for its use as ornamental, in traditional medicine and its potential use in the pharmaceutical industry. The disjunct distribution of *Santolina* L., with taxa exclusive to Mediterranean islands (*S. magonica*, *S. corsica* or *S. insularis*, North Africa (*S. africana* and *S. ascensionis*) and species complexes widely distributed in the Western Mediterranean (agg. *S. rosmarinifolia* and agg. *S. chamaecyparissus*), make the genus a good candidate for the study of evolutionary patterns in this region.

The phylogenetic relationships among the taxa included in the genus and their relationships with the remaining genera of the subtribe Santolininae (Anthemideae, Compositae) were inferred with Bayesian and Parsimony methods, analysing sequences of the ribosomal nuclear DNA spacers, ETS (External Transcribed Spacers) and ITS (Internal Transcribed Spacers) and four non-coding regions of the chloroplast DNA.

The obtained phylogenies show that *Santolina* is monophyletic, *Santolina elegans*, one of the species with the most significant morphological divergence, is placed as a sister group of a clade that groups two subclades poorly resolved, and that in general correspond to the two aggregates described in the genus based on their morphology: *S. chamaecyparissus* and *S. rosmarinifolia*. The results suggest that gene flow by secondary contact is relatively frequent in *Santolina*, probably explained by introgression processes, sometimes with allopolyploidisation events, due to weak reproductive barriers.

Alternatively, the inferred phylogenetic patterns may result from conserving ancestral copies of the markers in divergent evolutionary lineages, producing patterns compatible with deep coalescence or incomplete lineage sorting.

Climatic and geological processes have much to say in the evolutionary processes of the flora of the western Mediterranean. This thesis presents a contextualisation of the evolution of *Santolina* in space and time, based on divergence estimation and biogeographical analysis of the phylogenetic structure obtained from chloroplast DNA and nuclear ribosomal DNA sequences. The results show that the origin of the genus is placed in the Middle Pliocene, in an area between the Iberian Peninsula and North Africa, probably related to the Betic-Rifian arc. Subsequent dispersal and vicariance processes related to the Messinian Crisis explain the segregation of taxa in North Africa.

On the other hand, the tremendous climatic changes of the Pleistocene explain the processes of radiation and survival in glacial refuges of the different taxa of the *S. rosmarinifolia* and *S. chamaecyparissus* aggregates. In this period, the presence of a haplotype shared by Corsica, Sardinia, Mallorca and Menorca reveals the probability of long-distance dispersal over sea, an event scarcely documented for plants between the Tyrrhenian Islands and the Balearic Islands.

The diversification of the genus within the current distribution area seems in some cases directly linked to climatic adaptations in the past, and in *Santolina*, changes in leaf morphology are crucial to identifying the different groups and taxa. We study a model group, three taxa of the agg. *S. rosmarinifolia* (*S. semidentata*, *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia* and *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana*), to analyse the relationship between variability in leaf morphology and climatic variables, and whether this variation suggests a process of evolutionary adaptation. Principal Components Analysis results show a differentiation of *S. semidentata* with respect to the two subspecies of *S. rosmarinifolia*, with many of the values of subsp. *castellana* showing intermediate values. Morphological variability is correlated with

temperature, especially in the colder months, and precipitation in the drier months. We hypothesise that the observed correlations indicate adaptive solutions in *S. semidentata* and *S. rosmarinifolia* to favour leaf functionality in the different climatic niches they occupy, being slightly more humid and with higher temperature in *S. semidentata*.

The different geographical amplitude of suitable niche areas for each species suggests that *S. rosmarinifolia* may have a more remarkable ecological plasticity, and subsp. *castellana* shows a greater capacity to live in drier environments. The more considerable plasticity of *S. rosmarinifolia* could favour the expansion to the detriment of *S. semidentata* in future climate change scenarios if competitive exclusion among these mostly allopatric closely related species would be a relevant ecological factor.

Finally, based on the morphological study and supported by phylogenetic results, we present a monograph of the genus Santolina, with a dichotomous key for the 28 species included in this work, complete descriptions of them and complementary observations. The structure follows the *Flora iberica* monograph template already published, incorporating all those non Iberian species not covered in that work. In this Thesis, we have opted for species-level treatment of the taxa. The descriptions of two new proposed combinations, *S. subclausa* and *S. fruticosa*, are included. The singularity of the North African endemism, *S. ascensionis*, is also recognised and the differentiation of *S. villosa* from the Centre and South Iberian Peninsula regarding the morphologically very close species *S. decumbens* from South France and *S. africana* from North-West Africa..

1. INTRODUCCIÓN

1.1. O xénero *Santolina*

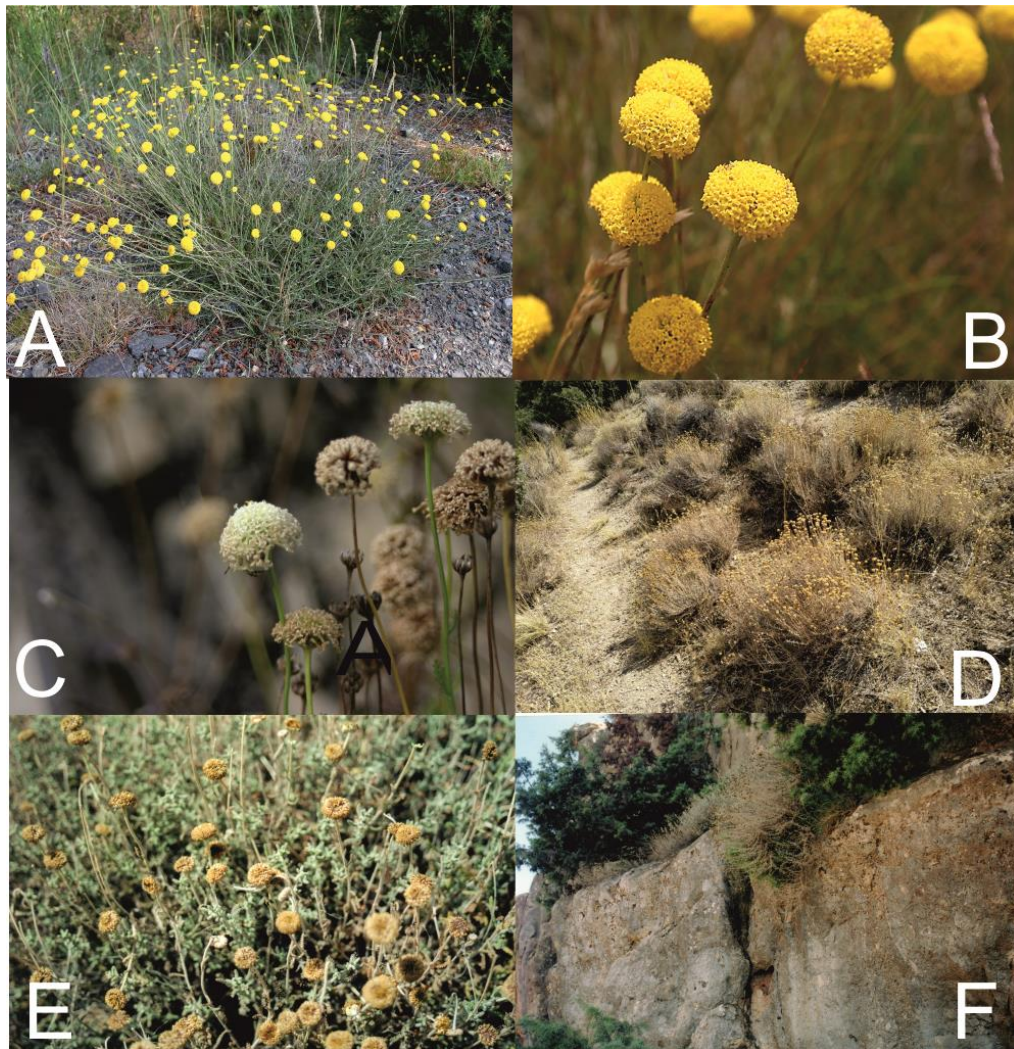
Santolina L. (Anthemideae, Compositae) é un xénero de arbustos aromáticos con centro de diversificación na rexión Oeste do Mediterráneo, de interese comercial pola ampla utilización de variedades en xardinería e polo seu uso na medicina tradicional. A utilización de capítulos e follas xa foi documentada por Dioscorides na súa obra do século I *Materia Medica*. Na actualidade continúa empregándose para o tratamento de molestias estomacais, dores de cabeza, dermatite e contra a caída do cabelo (Tardío et al, 2006; Cornara et al., 2009). A utilización tradicional do xénero despertou o interese de investigadores e da industria farmacéutica e cosmética, sendo moitos os traballos que estudan a composición dos aceites esenciais nas especies de *Santolina* L. (Senatore et al., 1994; Poli et al., 1995; Palá-Paúl et al., 1999), a actividade antifúnxica e antimicrobiana dos seus compostos (Suresh et al., 1997; Ioannou et al, 2007) e o potencial como antitumoral (Elsharkawy, 2014; Bonesi et al, 2018).

O xénero *Santolina* foi descrito por Linneo no *Species Plantarum* (1753), recoñecendo sete especies das cales só dúas seguen clasificadas dentro do xénero na actualidade: *S. chamaecyparissus* L. que é a especie tipo do xénero, e *S. rosmarinifolia* L. Nas descrições linneanas a diferenza principal entre estas dúas especies establecíase na disposición das follas “foliis quadrifariam dentatis” (follas con dentes en catro series) en *S. chamaecyparissus* e “foliis linearibus” (follas lineares) en *S. rosmarinifolia*.

Un traballo destacábel na clasificación do xénero, e que recolle a división en dous agregados asociados ás dúas especies linneanas *S. chamaecyparissus* e *S. rosmarinifolia*., é o realizado en *Icones ad Floram Europae novo fundamento instaurandam spectantes* por Alexis Jordan e Jules Pierre Fourreau (1869). Nesta obra recóllense 22 especies, das cales 6 seguen a considerarse no tratamento presentado neste traballo, e moitas das restantes son sinónimas de nomes específicos que tiñan sido validamente publicados e tiñan prioridade. Así as iconas e as descrições de Jordan e Fourreau convértense nunha referencia imprescindible para o estudo do xénero, catro delas porque son os protólogos das especies *S. africana* Jord. & Fourr., *S.*

benthamiana Jord. & Fourr., *S. corsica* Jord. & Fourr. e *S. neapolitana* Jord. & Fourr., e as restantes porque complementan as descrições de protólogos máis antigos incorporando detalles coma a escariosidade das brácteas involucrais que seguen a ser diagnósticos nalgún dos grupos. Eses protólogos antigos, pouco descritivos e imprecisos en moitas ocasións na localización das plantas, dificultan en certa medida a nomenclatura do xénero. Por exemplo, nos resultados desta tese seguen a recoñecerse tres especies descritas por Philip Miller no seu *The Gardener's Dictionary* (1768): *S. decumbens* Mill., *S. villosa* Mill e *S. virens* Mill. Miller neste traballo describe brevemente variedades cultivadas con referencias vagas a súa orixe. O mesmo ocorre coa descrição de *Santolina canescens* (Lagasca, 1816), referida a material cultivado no Real Jardín Botánico de Madrid e cunha indicación ampla de distribución "*Hispania meridionalis*". Este tipo de descrições, derivan polo tanto en dificultades á hora da asignación dos múltiples nomes propostos á variedade de taxones recoñecidos na actualidade, sendo o caso paradigmático o da especie tipo do xénero *S. chamaecyparissus*, a cal dá nome a un dos agregados de especies. Linneo na descrição desta especie indica como localidade "*in Europa australi*", e a pesar de ter sido tipificado co material do seu herbario, os caracteres morfolóxicos son insuficientes para relacionala coa variabilidade do grupo nunha rexión tan ampla, motivo polo cal o nome chegou a ser descartado para as poboacións naturais. (Arrigoni, 1979; Greuter et al, 2008). Nun traballo de tipificación recente, asociouse a planta linneana a poboacións naturalizadas da variedade de cultivo, que se localizan na Provenza francesa (Giacó et al., 2021), área de onde se conservan espécimes no herbario de París moi similares ao tipo de *S. chamaecyparissus*.

Fig. 1 Detalhes do hábito, capítulos e habitats dalgunha das especies de *Santolina*. A-B. *S. melidensis*. C. *S. pinnata*. D. Hábitat de *S. villosa* (6n). E. Detalhes de *S. africana*. F. Hábitat de *S. ascensionis*.



Táboa 1. Especies de *Santolina* recoñecidas na monografía desta tese, as sinonimias de uso máis estendido e a súa distribución. O * indica aquelas especies non incluídas na revisión da Med-Checklist ou no caso de *S. villosa* Mill que se aplica a outro taxon.

Especie	Sinonimias	Distribución
<i>S. africana</i> Jord. & Fourr.	<i>Ormenis africana</i> (Jord & Fourr.) Litard & Maire <i>Ormenis pseudosantolina</i> Maire	Norte de África, de Tunisia a Marrocos
<i>S. ascensionis</i> Sennen ex Maire		Endemismo do NE Marrocos
<i>S. elegans</i> Boiss		Endemismo S. Pen- Ibérica
<i>S. viscosa</i> Lag.		Endemismo da rexión de Murcia
Agg. <i>S. chamaecyparissus</i> L.		
<i>S. benthamiana</i> Jord. & Fourr.	<i>S. pinnata</i> subsp. <i>benthamiana</i> (Jord. & Fourr.) Guinea <i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>pecten</i> Rouy	Pirineos orientais, vertente sur.
<i>S. corsica</i> Jord. & Fourr.		Córsega e Sardeña?
* <i>S. ericoides</i> Poir.	<i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>squarrosa</i> (DC.) Nyman, <i>S. squarrosa</i> Wild. nom. ileg.	Este Península ibérica e S de Francia
<i>S. etrusca</i> (Lacaita) Marchi & D'Amato	<i>S. pinnata</i> subsp. <i>etrusca</i> (Lacaita) Guinea <i>S. chamaecyparissus</i> var. <i>etrusca</i> Lacaita	C. de Italia
<i>S. decumbens</i> Mill.	<i>S. incana</i> Lam. <i>S. tomentosa</i> Poir. <i>S. villosissima</i> Poir. <i>S. diversifolia</i> Jord. & Fourr.	Provenza e Pirineos orientais franceses
<i>S. insularis</i> (Gennari ex Fiori) Arrigoni	<i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>insularis</i> (Gennari ex Fiori) Yeo	Endemismo de Sardeña
<i>S. ligustica</i> Arrigoni		Endemismo da Liguria
<i>S. neapolitana</i> Jord. & Fourr.	<i>S. pinnata</i> subsp. <i>neapolitana</i> (Jord. & Fourr.) Guinea ex C. Jeffrey	Endemismo da Pen. de Sorrento
<i>S. magonica</i> (O. Bolòs, Molin. & P. Monts.) Romo	<i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>magonica</i> O. Bolòs, Molin. & P. Monts	Endemismo de Mallorca e Menorca

<i>S. pinnata</i> Viv	<i>Santolina leucantha</i> Bertol	Endemismo dos Alpes Apuanos
* <i>S. vedranensis</i> (O. Bolós & Vigo) L. Sáez et al.	<i>S. chamaecyparissus</i> var. <i>vedranensis</i> O. Bolós & Vigo <i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>vedranensis</i> (O. Bolós & Vigo) Romo	Endemismo Illote de Es Vedrà (Ibiza)
* <i>S. villosa</i> Mill	<i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>tomentosa</i> Arcangeli <i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>chamaecyparissus</i> auct. Hisp.	C e S Pen. ibérica
<i>S. virens</i> Mill.	<i>S. tuberculosa</i> Lam. <i>S. chamaecyparissus</i> subsp. <i>viridis</i> Willd. ex Rouy	C da Pen. ibérica.
Agg. <i>S. rosmarinifolia</i> L.		
<i>S. ageratifolia</i> Barnades ex Asso		Endemismo Serra de Albarracín
<i>S. canescens</i> Lag.	<i>S. rosmarinifolia</i> subsp. <i>canescens</i> (Lag.) Nyman	S Pen. ibérica e N de África
<i>S. impressa</i> Hoffmans. & Link		Endemismo da Estremadura portuguesa
* <i>S. fruticosa</i> (Maire) Carballal et al. comb. stat. nov.	<i>S. rosmarinifolia</i> var. <i>fruticosa</i> Maire	Endemismo do Anti-Atlas marroquí.
<i>S. melidensis</i> (Rodr-Oubiña & Ortiz) Rodr-Oubiña & Ortiz	<i>S. rosmarinifolia</i> subsp. <i>melidensis</i> Rodr. Oubiña & S. Ortiz	Endemismo do C de Galicia
* <i>S. montiberica</i> (Riv-Guerra) Carballal et al.	<i>S. pectinata</i> subsp. <i>montiberica</i> Riv.-Guerra	Endemismo do Sistema ibérico
<i>S. oblongifolia</i> Boiss	<i>S. sericea</i> Jord. & Fourr. <i>S. orocarpetana</i> Riv-Guerra	Endemismo do Sistema Central
<i>S. pectinata</i> Lag.	<i>S. rosmarinifolia</i> subsp. <i>pectinata</i> (Lag.) Maire	S da Pen. ibérica
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	<i>S. linearifolia</i> Jord. & Fourr.	C da Pen. ibérica
<i>S. semidentata</i> Hoffmans. & Link	<i>S. rosmarinifolia</i> subsp. <i>semidentata</i> (Hoffmanns. & Link) Valdés Berm	NO Pen. ibérica
* <i>S. subclausa</i> (Linder) Carballal et al comb. & stat. nov.	<i>S. pectinata</i> subsp. <i>subclausa</i>	Marrocos, no Atlas medio.

A aplicación do nome *S. villosa* e os relacionados *S. ericoides*, *S. squarrosa* e *S. chamaecyparissus* subsp. *squarrosa*, tamén foron fonte de confusión e incerteza (Ferrer-Gallego, 2021). Na monografía para *Flora iberica* (Carbajal et al, 2019) descartábase a aplicación deste

nome proposto por Greuter (2008) para a especie que se distribúe na metade oriental da Península ibérica e Sur de Francia, por considerar que non encaixa coa descrición, e recupérase para este taxon o nome prioritario, *S. ericoides*. Así, *S. ericoides*, moi pouco empregado historicamente nas identificacións de herbario e nos traballos sobre o xénero, substitúe aos máis estendidos *S. squarrosa* e *S. chamaecyparissus* subsp. *squarrosa*. Poren, *S. villosa* foi neotipificado (Giacó el al, 2021) e posteriormente lectotipificado (Ferrer et al, 2021), implicando que o correcto sexa a aplicación de *S. villosa* ás poboacións consideradas baixo *S. chamaecyparissus* subsp. *tomentosa* Arcang. en *Flora iberica*.

As adscricións das especies no agregado *S. rosmarinifolia* son menos problemáticas, partindo de que o lectotipo designado ten as características da planta glabra á que se aplica na actualidade (Jarvis & Turland, 1998), e aínda que Linneo na descrición en *Species plantarum* indica unha localización pouco precisa, -“*Habitat in Hispania*”-, nunha publicación previa a circunscibía á unha área de presenza máis precisa, -“*Crescit in agro Salmanticensi & montibus Segobiae vicinis*”-. As tipificacións neste grupo foron abordadas nunha serie de traballos por A. O. Rivero-Guerra (Rivero-Guerra, 2011a, 2012, 2013).

Aparte destas cuestións de incerteza nomenclatural, a complexidade de ordenación taxonómica de *Santolina* ten dado orixe a numerosas e contraditorias propostas sobre o número de taxones a recoñecer en este xénero tanto no rango específico como subespecífico. A revisión realizada por Guinea (1970), recoñece 6 especies, e considera 6 subespecies de *S. pinnata*, 3 subespecies e 6 variedades de *S. rosmarinifolia* e dúas subespecies e 12 variedades de *S. chamaecyparissus*. E esta proposta de recoñecer a maioría de taxones con rango subespecífico mantense na revisión de Guinea & Tutin (1976) para a *Flora Europaea*. Excepto para as especies italianas, nas que neste período se describen a nivel específico *S. etrusca* (Lacaita) Marchi & D’Amato, *S. insularis* e *S. ligustica* (Marchi & D’Amato, 1973; Arrigoni, 1977; Arrigoni, 1979), o tratamento a nivel subespecífico é o máis empregado para identificar a variabilidade dentro dos taxones máis próximos, até case o final do século XX (Valdés Bermejo, 1981; Rodr-Oubiña & Ortiz, 1993; Bolós & Vigo,

1995). Sen embargo López Udías et al. (1997) no artigo de recoñecemento de *S. ageratifolia* para unha especie endémica da Serra de Albarracín, propoñen o tratamento a nivel específico para a maioría dos taxones ibéricos vencellados ao agregado *S. rosmarinifolia*. No tratamento recollido na Med-Checklist (Greuter, 2008), o autor tamén aposta pola opción de recoñecer a variabilidade do xénero esencialmente a nivel específico. Con 26 taxones recoñecidos este traballo representa a revisión nomenclatural máis exhaustiva de todo o xénero até o momento actual, recolléndose nel a distribución das especies en dous agregados, agg. *S. rosmarinifolia* e o agg. *S. chamaecyparissus*. (Táboa 1).

1.2.As relación filoxenéticas en *Santolina* L.

Santolina inclúese na tribo Anthemideae Cass, unha das maiores na familia Compositae con 111 xéneros e aproximadamente 1800 especies. (Oberprieler et al, 2009), se ben as relacións filoxenéticas de *Santolina* na tribo presentan certas incertezas. Bremer & Humphries (1993), baseándose en caracteres morfolóxicos e fitoquímicos propoñen a inclusión do xénero na subtribo Achilleinae, xunto con *Anacyclus* L., *Chamaemelum* Mill., *Cladanthus* Cass., *Leucocyclus* Boiss., *Mecomischus* Benth. & Hook., *Otanthus* Hoffman. & Link, *Rhethinolepis* Coss. e *Achillea* L. Porén, esta circunscrición á subtribo Achilleinae non foi apoiada pola información filoxenética obtida da análise das secuencias do xen cloroplástico ndhF (Watson et al, 2000). Neste traballo suxírese como grupo irmán de *Santolina*, un clado que reúne os xéneros *Chamaemelum* e *Cladanthus*, e non apoia unha relación próxima con *Achillea*, que era o único dos outros xéneros da subtribo Achilleinae incluídos no estudo (Watson et al, 2000). Análises filoxenéticas posteriores, baseadas en secuencias de ADN nuclear ribosómico (nrDNA) e cloroplástico (Oberprieler & Vogt, 2000; Oberprieler, 2002; Guo et al, 2004) confirmaron a inconsistencia da subtribo Achilleinae proposta por Bremer e Humphries (1993). Oberprieler (2002) informalmente propón a división da subtribo Achilleinae en dous grupos, situando *Santolina* no grupo Achilleinae II, xunto cos xéneros *Chamaemelum*, *Cladanthus*, *Mecomischus* e *Rhethinolepis*. Finalmente, Oberprieler et al. (2007a) baseándose na

análise do ITS (Internal Transcribed Spacer) do nrDNA, propoñen unha nova clasificación na que o denominado como grupo Achilleinae II, é formalmente descrito como a subtribo Santolininae Willk.

As relacións entre *Santolina* e os outros xéneros de Santolininae aínda non foron completamente resoltas. Nas análises filoxenéticas de secuencias de ITS do nrDNA (Oberprieler. 2002; Oberprieler et al. ,2007a, 2007b), *Santolina* sitúase como grupo irmán de *Mecomischus* e *Rhethinolepis*, pero esta relación non foi apoiada polas filoxenias baseadas en secuencias do cpDNA (Oberprieler & Vogt, 2000; Oberprieler, 2002). A nivel morfolóxico, as cipselas cun pericarpo moi fino formado por grandes células mucilaxinosas ordenadas en fileiras lonxitudinais e sen presenza de sacos de resina ou condutos, sería o carácter común a todos os xéneros incluídos na subtribo Santolininae, e que os diferencian das outras subtribos das Anthemideae. Porén, a maioría das especies de *Santolina*, carecen destas células mucilaxinosas continuas e o pericarpo é máis groso e esclerenquimatoso (Oberprieler et al, 2007a).

1.3. A monofilia de *Santolina* L. e relacións infraxenéricas.

Unha das especies de *Santolina* que presenta as células mucilaxinosas nas cipselas, é *S. africana*, a cal precisamente en base a esta característica foi clasificada dentro do xénero *Ormenis* Cass.(Litandiere & Maire in Jahandiez, 1930). No estudo de *Chamaemelum* e os xéneros relacionados, Oberprieler (2002) conclúe que *S. africana* foi correctamente clasificada no xénero *Santolina*, con relación irmá con *S. rosmarinifolia* apoiada estatisticamente, pero o autor apunta a que unha revisión máis extensa é necesaria para confirmar este aspecto. Pero esta non é a única cuestión a resolver no estudo das relacións filoxenéticas en *Santolina*, que presenta dúas cuestións de interese. A primeira, investigar a monofilia de *Santolina*, en especial porque as dúas especies morfoloxicamente máis diverxentes, *S. elegans* e *S. viscosa*, non foron incluídas en ningún traballo previo. E a segunda, resolver a clasificación infraxenérica e as relacións nos dous complexos de especies considerados no xénero, os agregados *S. rosmarinifolia* e *S. chamaecyparissus* (Jordan &

Fourreau, 1869; Guinea, 1970; Guinea & Tutin, 1976; Greuter, 2008). Rivero Guerra & Laurin, 2012, abordaron un estudo cladístico de base morfolóxica dos taxones ibéricos do agregado *S. rosmarinifolia* L, nel apuntan que varios taxones recoñecidos son parafiléticos ou polifiléticos, se ben atopan evidencias de diferenciación en varios liñaxes que deben ser abordadas en maior profundidade.

A importante variabilidade fenotípica descrita en *Santolina*, especialmente no referente á morfoloxía foliar e das brácteas involucrais, complican o tratamento taxonómico. Os rangos de valores dos caracteres cuantitativos superpóñense entre os distintos taxones, e os cualitativos preséntanse en moitas ocasións mesturados nunha mesma poboación (p.ex: pilosidade en follas ou brácteas). (Guinea, 1970; López Udías et al., 1997; Rivero-Guerra, 2008a, 2011; Rivero-Guerra & Laurin, 2012; Carbajal et al, 2019). Os datos previos de análises moleculares xa contribuíron a apoiar a discriminación de dous taxones, *S. montiberica* e *S. vedranensis* (Carbajal et al, 2017), polo que un estudo completo con estas ferramentas pode apoiar novas propostas na clasificación.

No referente a variabilidade cromosómica, os estudos citolóxicos mostran que a poliploidía é frecuente no xénero (Marchii & D'Amato, 1973; Valdés Bermejo & Antúnez, 1981; Rivero-Guerra, 2008b, 2008c). Probabelmente relacionado coa variabilidade citotípica e con posibles eventos de aloploidización tense sinalado que os procesos de introgresión e hibridación son fenómenos frecuentes na diversificación do xénero (Rivero-Guerra 2008b, 2008c), pero esta hipótese non foi contrastada aínda con estudos de base molecular. Estas diferenzas no nivel de ploidía, en casos como a tetraploide *S. rosmarinifolia* da Serra de Arrábida (descrita como *S. rosmarinifolia* subsp. *arrabidensis*); os citotipos tetraploide e hexaploide de *S. villosa* (Giacó et al., in press; Datos propios); ou os diploides e tetraploides de *S. africana* (Datos propios), non se manifestan en grandes diferenzas morfolóxicas, polo que procesos de especiación no xénero poderían estar a pasar desapercibidos.

1.4. Patróns bioxeográficos no Mediterráneo occidental.

Os estudos bioxeográficos teñen como obxectivo descubrir onde, como e cales foron as presións evolutivas que xustifican a diversificación dun determinado grupo taxonómico (Avice, 2004; Lomolino & Heaney, 2004), e unha aproximación deste tipo ao xénero *Santolina* permitíranos comprender mellor as relacións filoxenéticas obtidas cos marcadores cloroplásticos e nucleares.

Santolina L. distribúese polo oeste e centro da bacía do Mediterráneo, sendo o conxunto desta bacía identificada coma un dos hotspots de diversidade mundial (Myers et al, 2000; Thompson, 2005). A complexa historia paleoclimática e paleoxeográfica descrita na área (Rosembaun, 2002; Van Dam, 2006; Jolivet et al., 2006; Zachos et al., 2008; Sissingh, 2008) está directamente vencellada a esa riqueza de especies.

As condicións climáticas actuais no Mediterráneo comezan a configurarse cando se produce a transición do clima subtropical dominante no Oligoceno (33 Ma) (Thompson, 2005; Jolivet et al, 2006), a través dun proceso de enfriamento global no Mioceno medio (14-10 Ma) (Van Dam, 2006). Neste mesmo período os procesos xeolóxicos de peche das conexións entre o Paratetis e o Océano indico e posteriormente a apertura total da bacía do Mediterráneo e separación do Océano Índico. (14-10 Ma) (Jolivet et al. 2006) inflúen na configuración climática da rexión. Posterior a este período, no Mioceno medio (9-8 Ma) rexístrase un forte proceso de aridificación na bacía (van Dam, 2006), que co peche dos estreitos que comunicaban o Mediterráneo co Atlántico levou á desecación de grande parte do Mediterráneo, dando lugar á denominada Crise Mesiniense (5.96-5-32 Myr) (Krijgsman., 2002). O clima mediterráneo, con forte seca estival e marcada estacionalidade, non se considera que se estableceu até o Plioceno (3 Ma) (Thompson,2005). Finalmente, os procesos cíclicos de glaciación no Pleistoceno (2,58 Ma-11.700 a) son os últimos eventos relevantes no clima do Mediterráneo e na configuración da súa flora. (Lambeck et al, 2002).

Este contexto de fortes presións na historia evolutiva e elevada riqueza de especies espertou o interese dos investigadores en

desentrañar a existencia de patróns filoxeográficos na flora do Mediterráneo, converténdose nun dos puntos quentes para a emerxente disciplina da filoxeografía (revisado en Nieto Feliner, 2014). Nieto Feliner (2014) na súa revisión fai unha síntese das múltiples hipóteses filoxeográficas para a diversificación dos distintos grupos de plantas na área, a dispersión por gradientes latitudinais ou lonxitudinais, as hipóteses de refuxios glaciais e conseguíntes radiacións (adaptativas ou non), os procesos de vicariancia ou eventos de dispersión a longa distancia.

Entre os traballos filoxeográficos no Mediterráneo, son varios os que abordan a diversificación da tribo Anthemideae, á que pertence *Santolina*. Oberprieler (2005) discute a filoxeografía de toda a tribo no Mediterráneo, e neste estudo sinala a orixe da subtribo Santolininae no N de África hai 14 Ma, e o de *Santolina* na mesma rexión hai aproximadamente 10 Ma. Posteriormente a este estudo, integráronse nas datacións filoxeográficas da familia Compositae novos rexistros fósiles que terían incidido nestas estimacións (Barreda et al, 2010). Así, mentres Oberprieler (2005) databa a partir dunha orixe da tribo Anthemideae hai 21 Ma, no estudo do xénero monotípico *Castrilanthemum*, que xa integra estes novos rexistros fósiles a orixe da tribo sitúase entre 42-27 Ma (Tomasello et al, 2015). Neste traballo inclúese *Santolina rosmarinifolia* como o único representante da subtribo Santolininae, e para o clado no que se agrupa con *Artemisia* a idade estimada é de 24-12,5 Ma. Independentemente da cronoloxía estimada para a orixe da tribo, os estudos filoxeográficos centrados en distintos grupos da tribo Anthemideae coinciden na importancia do proceso de aridificación hai 9 Ma no comezo da diversificación das liñaxes, e en moitos casos a maior taxa de segregación de especies se produciu dende hai 2 Ma, vinculados aos ciclos glaciares do Pleistoceno (*Anthemis*, Lo Presti et al, 2009, 2011; *Castrilanthemum*, Tomasello et al, 2014; *Leucanthemum*, Wagner et al., 2019; *Phalacrocarpum*, Criado et al., 2020).

Santolina presenta varios centros de distribución: Península Ibérica, onde no metade leste predominan poboacións do agregado *S. chamaecyparissus* e na metade-oeste poboacións do agregado *S. rosmarinifolia*; Norte de África con poboacións de *S. africana*

(morfoloxicamente próximas ao agregado *S. chamaecyparissus*) dende Tunisia a Marrocos, e membros do agregado *S. rosmarinifolia* en Marrocos; as illas Baleares, con poboacións de *S. vedranensis* no illote de Es Vedrà (próximo a Ibiza), e *S. magonica* en Mallorca e Menorca; o SE de Francia, onde están presentes *S. ericoides* e *S. decumbens* do agregado *S. chamaecyparissus*; a Península itálica, con catro especies do agregado *S. chamaecyparissus* con áreas de distribución relativamente restrinxidas; e por último as illas Tirrenas, Córsega e Sardeña, onde se distribúen respectivamente *S. corsica* e *S. insularis*.

O xénero caracterízase polo alto grado de endemicidade, con especies morfoloxicamente moi diverxentes e con poboacións moi restrinxidas (*S. elegans*., *S. viscosa*, *S. oblongifolia* e *S. pinnata*) e outras que supostamente se illaron nos límites de distribución dentro de complexos morfoloxicamente moi próximos (por ex. *S. melidensis*, *S. benthamiana*, *S. impressa*, *S. neapolitana*). Os hábitats que ocupan todas as especies son moi similares, sendo na maioría a transición entre pasteiros e matogueira e orla de bosque mediterráneo, mostrando unha elevada capacidade de adaptación con especies que medran en medios tan esixentes como os sistemas dunares, solos ultrabásicos ou dolomías.

1.5. A morfoloxía de *Santolina* L.

Santolina caracterízase polos seus capítulos discoideos sobre pedúnculos máis ou menos longos, o porte subarborescente e as follas de enteiras a pinnatisectas, en xeral máis ou menos lineares e en moitas das especies organizadas en fascículos. A aparencia xeral é bastante estábel no xénero, coa excepción de *S. elegans* na que as follas se dispoñen en caules moi curtos, practicamente reducidas a rosetas basais, e presentando crecemento vexetativo. No tratamento taxonómico do xénero, e principalmente na diferenciación dos grandes grupos, son relevantes os caracteres ligados á morfoloxía foliar, á forma das brácteas involucrais e a morfoloxía das cipselas. Outros caracteres como a disposición dos capítulos, con corimbos laxos no grupo de especies tirrenas e italianas, ou a maior ou menor pilosidade tamén contribúen á identificación dos distintos taxones.

1.5.1 Morfoloxía foliar

A morfoloxía foliar é chave en tódolos grupos de especies próximas considerados en *Santolina*. Só dúas especies teñen unha lámina de folla relativamente ampla, *S. elegans* e *S. oblongifolia*, mentres que as restantes teñen follas de lineares a cilíndricas, máis ou menos divididas. O tamaño das follas e dos segmentos permiten diferenciar as especies endémicas de Italia e das illas Tirrenas, o tamaño dos segmentos e disposición discrimina *S. africana* fronte *S. ascensionis* e só o tamaño destes entre *S. ericoides* e *S. benthamiana*. Finalmente, a forma e tamaño dos segmentos diferencian as especies ibéricas e do N de África do agregado *S. rosmarinifolia*.

As follas son a principal diferenza apuntada por Linneo (1753) entre as dúas especies que dan nome aos agregados principais de especies no xénero, neste caso é a disposición das pinnas en catro series en *S. chamaecyparissus* e as follas lineares enteiras en *S. rosmarinifolia*. Porén o propio Linneo vai engadindo información sobre as follas nas seguintes edicións de *Species Plantarum* (Linnaeus, 1763, 1764), recoñecendo xa na súa última diagnose a diferenza entre as follas dos caules fértiles e estériles (revisado en Rivero-Guerra, 2013). A variación intraindividual nas follas de *Santolina* é moi elevada e no referido a esta diferenza entre caules fértiles e estériles, ponse de manifesto nos distintos protólogos das especies dende moi cedo. O estado de desenvolvemento das follas xa se menciona na descrición de *S. pectinata* (Lagasca, 1816) na que o carácter diagnóstico se refire as follas máis novas (“junioribus”) e non para as xerais da planta. Unha diferenciación de follas xuvenís que tamén se observa no protólogo de *S. semidentata* (Hoffmansegg, 1834), e no que incidirían á súa vez Rodríguez-Oubiña e Ortiz (1993) na descrición de *S. rosmarinifolia* subsp. *melidensis*. Rivero-Guerra (2011b) no estudo da variación morfolóxica do agregado *S. rosmarinifolia*, analiza tamén a posición das follas diferenciando entre as basais dos caules, as das posicións inferiores, medias e superiores dos caules estériles e as fasciculares.

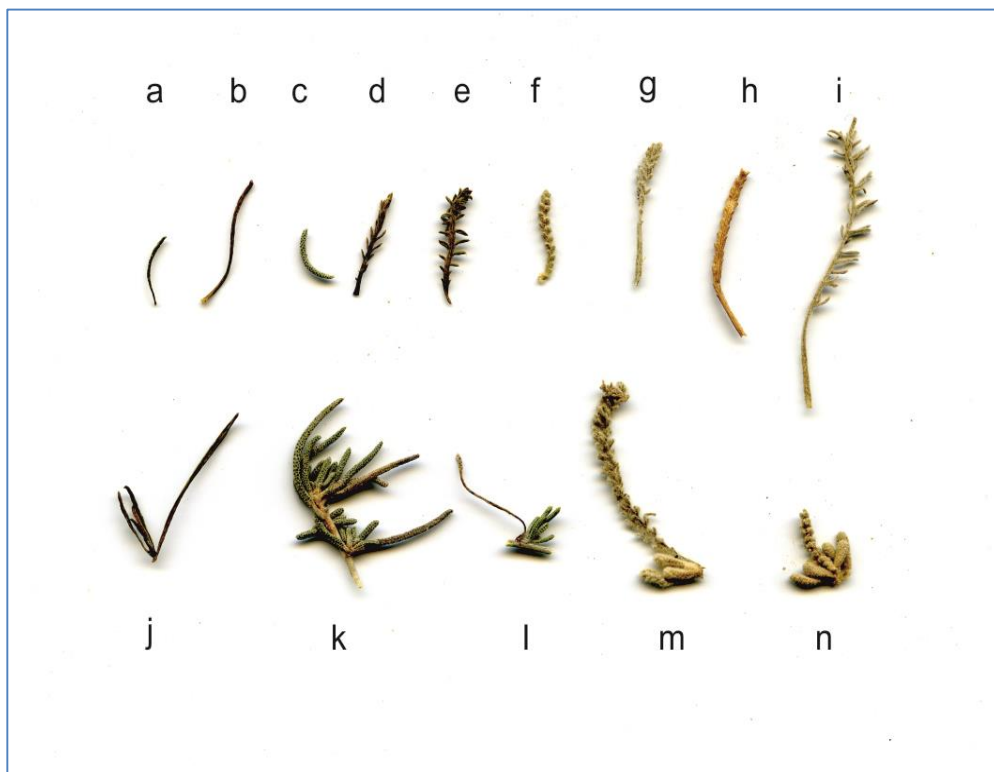
A variabilidade intraindividual debe ser considerada pois na análise das diferenzas entre as especies. En *Santolina* poden atoparse follas con segmentos totalmente adpresos e con aparencia de follas subenteiras;

segmentos fortemente imbricados que dan orixe a unha marxe tuberculada ou crenado-dentada, ou con aparencia de folla enteira, e follas pinnadas ben en dúas ou catro series en toda a superficie ou con pinnas ou dentes na metade superior. (Fig.2). Hoffmansegg (1834) é dos primeiros que se refire á forma dos tubérculos na descrición da *S. impressa*, indicando con tubérculos redondeados, -“areis rotundis impressa”-, un carácter diagnóstico para a especie recoñecido nas revisións morfolóxicas recentes do grupo (Rivero-Guerra, 2011b; Carbajal et al., 2019). Jordan et Fourreau (1869) tamén inclúen na maioría das descricións a forma dos segmentos foliares, ademais da súa disposición. Xa nas revisións máis recentes os rangos de tamaños se inclúen nas chaves dicotómicas como caracteres diagnóstico entre as especies. (Pignatti, 1982; Rivero-Guerra, 2011b, Carbajal et al, 2019). A forma dos segmentos é moi variábel, dende tubérculos circulares, ovados ou elípticos nas follas subenteiras; ovados con ápice redondeado, agudo ou obtuso nas follas crenado-dentadas; e triangular-lanceolados a lineares, con ápice redondeado, agudo ou obtuso nas follas pinnadas ou pectinadas.

A maior variabilidade obsérvase nas follas dos caules fértiles e nas externas dos fascículos dos caules estériles, denominadas follas axilantes en *Flora iberica* (Carbajal et al, 2019). Ámbolos tipos de follas son moi similares e caracterízanse polo seu desenvolvemento nun ciclo anual e senescencia ao final do mesmo.. As follas axilantes serían ás que máis claramente se lles podería aplicar a diferenciación proposta de follas biseriadas e cuatriseriadas para os agregados *S. rosmarinifolia* e *S. chamaecyparissus*, si ben no caso das biseriadas é preciso indicar que poden observarse máis de dúas series de tubérculos pero dispostas aos lados dun eixo central ben marcado (Fig.2). No caso das follas fasciculares, as que forman o fascículo, este carácter é máis variábel, xa que son moitas as especies en ámbolos dous agregados que presentan follas con segmentos fortemente adpresos, por exemplo en *S. villosa* e *S. africana* as follas fasciculares son subenteiras con follas cilíndricas e tomentosas e se diferencian das do agg. *S. rosmarinifolia* porque as deste grupo son menos pilosas e máis planas, pero non é evidente a diferenza na disposición en catro ou dúas series. (Fig.2 j,m,n).

Un carácter máis da morfoloxía das follas axilantes e das dos caules fértiles é se son pecioladas ou sésiles, sendo na maioría das especies curtamente pecioladas (< 4 mm), pero con pecíolos maiores nas especies de Francia e Italia.

Fig.2. Mostra da variabilidade foliar en *Santolina* L. a. Folla fascicular linear enteira *S. rosmarinifolia*. b. Folla axilante linear enteira *S. rosmarinifolia*. c. Folla fascicular subenteira *S. pectinata*. d. Folla axilante pectinada *S. pectinata*. e, Folla pinnada en 4-series *S. ericoides*. f. Folla tuberculada caule fértil *S. villosa*, g. Folla pinnada caule fértil *S. decumbens* marcadamente peciolada. h. Folla fascicular crenado-dentada *S. neapolitana*. i. Folla axilante pinnada *S. neapolitana*, j-l. Fascículos de follas en *S. rosmarinifolia*, *S. canescens* e *S. semidentata*. m-n, Fascículos de *S. villosa* e *S. africana*, coas follas axilantes de tuberculadas a pinnadas e as fasciculares subenteiras a tuberculadas.



1.5.2. *Brácteas involucrais*

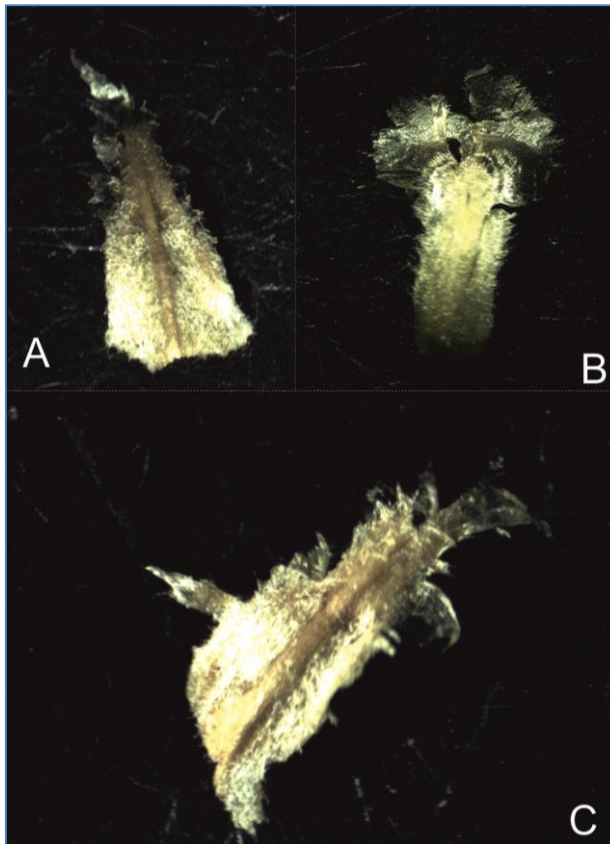
A morfoloxía das brácteas involucrais é outro dos caracteres que destaca nas descrições do xénero e cuxa variabilidade é preciso considerar para a revisión de *Santolina*. A presenza de marxe escariosa nas brácteas involucrais é característica na tribo Anthemideae, con moi poucos xéneros sen el (Oberprieler et al, 2007). En *Santolina* a marxe escariosa está sempre presente pero a súa extensión, disposición ao longo da bráctea e coloración é variábel (Fig. 3). A amplitude da marxe escariosa nas brácteas interiores, e se esta marxe é decorrente ou non, especialmente nas brácteas exteriores, son caracteres diagnóstico no agg *S. rosmarinifolia*. (Rivero-Guerra, 2011b; Carbajal et al, 2019).

Outro carácter das brácteas involucrais a considerar é a presenza de quilla, variando dende formas netamente carenadas a totalmente planas. A pilosidade e presenza de glándulas apoia nalgún caso a discriminación de taxones, por ex. *S. ericoides* con invólucros glabros a laxamente puberulentos, ou *S. decumbens* con brácteas pilosas só na marxe e quilla fronte a *S. villosa* con brácteas cubertas de tomento.

1.5.3. *Morfoloxía das cipselas*

A morfoloxía das cipselas reúne varios caracteres que permiten discriminar os xéneros na tribo Anthemideae. As cipselas cilíndricas con 4-5 costelas son consideradas plesiomórficas na tribo, mentres que algún grupo presenta as cipselas dorsiventralmente comprimidas e con dúas costelas aladas ben marcadas. (Oberprieler et al, 2009). Esta diferenciación podemos observala en *Santolina*, no que *S. elegans*, *S. africana*, *S. ascensionis*, *S. viscosa* e as especies do agg *S. rosmarinifolia* teñen cipselas cilíndricas con 4 costelas, e as especies do agg. *S. chamaecyparissus* presentan cipselas máis dorsiventralmente aplanadas con só dúas costelas ben marcadas e brevemente aladas.

Fig. 2. Brácteas involucrais mostrando os detalles das marxes escariosas e carácter aquillado. A. Bráctea externa con marxe escariosa no ápice e decorrente na metade superior. B. Bráctea interna con marxe escariosa ampla no ápice e decorrente na metade superior. C. Bráctea externa con marxe escariosa no ápice e lacerada nos laterais.

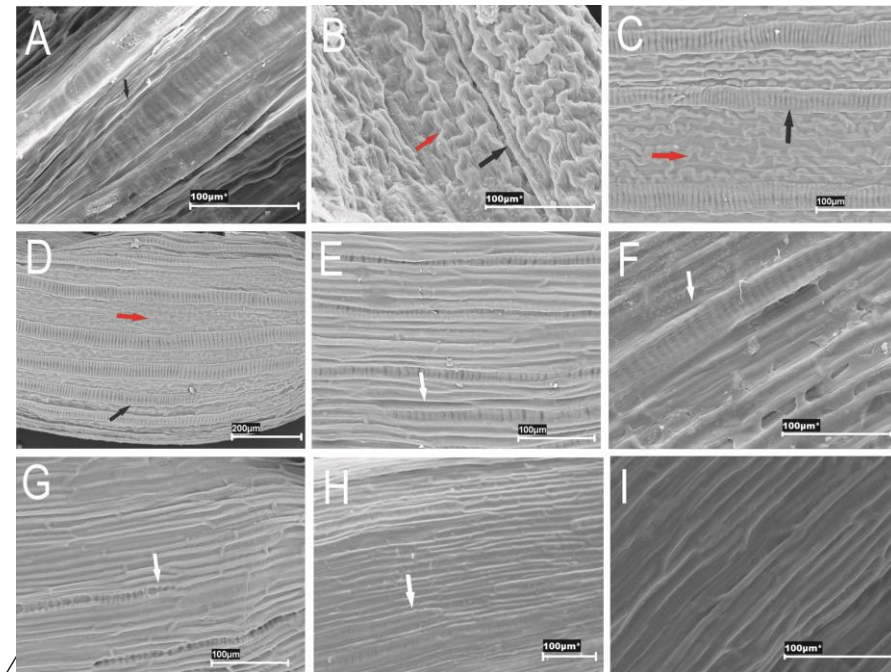


Como xa comentabamos, á hora de falar das sinapomorfías na subtribo Santolininae, a presenza de células mucilaxinosas nas cipselas diferencia tres grupos en *Santolina*: a) *S. africana*, *S. ascensionis*, *S. elegans* e *S. viscosa* con fileiras lonxitudinais continuas de células mucilaxinosas; b) as especies do agg. *S. rosmarinifolia* con células mucilaxinosas dispersas ao longo da superficie da cipsela; c) as especies do agg. *S. chamaecyparissus* con cipselas desprovistas destas células mucilaxinosas. (Fig. 4).

A presenza destas células podería supoñer unha vantaxe adaptativa nos climas áridos, nos que medran as especies de *Santolina* que presentan células uniformemente distribuídas pola cipsela, ao estar esta estrutura relacionada coa produción dunha cobertura que contribúe á retención de auga nas cipselas (Briquet, 1916, Kreitschiz & Vallés, 2007). A disposición alterna destas células, como a observada nas especies do agregado *S. rosmarinifolia*, (tanto do N. de África como da Península Ibérica), relacionouse coa perda de funcionalidade das mesmas (Kreitschiz & Vallés, 2007; Martin-Moreno, 2004).

O carácter plesiomórfico sería en *Santolina* a presenza de cipselas con células mucilaxinosas, que posteriormente perderon a funcionalidade nas especies do agg. *S. rosmarinifolia* e desapareceron por completo no agg. *S. chamaecyparissus*.

Fig.4. Superficie das cipselas. A. *S. viscosa*, B. *S. elegans*, C. *S. africana*, D. *S. ascensionis*, E. *S. pectinata*., F. *S. fruticosa*, G. *S. oblongifolia*. H. *S. semidentata*., I. *S. insularis*. A-D Especies con células mucilaxinosas continuas. E-H, especies do agg. *S. rosmarinifolia* con células mucilaxinosas descontinuas. I. Especie do agg. *S. chamaecyparissus* desprovistas de células mucilaxinosas. As frechas vermellas indican a superficie do mucílago, as frechas negras as células de mucílago continuas e as frechas brancas as células de mucílago descontinuas.



1.6. A morfoloxía foliar e o nicho climático en *Santolina L.*

Como víamos, a morfoloxía foliar reúne caracteres fundamentais na discriminación taxonómica en *Santolina* e as adaptacións das follas están directamente vencelladas co nicho ecolóxico das especies, e polo tanto cos procesos evolutivos no xénero. As mudanzas na morfoloxía foliar son reguladas por procesos xenéticos e fisiolóxicos complexos (Koenig et al, 2010), e considérase que a súa fixación nas liñaxes é rápida debido á importancia funcional destes órganos. (Givnish, 1979, Nicotra et al, 2011). Son moitos os estudos que teñen correlacionado a variabilidade na forma das follas cos gradientes de temperatura, humidade e xeográficos (Bragg et al, 2002; Schmerler et al., 2012; Desmond et al, 2020; Alcántara et al, 2021; Wang et al, 2021), e até recentemente esta relación asumíase como converxencia evolutiva por adaptación ás condicións climáticas e con pouco sinal filoxenético, porén os estudos de base molecular apoian que estas mudanzas na morfoloxía foliar teñen unha base filoxenética e por tanto son

informativos no estudo das relacións das liñaxes (Little et al, 2010; Hinojosa et al, 2011).

Un dos caracteres diagnóstico en *Santolina* é a presenza de lóbulos e dentes nas follas, así como o seu tamaño, e este carácter tense correlacionado coa temperatura e precipitación no estudo de patróns globais. (Traiser et al, 2005; Royer & Wilf, 2006; Beppe et al, 2011). Unha das especies caracterizada polo presenza de lóbulos ben diferenciados nas follas axilantes e dos caules fértiles é a *S. semidentata*. Esta especie é un bo modelo para estudar as relacións da morfoloxía foliar co nicho climático, e a diferenciación de nicho con respecto á *S. rosmarinifolia* que presenta follas subenteiras, de crenadas a lixeiramente dentadas. Outro carácter que diferencia estas especies é a pilosidade, sen embargo en *S. rosmarinifolia* téñense proposto dúas subespecies *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana*, pilosa, e *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia*, glabra (Rivero-Guerra, 2011b). Na descrición da subsp. *castellana*, Rivero-Guerra indica que son frecuentes as poboacións mixtas das dúas subespecies e tamén destas con *S. semidentata*. Considerando a pouca diferenciación morfolóxica, no tratamento de *Flora iberica* non se recoñece a subespecie *castellana*, integrando a variabilidade na pilosidade en *S. rosmarinifolia* (Carbajal et al, 2019).

A diferenciación de nicho e especiación no agregado *S. rosmarinifolia* podería responder a un patrón bioxeográfico de radiación non adaptativa na Península ibérica nos ciclos glaciares, dando orixe a varios endemismos de área xeográfica restrinxida. Porén no momento actual poderíamos estar ante unha fase de expansión do rango de especies que estiveron illadas no pasado, e que coma no caso de *S. semidentata* e *S. rosmarinifolia* están a solapar os seus rangos de distribución.

Santolina semidentata, está incluída no Anexo II da Directiva Hábitat, polo que valorar se estes procesos de introgresión se están a producir e cales son as causas que os favorecen é de interese para a súa conservación. Endemismo do NW peninsular, distribúese polo sur da Cordilleira Cantábrica, dende Courel até a Montaña Palentina, Pena Trevinca, marxes do río Sil na provincia de Ourense, nas montañas suroccidentais leonesas, as montañas sanabresas e as marxes do Douro

na provincia de Zamora e as áreas serpentínicas de Trás os Montes en Portugal. Medra en pasteiros pioneiros, sobre solos pouco desenvolvidos, como hábitat secundario coloniza noiros de estradas e camiños. Ten poboacións en solos silíceos e ácidos, poren nos seus límites de distribución obsérvase unha preferencia polos substratos básicos e ultrabásicos.

A variabilidade na morfoloxía foliar intraespecífica é elevada, coas follas cos lóbulos maiores nas poboacións da Cordilleira Cantábrica e unha transición cara as sanabrenses e leonesas, o que podería estar respondendo a un proceso de introgresión con *S. rosmarinifolia*. Hai que indicar que a observación deste carácter morfolóxico depende moito do período de desenvolvemento, así obsérvanse follas con lóbulos moito maiores no establecemento das plántulas que en calquera fase do desenvolvemento adulto. Tamén se observa un maior desenvolvemento dos lóbulos das follas nas fases de crecemento temperán, a partir de febreiro até xuño, e no caso das axilantes dos caules estériles son deciduas e non se observan en gran parte do ano (observ. persoal). Estes mecanismos de cambio na morfoloxía foliar, tanto en relación coas especies próximas como ao longo do ciclo vital, poden vincularse coa mellor eficiencia das follas para realizar os procesos fundamentais para a planta (fotosíntese e transpiración), en concreto a dentición e lobulación das follas foi correlacionado negativamente coa temperatura (Traiser et al, 2005; Royer & Wilf, 2006). A variación intraindividual en ambas as subespecies de *S. rosmarinifolia* resposta a un patrón similar, con pequenos dentes marcados nas fases de plántula e nas follas xuvenís, pero sen chegar a ter lóbulos ben definidos.

Este grupo de especies é un bo modelo para investigar como o clima inflúe na morfoloxía foliar e polo tanto na diferenciación das especies. Abórdase unha análise, a partir de material de herbario, da relación dos cambios na morfoloxía con variábeis climáticas e xeográficas, e integramos a información obtida en modelos de distribución das especies (SDM, nas súas siglas inglesas) co obxectivo de apoiar a diferenciación dos taxones e explorar cales poden ser as relacións das mesmas no futuro.

Obxectivos xerais

Os obxectivos desta tese na que se presenta un estudo do xénero *Santolina* baseado en marcadores moleculares nucleares (ETS, - External Transcribed Spacers-, e ITS, -Internal Transcribed Spacers) e cloroplásticos (intron *trnL* e os espaciadores interxénicos *trnT-trnL*, *trnL-F* e *psbA-trnH*), e na revisión dos caracteres morfolóxicos, son especificamente:

- Discutir as relacións filoxenéticas na subtribo Santolininae e a posición de *Santolina* na mesma.
- Testar a monofilia do xénero *Santolina*, especialmente no referido ás especies morfoloxicamente máis diverxentes: *Santolina elegans* e *Santolina viscosa*.
- Analizar a clasificación infraxenérica nos agregados *S. rosmarinifolia* e *S. chamaecyparissus*
- Avaliar a importancia da ploidización e procesos de introgresión no xénero.
- Analizar a diversificación temporal e espacial no xénero, e a súa relación cos procesos bioxeográficos no Mediterráneo occidental.
- Avaliar a relación da morfoloxía en *Santolina* co nicho ambiental das especies, empregando como modelo *S. semidentata* e os caracteres da morfoloxía foliar.
- Presentar unha chave dicotómica para o xénero, novas propostas nomenclaturais e descrición das especies recoñecidas.

2. MATERIAL E MÉTODOS.

2.1. Análises filoxenéticas e niveis de ploidía.

2.1.1. *Material vexetal*

Realizouse unha mostraxe para recoller plantas dos distintos taxones recoñecidos, así como da variabilidade morfolóxica coñecida en *Santolina*, co que ao menos un exemplar por especie e área xeográfica foi incluída (Material Suplementario. Anexo.1). En xeral, na nomenclatura seguimos a proposta de Greuter (2008), incorporando a recente identificación das *S. chamaecyparissus* do S e Centro da península Ibérica como *S. villosa* (Giacó et al, 2021) e os taxones recoñecidos no tratamento de *Flora iberica* (Carballal et al., 2019). As poboacións de *S. pectinata* do Norte de África, foron consideradas como *S. pectinata* subsp. *subclausa*.

A mostra tamén inclúe a maioría das especies recoñecidas na subtribo Santolininae Wilk., coa excepción de *Mecomischnus pedunculatus* (Coss & Durieu) Oberpr. & Greuter, *Cladanthus flahaultii* (Emb.) Oberpr. & Vogt e *Cladanthus eriolepis* (Coss. ex Maire) Oberpr. & Vogt. Os espécimes foron obtidos dende mostraxes de campo desecados en xel de sílice, e nalgúns casos dende material dos herbarios MA; SEV; VAL e B. (Material Suplementario. Anexo 1).

Lepidophorum repandum (L.) DC. foi seleccionado como o grupo externo xa que é a especie situada como grupo irmán de todos os restantes membros da subtribo Santolininae na filoxenia baseada en secuencias de ITS (Oberprieler, 2007a). Incluíronse tamén outras catro especies representantes de diferentes subtribos de Anthemideae: *Aaronshonia pubescens* (Desf.) Bremer & Humphries, *Cota tinctoria* J. Gay, *Argyranthemum frutescens* (L) Sch.Bip e *Achillea maritima* L.

2.1.2. *Niveis de ploidía*

O nivel de ploidía das poboacións analizadas son inferidos principalmente da ampla bibliografía existente, mais tamén a partir de datos propios. Realizáronse recontos cromosómicos para as

2. MATERIAL E MÉTODOS

plantas de *S. villosa* empregadas e por outra banda realizáronse estimas do nivel de ploidía mediante citometría de fluxo para as poboacións do N. de África e do S. de Francia.

Para as tincións cortáronse os ápices das raíces dende sementes xerminadas, estas raíces foron lavadas en auga destilada e embebidas en 2 MM 9-hidroxiquinoleína durante 3 horas, seguido por un aclarado en auga destilada e un paso de fixación de 24 horas nunha disolución preparada no momento 3:1 96 % etanol- ácido acético glacial, por último realizouse un lavado en 70 % de etanol co obxectivo de eliminar os restos de ácido acético glacial e dous lavados en auga destiladas de 5 minutos. As raíces foron situadas nun porta tinxidas cunha pinga de orceína e esmagadas suavemente, e observadas en microscopio óptico co obxectivo de 100X.

A análise de mostras mediante citometría de fluxo foi realizada en colaboración co Centre for Functional Ecology - Science for People & the Planet” (CFE) do Departamento de Ciéncias da Vida da Universidade de Coimbra. Para usar como valores de referencia do tamaño de ADN enviáronse mostras da poboación de *S. villosa* que tiñamos verificado como tetraploide, de *S. melidensis* da que só existen recontos diploides e de *S. ageratifolia* que é hexaploide (Rivero-Guerra, 2008a, 2009).

2.1.3. *Extracción de ADN, amplificación e secuenciación.*

O ADN foi extraído usando o método CTAB (Doyle & Doyle, 1987), con modificacións menores. En xeral, pesáronse mostras de 20-30 mg de follas secas, e 100 mg de follas frescas para algunhas plantas cultivadas. No caso do material antigo de *Mecomischus halimifolius* (Munby) Hochr. a extracción de ADN realizouse a partir das flores liguladas. O ADN total foi comprobado en xeles de Agarosa ao 1 % para analizar a cantidade e calidade do ADN extraído. Foron amplificados e secuenciados os marcadores: ETS (External Transcribed Spacer) e ITS (Internal

Transcribed Spacer) do ADN nuclear ribosómico e catro marcadores non codificantes do ADN cloroplástico, intron trnL, e espaciadores interxénicos trnL-F, trnT-L e psbA-trnH.

As reaccións en cadea da polimerasa (PCR) realizáronse empregando o PCR Ready-To-Go PCR beads (GE Healthcare) en un termociclador Thermo Electron PXE. As condicións para a realización das PCR foron un ciclo inicial de desnaturalización a 94 °C durante 3 min., seguido por 35 ciclos con 94 ° C para desnaturalización durante 1 min., variando entre 46-53 ° C de aliñamento durante 1 min. e 71° C de extensión durante 1 min. 20 s. Os primers empregados foron: ETS1F e 18S-2L (Linder et al., 2000) para a rexión ETS; ITS 1 e ITS 4 (White et al., 1990) para a rexión ITS; a, b, c, d, e, f (Taberlet et al., 1991) para a rexión trnT-trnF; e primers trnH e psbA (Hamilton, 1999) para o espaciador interxénico trnH-psbA. Un primer interno foi deseñado para completar as lecturas do marcador ETS, ETS760 (5'-CAAACACCACTCATGCACCT- 3'). Os produtos de PCR foron purificados empregando un kit comercial de columnas E.Z.N.A Cycle Pure Kit (Omega, Biotek).

Descartouse a secuenciación directa do ITS, debido a que se obtiveron lecturas nas que se superpoñen distintas copias deste marcador, e que como se comentou na metodoloxía xeral implica a imposibilidade de recoñecer as secuencias reais. Co obxectivo de comprobar os polimorfismos intraindividuais, realizouse a clonación dos ITS dun individuo por especie. A clonación realizouse co kit TOPO TA Cloning (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) seguindo o protocolo dos fabricantes. As PCRs realizáronse para 10 colonias de cada unha das mostras, seguindo o mesmo protocolo indicado para os outros marcadores.

A secuenciación foi realizada nun servizo externo, o Servizo de secuenciación do Centro de Investigacións Biolóxicas (Madrid, España, <https://www.sequgen.es>), usando procedementos optimizados para secuencias ricas en GC (para os marcadores nucleares) e en AT(para os marcadores cloroplásticos).

2.1.4. Análises bayesianos e de parsimonia.

O aliñamento das secuencias de ADN foi realizado co algoritmo CLUSTALW implementado no software Bioedit 7.0.5.2 (Hall, 1999) e axustado manualmente. Unha rexión ambigua no aliñamento do marcador trnT-L pola presenza dunha cadea poli-A, foi excluída de todas as análises. A inserción de gaps nas secuencias foi necesario para o aliñamento das secuencias, para optimizar a colocación destas insercións-delacións seguíronse as recomendacións de Kelchner (2000) para rexións do cloroplástico non codificantes.

Os marcadores cloroplásticos e nucleares foron analizados por separado. Despois de comprobar a congruencia entre os resultados optouse por realizar unha matriz combinada con todas as secuencias do cloroplástico, e dada a incongruencia evidente dos resultados obtidos con ETS as análises foron mantidas por separado.

As análises de Parsimonia realizáronse empregando PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) por separado para a matriz de ETS e a combinada dos catro marcadores cloroplásticos. Realizáronse análises cos gaps nas secuencias tratados como datos perdidos ou codificados como caracteres binarios usando p método gap simple coding de Simmons & Ochoterena (2000), implementado no software Gapcoder (Young & Healy, 2003). As buscas heurísticas executáronse coa adición de 1000 réplicas ao azar (random stepwise), coas opcións TBR branch swapping (Tree Bisection-Reconnection) e Multrees. Os caracteres foron considerados como igualmente pesados e non ordenados e as ramas colapsábanse se a lonxitude mínima era cero. O cladograma de consenso co apoio relativo obtívose correndo 100 réplicas de bootstrap (BP), cada unha delas con adición de 1000 réplicas ao azar stepwise, igualmente pesadas e coas opcións TBR branch swapping.

de ETS e cloroplástico por separado. Aplicouse un modelo mixto para proceso de substitución, e os datos foron divididos en secuencias e datos binarios dos gaps. Os gaps foron tratados como caracteres discretos. Os modelos evolutivos foron elixidos empregando o Akaike Information Criterion (AIC) implementado en MrModeltest (Nylander, 2004). O modelo seleccionado foi o General Reversible Time para todos os marcadores. Con este modelo corréronse catro carreiras, cunha cadea fría e tres quentes en cada unha delas, con 1.000.000 de xeracións e mostreáronse as árbores cada 100 xeracións. Con este número de réplicas conseguíronse valores do log-Likelihood que se consideran nun equilibrio estábel, é dicir unhas desviacións estándar medias por debaixo do 0,01. (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Os primeiros 2500 árbores (25 %) de cada unha das carreiras foron descartados como burn-in e obtívose a árbore de consenso 50% Majority Rule, co apoio dos clados recollidos como as Probabilidades posteriores (PP).

A matriz das secuencias dos clons de ITS obtidos foi analizada co programa Splitstree v.4.14.4 (Huson & Bryant, 2006) e baseándose nas distancias obtívose a rede NeighbourNet dos ribotipos.

2.2. Análise bioxeográfica e da diverxencia temporal

2.2.1. *Matrices de datos*

Para a estima da diverxencia temporal empregamos inicialmente os marcadores de ADN cloroplástico. Dende que a estima de diverxencia temporal require dunha topoloxía totalmente resolta, a matriz orixinal reduciuse aos haplotipos identificados co software TCS (Clement et al., 2000) co obxectivo de minimizar as politomías. A matriz ampliouse con secuencias do Genbank incluíndo mostras de todas as subtribos de Anthemideae do hemisferio Norte, e dende unha a tres mostras das restantes tribos da familia Compositae. As secuencias seleccionáronse mediante

2. MATERIAL E MÉTODOS

unha procura BLAST para xenomas cloroplásticos completos dos grupos de interese, e cando estes non estaban dispoñíbeis nalgún dos grupos mediante procuras BLAST para cada un dos marcadores (Matriz dispoñible no Material suplementario, Anexo 2). Para a estima co marcador de ADN nuclear ribosómico, o External Transcribed Spacer, realizouse unha aproximación diferente, xa que ao ser un marcador menos empregado nas filoxenias, para algún dos grupos chave na datación (por exemplo, *Artemisia*) só se encontraban secuencias parciais.

Dúas matrices adicionais foron construídas para a estima da diverxencia en Anthemideae, para a matriz concatenada de ADN cloroplástico e para o ETS, nestas reduciuse a un representante de cada un dos taxones por área xeográfica, atendendo as topoloxías obtidas nas árbores de consenso das análises de parsimonia e bayesianas presentadas no apartado anterior. Os novos aliñamentos realizáronse no portal CIPRES v3.3 (Miller et al. 2010) co software MAFFT (Multiple Alignment using Fast Fourier Transform) (Kato et al, 2002) e foron revisados manualmente. (Matrices dispoñibles no Material Suplementario, Anexo 3).

Para a estima das áreas xeográficas ancestrais reducíronse as matrices de Anthemideae a unha selección de mostras de *Santolina* e mantendo *Rhadinolepis* como grupo externo.

2.2.2. Estima da diverxencia temporal

As árbores para a estima da diverxencia temporal foron inferidas cunha aproximación Bayesiana, empregando o programa *BEAST (Bouckaert et al, 2019). Os arquivos BEAST.xml foron xerados empregando BEAUTi, version 2.5 (Bouckaert et al, 2019). As análises dos marcadores cloroplásticos e nucleares foron mantidos por separado, debido as importantes incongruencias topolóxicas. A matriz concatenada dos marcadores cloroplásticos mantívose coma unha única partición, a información dos gaps foi descartada polas dificultades de interpretación nos novos aliñamentos. Os modelos de selección para as novas matrices foron testados co Akaike Information Criterion (AIC) implementado no

software jModel-Test 2.0 (Darriba et al, 2012), resultando o TVM+ G o mellor modelo para a matriz do cloroplástico e o GTR + G para a matriz de ETS.

Para a matriz de cpDNA que incluía representantes de toda a familia Compositae, seleccionáronse catro puntos de calibración seguindo os priors empregados na inferencia do xénero *Castrilanthemum* (Tomasello et al, 2015). Nesta calibración e en comparación coa realizada por Oberprieler (2005) destaca poder empregar os novos rexistros fósiles descubertos para a familia (Barreda et al, 2010) que sitúan a orixe da familia no Eoceno temperán (50 Ma). Así, para aplicar a *prior* de distribución lognormal (offset= 47.5 Ma, SD = 1) proposto para as Barnadesoideae, datamos o clado formado polos xéneros *Barnadesia* e *Chuquiraga* con respecto ás restantes compostas. A segunda calibración, a *prior* con distribución normal (Mean= 31.0 Ma, SD =3.1) a aplicamos ao ancestro común entre *Cichorium*, *Lactuca* e *Youngia* (Cichorieae), *Cacosmia* (Liabeae) e *Gymnanthemum* (Vernonieae). O terceiro punto cunha *prior* normalmente distribuída (mean = 30 Ma, SD =3) para as Heliantheae s.l no clado agrupando *Eriophyllum* (Madieae), *Tagetes* e *Flaveria* (Tageteae). E o cuarto punto, cunha distribución log normal (offset =23.03 Ma, SD =1) para o clado reunindo *Artemisia* e *Chrysanthemum*, xa que se basea na datación do rexistro de fósil de pole tipo-Artemisia. (máis detalles da selección das priors en Tomasello et al., 2015).

Para a selección do modelo de reloxo molecular comparamos as opcións de reloxo estrito e non correlacionado cos dous tipos de distribución, exponencial e lognormal para as taxas de evolución, así como cos modelos de especiación Birth & Death e de Yule. Nesta análise comparativa correuse unha carreira de cadeas Markov-Monte Carlo (MCMC), con 10 millóns de cadeas, para obter a estima de máxima verisimilitude (MLE, Maximum Likelihood Estimation). O modelo que mellor se axustou aos datos, foi o reloxo molecular non correlacionado exponencial, cun modelo de especiación de Yule. (MLE -7575,19, Táboa 2).

2. MATERIAL E MÉTODOS

Co modelo seleccionado corréronse cinco carreiras MCMC independentes, os resultados foron comprobados co programa Tracer v.1.7.2 (<https://github.com/beast-dev/tracer/>; Rambaut et al., 2018) para ver a converxencia dos parámetros (ESS > 200).

Os arquivos de árbores de catro das carreiras foron combinados co programa LogCombiner v.2.6.6, cun filtrado do 25 % das primeiras árbores de cada carreira como pre-burnin. A árbore de clados de máxima credibilidade obtívose co programa Treeannotator v.2.6.6 cun límite de probabilidade posterior de 0,5. Finalmente as árbores foron visualizadas e exportadas co software FigTree v.1.4.4. (<https://github.com/rambaut/figtree/>).

Táboa 2. Resultado da estima do Maximum likelihood cos distintos modelos de reloxo molecular e de especiación

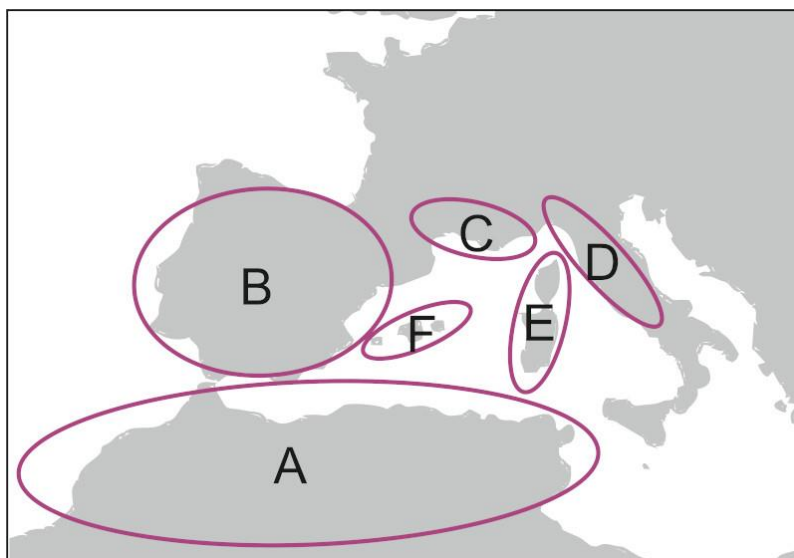
Modelo	Modelo	Estima Maximum Likelihood (Ln)
Reloxo Molecular	Birth-Death	-7683,81
	Yule	-7677,38
Strict Clock	Birth-Death	7601,45
	Yule	-7608,08
Relaxed Log Normal	Birth-Death	-7590,67
	Yule	-7575,19

Coas matrices de datos para as Anthemideae seguiu o mesmo modelo e calibreuse en dous puntos a partir das estimas realizadas cos datos do cloroplástico. Así no ancestro común das Anthemideae aplicouse unha prior de distribución normal (Ma=37, SD = 3) e na diverxencia entre *Artemisia* e *Chrysanthemum* a prior de distribución logNormal (offset = 23.03 Ma, SD = 1) baseada no fósil de pole de tipo-*Artemisia* (Tomasello et al, 2015).

2.2.3. Reconstrucción das áreas ancestrais

Consideramos seis áreas na distribución de *Santolina*. (Fig 5) baseadas no illamento xeográfico, os procesos paleoxeográficos e a distribución das especies. A maioría das especies son endémicas dalgunha das áreas xeográficas delimitadas, unicamente *S. ericoides* presenta poboacións na Península Ibérica (B) que teñen continuidade no S de Francia (C), e *S. canescens* que está presente na Península ibérica (B) e Norte de África (A).

Fig 5. Áreas consideradas na inferencia bioxeográfica.



Para a inferencia da historia bioxeográfica empregamos o paquete BioGeoBears R integrado no software RASP 4.2 (Yu et al., 2020). Realizamos inicialmente un test para seleccionar o modelo máis axeitado para os datos e a necesidade de contemplar constricións. Con este obxectivo o Modeltest, incluído no paquete BioGeoBears R, correuse con 4 modelos: M1 sen ningún tipo de constrición; M2, constrinxíuse non permitindo áreas separadas por máis de dúas áreas ou unha área máis un estreito mariño e sen constrición na taxa de dispersión; M3, sen constrición nas áreas permitidas como ancestrais e con constricións nas taxas de dispersión entre áreas constante ao longo do tempo; e M4, con

2. MATERIAL E MÉTODOS

constricións entre as áreas permitidas como ancestrais igual que en M2 e tamén constrinxida a taxa de dispersión entre áreas cunha taxa constante ao longo do tempo.

A taxa de dispersión empregada foi 1 entre áreas adxacentes, 0,5 entre áreas separadas por unha área intermedia ou un estreito, 0,1 para áreas separadas por máis de dúas áreas, ou unha área máis un estreito, e 0,01 para áreas con maior illamento que as descritas.

As constricións contempladas só tiñan efecto no modelo bayesiano de LAGRANGE DEC (Dispersal Extinction Cladogenesis), sendo os mellores modelos neste caso o M1 e M3. En global, o mellor modelo para os datos foi o DEC+ J, que incorpora ao modelo DEC o efecto fundador no proceso de especiación (Táboa 3).

Táboa 3. Resultados do Modeltest para a selección do modelo en RASP 4.0

Modelo	ML(Ln)	AICc
DIVALIKE	-55,79	115,9
DIVALIKE+ J	-45,36	98
BAYESAREA	-83,21	170,8
BAYESAREA+J	-46,6	99,3
DEC	-64,5	132,5
DEC+J	-44,63	97,8

As reconstrucións realizáronse sobre 20.000 árbores xeradas co software BEAST en dúas carreiras MCMC independentes cos parámetros descritos para a estima de diverxencia temporal. Os datos de partida foron as matrices de *Santolina* (dispoñibles no Anexo 3), e a calibración realizouse con priores de distribución Normal baseada na idade obtida nas estimas de diverxencia temporal.

2.2.4. Análise da rede de haplotipos



Dadas as baixas resolucións das árbores orixinais, realizamos tamén unha inferencia das relacións entre os haplotipos do ADN

cloroplástico observados en *Santolina*, empregando un método estatístico de parsimonia para a estima da xenealoxía de xens, implementado no programa TCS v.1.2.1. (Clement & al., 2000). Este método reconstrúe as relacións entre haplotipos como unha rede, o que permite inferir segundo a posición na rede a ancestralidade dos haplotipos, resultando de especial interese para a resolución das relacións en complexos de especies próximas coma os observados en *Santolina*. Os haplotipos foron agrupados cun 99% de nivel de significancia.

2.3. Estudo morfolóxico e morfoloxía foliar en *S. semidentata*

2.3.1. Plantas e caracteres estudados

O traballo de estudo morfolóxico xeral realizouse sobre material dos herbarios B, BCN, FI, MA, MG, MPU, SALA, SANT, SEV e VAL. As medidas dos caules fértiles inclúen o capítulo. As medidas dos capítulos foron tomadas coas flores desenvolvidas, ao igual que o carácter de se o involucro é umbilicado ou non. Nos caules vexetativos, as follas reúnen en fascículos, cando as follas son heteromorfas atópase unha folla de maior tamaño no exterior, á que denominamos folla axilante, e fasciculares ás menores reunidas no fascículo.

Para o estudo de detalle da morfoloxía foliar seleccionáronse pregos das especies *S. rosmarinifolia* e *S. semidentata* dos herbarios B, MA, MG, SALA, SANT, SEV e VAL. Seleccionamos para o estudo as follas dos caules estériles, axilantes e fasciculares, descartouse empregar as follas dos caules fértiles por ser menos abundantes nos pregos. Os pregos de interese foron os de datas entre Maio e Xullo, por considerar que a morfoloxía era estábel neste período, mentres que no período primaveral había un gran desenvolvemento das follas e no final do verán estas follas estaban murchas ou ausentes. A posición das follas tamén debe ser considerada para procurar a maior homoloxía dos datos, seleccionando as follas situadas na parte media do caule estéril, xa que o tamaño das follas axilantes é decrecente dende a base até o ápice. (Fig. 6). A medida das follas fasciculares realizouse sobre a

2. MATERIAL E MÉTODOS

maior no mesmo fascículo que a folla axilante. Seleccionáronse 65 pregos, 33 de *S. semidentata* e 32 de *S. rosmarinifolia* (21 deles da subsp. *rosmarinifolia* e 11 da subsp. *castellana*) que representan os rangos de distribución das especies. (Fig. 7, Detalles no Anexo 4).

Nos pregos seleccionados medíronse tres follas de cada tipo, obténdose 7 medidas nas follas axilantes, incluíndo unha derivada (a relación entre a área e a lonxitude) como indicadora da forma, e 5 medidas nas follas fasciculares (Táboa 4.). As medidas de anchura tomáronse no punto máis ancho. Todas as medidas foron realizadas co software ImageJ sobre imaxes escaneadas cunha referencia para a calibración. As medidas de Área e Perímetro realizáronse sobre a proxección do plano da imaxe.

Fig.6. Caule estéril dun exemplar de *S. semidentata*. A indica a folla axilante e B as follas fasciculares. A posición media do caule é onde se seleccionaron as follas a medir.

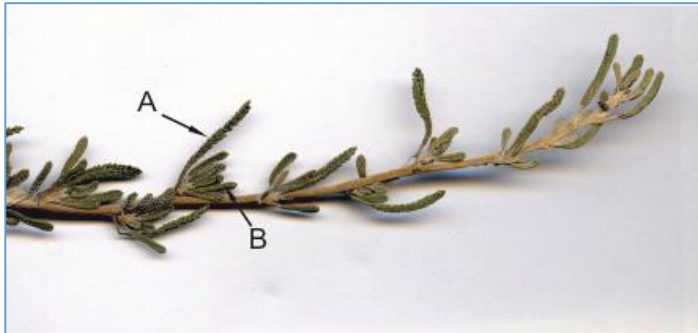


Fig. 7. Mapa de distribución das mostras. *S. semidentata* círculos verdes, *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia* etiquetas amarelas e *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana* etiquetas moradas



Táboa 4. Caracteres morfolóxicos das follas medidos.

LLA	Lonxitude das follas axilantes
WLA	Anchura das follas axilantes
PLA	Perímetro das follas axilantes
ALA	Area das follas axilantes
ALA/LLA	Relación da área e lonxitude follas axilantes
ALoA	Area dos lóbulos das follas axilantes
PLoA	Perímetro dos lóbulos das follas axilantes
LLF	Lonxitude das follas fasciculares
WLF	Anchura das follas fasciculares
PLF	Perímetro das follas fasciculares
ALF	Area das follas fasciculares
ALoF	Area dos lóbulos das follas fasciculares

2.3.2. Análise estatística

Realizamos unha análise de compoñentes principais (PCA) cos 18 caracteres morfolóxicos co paquete Stats 4.1.1 en R v 4.1.1 (R Core Team, 2020) para agrupar as variábeis e ver cales eran as máis informativas por compoñente e para as especies analizadas. A vantaxe de realizar unha análise PCA é que permite traballar con variábeis moi correlacionadas como as agardadas na morfoloxía foliar. As medidas foron transformadas a logarítmicas para evitar sesgos pola diferenza das escalas.

Cos 5 caracteres seleccionados pola análise de compoñentes principais, - ALoA, PLoA, WLF, LLF e ALoF-, realizamos unha avaliación da relación coas variábeis climáticas e a altitude. Os datos para 19 variábeis climáticas (Hijmans et al, 2005) e altitude para as localidades dos pregos foron obtidas co paquete “raster” (Hijmans & van Eten, 2012) en R v 4.1.1 (R Core Team, 2020). Unha análise de redundancia, implementado no paquete “vegan” (Oksanen et al., 2017) en R v 4.1.1 (R Core Team, 2020) foi a escollida para avaliar a relación das matrices dos 5 caracteres máis informativos coa matriz de variábeis climáticas e de altitude. Para isto realizouse unha análise iterativa que eliminaba as variábeis correlacionadas e seleccionaba as máis informativas por eixe. Para as variábeis ambientais seleccionadas realizouse un test ANOVA para ver se a correlación detectada era significativa estatisticamente.

Finalmente, realizamos unha análise de correlación de Pearson co paquete ‘stats’ en R v 4.1.1 (R Core Team, 2020) para ver cal era a relación entre as variábeis morfolóxicas e climáticas seleccionadas.

2.3.3. Modelización de nicho ambiental

A modelización da distribución das especies realizouse co paquete BIOMOD 2 (Thuiller et al, 2016) en R (R Core Team, 2020). Empregáronse catro modelos para cada especie (Generalized linear model (GLM), Generalized boosting model

(GBM), Random forest (RF) e Maximum entropy (Maxent)), para os que se correron catro validacións e catro réplicas de 2000 pseudoausencias por modelo. GLM e GBM empregan métodos estatísticos de regresión baseados nas presencias e ausencias, mentres que RF e MAXENT son métodos de ‘machine learning’. Os datos dividíronse en dous grupos, co 80 % dos datos para a calibración e o 20 % para a avaliación. (Guisan & Zimmerman, 2000). Os modelos avaliáronse con análises estatísticas de limiar independente, empregando os valores TSS (True Skill Statistics) e a curva ROC (Receiver Operating Characteristic), e os que tiñan valores maiores que 0,7 foron aceptados, xa que isto indica que as predicións son máis realistas do que resultaría do azar.

As localidades para a distribución actual de cada especie corresponden con datos de observacións propias e dos materiais de herbario revisados.

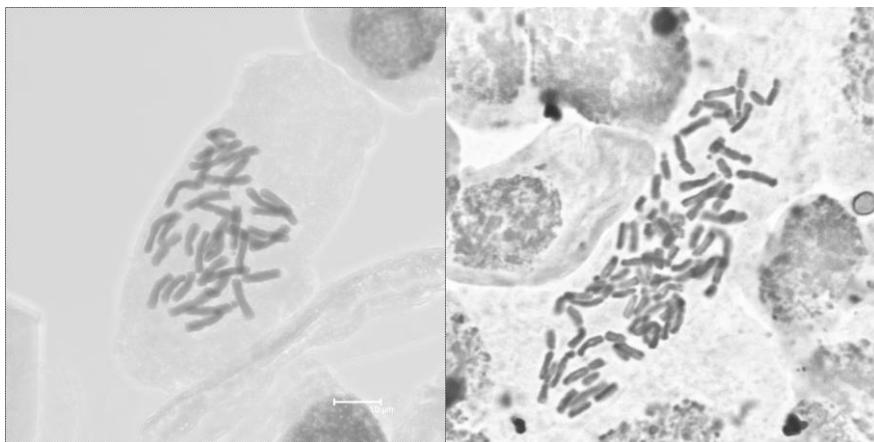
3. RESULTADOS

3.1. Análises filoxenéticas e niveis de ploidía.

3.1.1. Niveis de ploidía.

Os niveis de ploidía dos espécimes estudados resúmese por especie na Táboa 5. Nos recontos directos de cromosomas de *S. villosa* confírmase como tetraploides ($4n=36$) as poboacións do C. da Península, mentres que as poboacións do S. da Península son hexaploides ($6n=54$) Tamén confirmado. O hexaploide do S. da Península tamén foi confirmado por Giacó et al.(en prensa) (referencia en Ferrer-Gallego et al., 2021).Fig. 8. A poboación para a que se realizou reconto de *S. ericoides* é diploide. ($2n=18$).

Os resultados de citometría de fluxo nas especies enviadas como referencia mostran un tamaño de xenoma de 13,02 picogramos na diploide ($2n=18$) *S. semidentata*, 20,95-21,34 picogramos na tetraploide *S. villosa* e 29,36 na hexaploide *S. ageratifolia*. Coas referencias destes tamaños infírese que: as poboacións de Marrocos de *S. africana* e *S. fruticosa* son tetraploides con tamaños de xenoma 24,96 e 24,65; a poboación de *S. rosmarinifolia* da Serra de Arrábida confírmase que é tetraploide; as poboacións de *S. africana* de Tunisia, *S. pectinata* subsp. *subclausa* e *S. rosmarinifolia* var. *fruticosa* e *S. canescens* do N de Marrocos son diploides con tamaños de xenoma de 12,71, 14,22-14,31, e 14,80-15,22; e as poboacións de S de Francia de *S. decumbens* son diploides con tamaños de xenoma de 12,84-13,65.

Fig. 8. Citotipos tetraploides e hexaploides observados en *S. villosa*.

3.1.2. Variabilidade nos marcadores

O número de caracteres informativos, o tamaño de cada un dos marcadores e das matrices obtidas presentase na Táboa 6. Rexións ambiguas no aliñamento ligadas a cadeas poli-A nos marcadores *trnT-L* e *psbA-trnH* foron descartadas na análise.

Táboa 6. Número de bases dos marcadores e caracteres informativos na análise de parsimonia.

Datos	Combinada	<i>trnL</i>	<i>trnL-trnF</i>	<i>trnT-trnL</i>	<i>trnH-psbA</i>	<i>ETS</i>
Total	1820	445	401	531	443	1190
caracteres informativos	130	16	21	54	39	276

Os xéneros incluídos na subtribo Santolininae resultaron monofiléticos, con apoio moderado a alto no ETS (BP 77, PP 0,81) (Fig. 9), mentres que nos marcadores cloroplásticos coa análise bayesiana a subtribo mostra un forte soporte (PP 0,99) e coas análises de parsimonia o apoio estatístico é baixo (BP >50) (Fig.10).

O xénero *Santolina* resultou monofilético con elevados valores de soporte (ETS: BP 86, PP 1.00; cpDNA BP 72, PP 0.99). As relacións

entre *Santolina* e os outros xéneros foi pobremente resolta e resultou en incongruencias entre os marcadores nucleares e cloroplásticos. As secuencias de ETS de *Cladanthus arabicus* (L.) Cass. e *Mecomischnus halimifolius* non conseguiron amplificarse polo que unha comparación completa entre os dous tipos de marcadores non pode ser abordada. As relacións de *Santolina* cos restantes membros de Santolininae foi resolta de maneira diferente nos dous conxuntos de datos.

Na filoxenia baseada no nrDNA ETS, *Rhethinolepis* foi o grupo irmán de *Santolina* (BP 66, PP 0,99). Os dous representantes de *Chamaemelum*, *C. nobile* (L.) All e *Ch. fuscatum* (Brot). Vasc. agrúpanse o clado máis próximo a *Rhethinolepis* e *Santolina* cun soporte relativamente baixo (BP 54, PP 0,96), e *Cladanthus*, representado por *C. mixtus* (L.) Oberprieler & Vogt e *C. arabicus* Cass. resultan o grupo basal nas Santolininae. (Fig. 9).

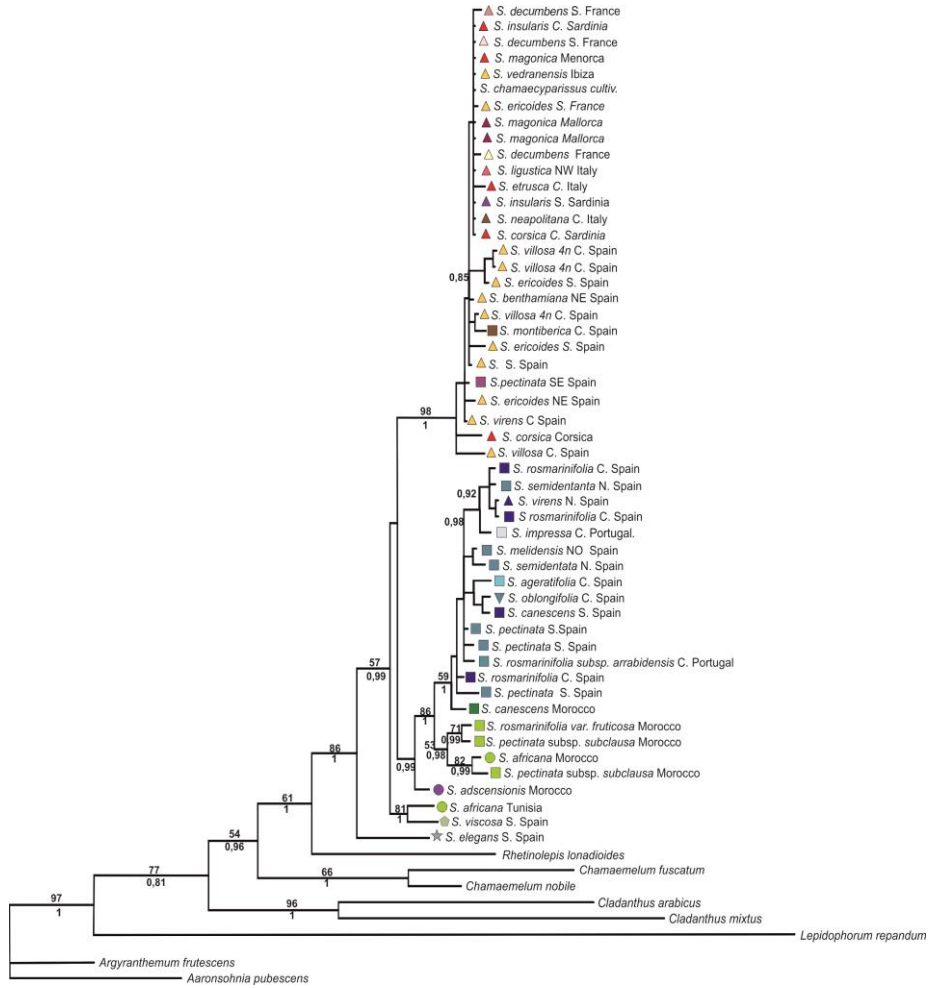
En contraste, na filoxenia baseada en marcadores cloroplásticos *Santolina* é o grupo irmán dun clado, que está subdividido en dous cladros, un formado por *Mecomischnus* e *Rhethinolepis* (BP 100, PP 1.00) e o outro que agrupa dúas especies de *Cladanthus* (*C. scariosus* e *C. arabicus*; BP >50, PP 1.00). A outra especie de *Cladanthus* incluída na análise, *C. mixtus*, sitúase como irmá do clado que reúne *Santolina*, *Mecomischnus*, *Rhethinolepis*, e as outras dúas especies de *Cladanthus* (BP 84, PP 1.00). Neste filoxenia son as especies de *Chamaemelum*, *C. nobile* e *C. fuscatum*, as que resultan basais na subtribo Santolininae. (BP < 50; PP 0.99).

3. RESULTADOS

Táboa 5. Niveis de ploidía inferidos dende a bibliografía e datos propios

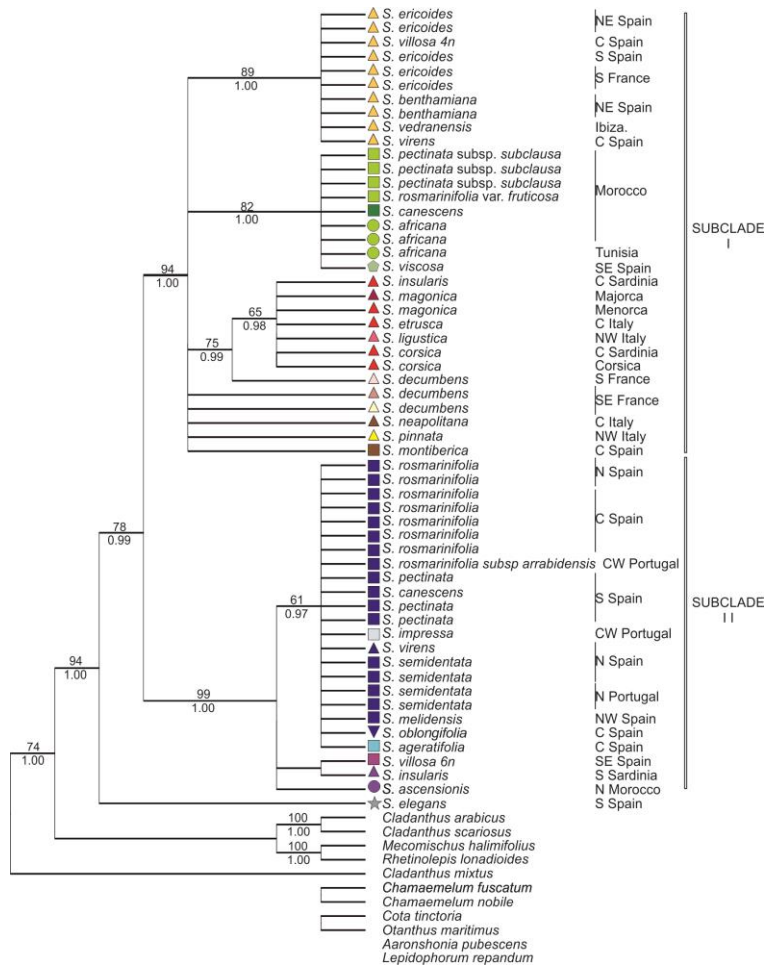
Especie	Nivel Ploidía	Fonte de datos
<i>S. africana</i> .	2n (Tunisia) 4n (Marrocos)	Citometría de fluxo
<i>S. ageratifolia</i>	6n	Rivero-Guerra (2008b)
<i>S. ascensionis</i>	-	-
<i>S. benthamiana</i>	-	-
<i>S. canescens</i>	2n	Rivero-Guerra & Laurin (2012) / Citometría de Fluxo
<i>S. corsica</i>	4n	Marchi et al. (1979)
<i>S. decumbens</i>	2n	Citometría de Fluxo
<i>S. elegans</i>	2n	Díaz de la Guardia (1995)
<i>S. etrusca</i>	2n	Marchi & D'Amato (1973)
<i>S. ericoides</i>	2n	Reconto propio
<i>S. impressa</i>		Rivero-Guerra (2010b)
<i>S. insularis</i>	6n	Marchi & D'Amato (1973)
<i>S. ligustica</i>	2n	Arrigoni (1977)
<i>S. magonica</i>	2n	Cardona & Contandriopoulos (1983)
<i>S. melidensis</i>	2n	Rivero-Guerra (2009)
<i>S. montiberica</i>	4n	Rivero-Guerra (2008a)
<i>S. neapolitana</i>	2n	Marchi & D'Amato (1973)
<i>S. oblongifolia</i>	2n	Valdés Bermejo et al. (1981)
<i>S. pectinata</i>	2n	Rivero-Guerra (2008a)
<i>S. pectinata</i> subsp. <i>subclausa</i>	2n	Citometría de fluxo
<i>S. pinnata</i> Viv	2n	Marchi & D'Amato (1973)
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	2n	Valdés Bermejo et al. (1981)
<i>S. rosmarinifolia</i> var. <i>fruticosa</i>	4n	Citometría de fluxo
<i>S. semidentata</i>	2n	Valdés Bermejo et al. (1981)
<i>S. vedranensis</i>	-	-
<i>S. villosa</i> l	4n (C P. ibérica) 6n (S P. ibérica)	Reconto propio / Valdés Bermejo et al. (1981) Reconto propio
<i>S. viscosa</i>	2n	Valdés Bermejo et al. (1981)
<i>S. virens</i>		

Fig. 9. Árbore de consenso da análise Bayesiana coas secuencias do ETS. Valores de Bootstrap (obtidos na análise de parsimonia) sobre o 50 % móstranse sobre as pólas e Probabilidades posteriores baixo as pólas. Símbolos e cores correspóndense co mapa na figura 14.



3. RESULTADOS

Fig. 10. Árbore de consenso 50 % Majority Rule das 18 árbores máis parsimoniosas obtidas coa análise de Parsimonia do marcadores cloroplásticos combinados. Os valores de Bootstrap maiores de 50 % móstranse sobre as pólas e as Probabilidades posteriores da inferencia Bayesiana baixo as pólas. Símbolos e cores correspóndense co mapa na figura 14.



3.1.3. *Relacións interespecíficas en Santolina*

Dentro do clado de *Santolina*, *S. elegans* é irmán dun clado con todas as restantes especies do xénero en ambas filoxenias, con elevados valores de soporte (ETS, BP 86 PP 1.00, cpDNA, BP 94 PP 1.00). (Fig. 9 e Fig.10). Nas restantes especies preséntanse incongruencias evidentes entre as filoxenias obtidas dende os marcadores nucleares e cloroplásticos.

Na filoxenia baseada en ADN cloroplástico, obtéñense dous subclados principais, aos que denominamos subclado 1 e subclado 2 (Fig. 10). O subclado 1 (BP 59 PP 0.99) resólvese con unha politomía na árbore de consenso que incluíu á maioría de especies pertencentes ao agregado *S. chamaecyparissus*, a *S. africana*, *S. viscosa* e *S. pectinata* subsp. *subclausa*. Aínda que non completamente resolto, a árbore resultante mostra tres liñaxes con elevado apoio estatístico. O primeiro inclúe *S. africana*, *S. viscosa* e *S. pectinata*. A segunda inclúe *S. benthamiana*, varios exemplares de *S. ericoides*, mostras das poboacións tetraploide de *S. villosa* do C da Península ibérica, *S. vedranensis* e un terminal de *S. virens*. do C da península Ibérica. Na terceira liñaxe a poboación do leste dos Pirineos de *S. decumbens*. é o grupo irmán dun clado que inclúe a maioría das especies italianas, e das illas Baleares e Tirrenas (*S. ligustica*, *S. etrusca*, *S. corsica*, *S. magonica* e un dos espécimes de *S. insularis*. A especie *S. pinnata*, *S. neapolitana*., *S. decumbens* da Provenza e *S. montiberica* colapsan na politomía basal deste clado.

O subclado 2 (BP 54, PP 1,00) tampouco foi totalmente resolto, obténdose unha politomía na que *S. ascensionis* e un grupo que inclúe a *S. villosa* hexaploide do S da Península ibérica e *S. insularis* (tamén hexaploide) do S de Sardeña, sitúase como irmán dun clado que agrupa as especies do agregado *S. rosmarinifolia* (*S. rosmarinifolia*, *S. pectinata* subsp. *pectinata*, *S. semidentata*, *S. impressa*, *S. oblongifolia* e un terminal de *S. virens* (BP 63, PP 0,97).

Por outra banda, na filoxenia baseada en ADN nuclear ribosómico os dous principais subclados (1 e 2) forman unha politomía con subclado III que agrupa *S. viscosa* e un terminal de *S. africana* de Tunisia (BP 83, PP 1.00) (Fig. 9). Na análise bayesiana no lugar de formando unha politomía, neste terceiro clado recupérase como irmán

dos dous subclados principais, pero con pouco apoio estatístico (BP < 50, PP 0,96), polo que esta relación debe considerarse non resolta. Outra incongruencia evidente coa filoxenia dos marcadores cloroplásticos é a posición do clado no que se sitúa a maioría dos espécimes do N de África (o outro terminal de *S. africana*, os espécimes de *S. pectinata* subsp. *subclausa* e *S. rosmarinifolia* var. *fruticosa* Maire) que pasa de estar no subclado 1 ao subclado 2 con un apoio forte (BP 87, PP 0,98) polo que a súa relación irmá con estes marcadores é co agregado *S. rosmarinifolia*. Dentro dos subclados 1 e 2, a filoxenia de ETS presenta unha menor resolución que a do cloroplástico e tamén con un menor apoio estatístico para os grupos obtidos.

3.1.4. Variabilidade nos clons dos ITS

A rexión ITS (Internal Transcribed Spacer) do ADN nuclear ribosómico mostra un elevado polimorfismo intraindividual nos exemplares estudados. A árbore de parsimonia mostra unha politomía no cal os ribotipos das diferentes especies se mesturan, e os grupos obtidos non teñen apoio estatístico. Con estes resultados, descartouse a ampliación do tamaño de mostra para este marcador.

O gráfico de NeighbourNet obtido mostraba a división entre os dous principais subclados de *Santolina*, cun patrón reticulado onde se poden recoñecer grupos congruentes coa filoxenia dos ETS (Material suplementario. Fig. S1). Tan só se detectan dúas incongruencias relevantes con respecto á filoxenia de ETS: os ribotipos de *S. ascensionis* compartidos con *S. insularis* do S de Sardeña, e que están máis relacionados ao grupo principal do agregado *S. chamaecyparissus*.

3.2. Análise bioxeográfica e de diverxencia temporal

3.2.1 *Estima da diverxencia temporal en Santolina*

As árbores obtidas coas matrices dos marcadores cloroplásticos son consistentes para *Santolina* cos obtidos nas análises filoxenéticas con Máxima Parsimonia e Bayesiana presentadas anteriormente. (Fig 11 e 12).

Os resultados para a matriz incluíndo os representantes de toda a familia Compositae cos datos do cloroplástico mostraron unha orixe da tribo Anthemideae no Oligoceno, hai 31 Ma (rango 36-24 Ma ao 95 % HPD Interval), e situaba a diferenciación de *Santolina* no Mioceno medio-tardío (Era Tortonense) hai 11 Ma (rango 18-6,8 Ma, 95 % HPD interval. (Material suplementario, FigS2).

A aplicación desta estima para datar a orixe das Anthemideae nas matrices de ADN cloroplástico e nuclear acrescentadas con mostras da tribo ofrece unhas estimas lixeiramente diferentes pero cos rangos de confianza solapándose. (Táboa 7).

Estas análises sitúan a orixe da subtribo Santolininae entre 18-20 Ma no Mioceno temperán e axustan a diversificación de *Santolina* en 8,7 Ma para os datos de cloroplástico e en 6,8 Ma coa matriz de ADN nuclear ribosómico.

Táboa 7. Distribucións posteriores da estima de idade para as matrices de Anthemideae. O * sinala nos subclados de *Santolina* nos que se agrupan con cada marcador as poboacións e especies do N. de África

NODO	Descrición	Distribución posterior. cpDNA		Distribución posterior nrDNA	
		Mean	95% HPD	Mean	95% HPD
A	Clado Tribo Anthemideae	31.51	36-26	28.91	33-24
B	Subtribo Santolininae	18.5	24.6- 12.7	20.6	26-15
C	Clado <i>Santolina</i>	9	12.7- 5.3	6.5	10-3.5
D	Subclado 1 <i>Santolina</i>	6.03*	9.1-3.4	3.39	5.6-1.8
E	Subclado 2 <i>Santolina</i>	4.36	7.47- 1.8	4.15*	6.3- 2.25

Os denominados Subclados 1 e 2 diverxen dun ancestro común hai 8 Ma ou 5 Ma (cpDNA e ETS), en plena crise Mesiniense e no período posterior. As relacións das especies e poboacións do Norte de África (recuperadas no Subclado 1 co cpDNA, e Subclado 2 co ETS) inciden en cal dos subclados é máis antigo con cada tipo de marcador. Deste xeito, para a árbore do cpDNA, para o Subclado 1 (formado polas especies de N de África e a maioría das especies do agregado *S. chamaecyparissus*) estímase unha orixe hai 6 Ma, e para o Subclado 2 (que inclúe as especies do agregado *S. rosmarinifolia*, xunto aos hexaploides *S. villosa* do S. da Península ibérica e *S. insularis* do S. de Sardeña) estímase que comezou a diversificar hai 4,36 Ma.

Pola contra, co ETS o Subclado 2 (que inclúe as especies do agregado *S. rosmarinifolia* e as especies do Norte de África, e tamén *S. viscosa*) é o que comeza antes a diversificarse, hai uns 4 Ma; mentres que o Subclado 1 (coas especies do agregado *S. chamaecyparissus* e *S. montiberica*) estímase que diversificou hai 3,5 Ma.

En ámbolos dous marcadores as poboacións de N de África mostran diversificación hai arredor de 4 Ma, nun período de illamento posterior á reapertura do estreito de Xibraltar (5,33 Ma). Aínda que no caso do ADN nuclear, o clado que reúne *S. africana*, *S. subclausa* e *S. fruticosa*

ten un ancestro común coas especies do agregado *S. rosmarinifolia* ibéricas fai 2,3 Ma. Segundo ambas estimas os demais grupos principais diversificaron principalmente durante o Pleistoceno, dende os 2,5 Ma até 0,5 Ma.

3.2.2. *Reconstrución áreas ancestrais.*

A inferencia bayesiana realizouse co modelo de Lagrange Dispersal-Extinction-Cladogenesis incorporando o efecto fundador (DEC+J) cun valor de $-\ln 45.36$ e AIC de 97,5. Os resultados neste modelo non variaron coas construcións para as áreas de dispersión ou para a probabilidade de dispersión ao longo do tempo. A acumulación de especies de áreas disxuntas compartindo clados (p.ex., *S. neapolitana* e *S. montiberica*) demostra unha alta transferibilidade dos xenotipos entre áreas, motivo polo que probabelmente o establecemento de construcións implique forzar demasiado o modelo para resolver as áreas ancestrais.

As incongruencias entre os marcadores cloroplásticos e nucleares, que ten como causa máis probábel a hibridación e a posterior captura cloroplástica (como indicabamos na análise das relacións filoxenéticas) teñen tamén efecto na inferencia da área ancestral para a orixe de *Santolina*. Para os datos do cpDNA (Fig.13) a análise mostra que o ancestro común de *Santolina* estaría na Península ibérica (B 83,8 %), aínda que tamén mostra a posibilidade dunha área ancestral combinando N de África e Península ibérica. (AB 11 %). A incerteza é maior no caso dos datos do ETS (Fig. 13) que recuperan a mesma probabilidade para unha orixe na Península ibérica (B 48,2 %) ou na área conxunta AB (45,3 %).

análise recupera unha dispersión de B a AB e unha posterior diferenciación por vicarianza entre A e B datada hai arredor de 6 Ma, próximo á reapertura do estreito de Xibraltar (5,33 Ma).

Para o Subclado 1, os datos do cloroplástico manteñen a Península ibérica como área ancestral (nodo 61, B 72.45%), e por dispersión e vicarianza darían lugar a dous grupos (nodo 52, B 72). Un clado con ancestro común para os haplotipos do N de África, do agg *S. chamaecyparissus* da Península ibérica, *S. vedranensis* de Es Vedrà (Ibiza), a tetraploide *S. montiberica* e as especies italianas *S. neapolitana* e *S. pinnata*; e o segundo clado, con *S. decumbens* do S. de Francia e as restantes especies italianas, das illas tirrénicas e Baleares. (nodo 60, C 71,64 %). Cos datos do ETS, o Subclado 1 tamén diverxería na Península ibérica (B 97,55 %) inferindo un proceso de dispersión ao S de Francia, que resulta a área ancestral para as especies italianas e insulares, coa excepción de *S. corsica* (nodo 50, C 57.81 % D 24,37 %).

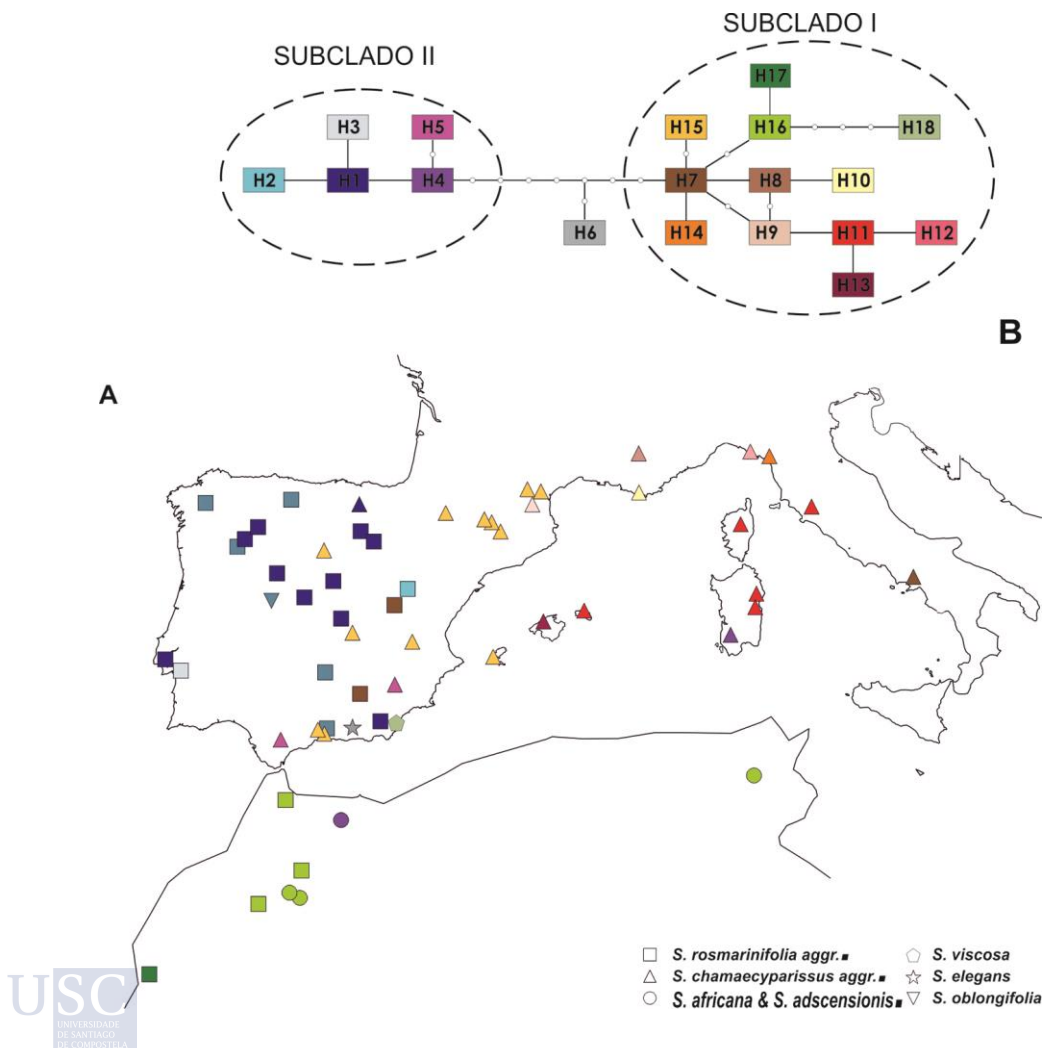
Nos dous conxuntos de datos obtéñense procesos de vicarianza entre a Península ibérica (B) e Italia (D), (cpDNA, nodo 52: *S. montiberica* e *S. neapolitana*; ETS, nodo 50: *S. montiberica* e *S. corsica*), que implican a especies tetraploides. A xenealoxía podería responder á recuperación de polimorfismos ancestrais nestas especies poliploides que se mantiveron polas copias múltiples que se manteñen no proceso de ploidización (Alvárez & Wendel, 2003).

A área ancestral para a orixe do Subclado 2 é a máis controvertida entre os dous conxuntos de datos. A incongruencia entre os dous marcadores na ubicación das especies e poboacións do N. de Africa implica que cos marcadores do cloroplástico a orixe situaríase na Península ibérica (nodo 72, B 89,5 %), e pola contra co ETS a orixe máis probábel sería o N de África, a Península ibérica ou a rexión conxunta AB (nodo 72: A 51,60 B 24,52 AB 23,88). Como consecuencia, os resultados para ETS mostran unha orixe das especies ibéricas do agregado *S. rosmarinifolia* por vicarianza despois dun proceso de dispersión e posterior diferenciación dende o N de África (nodo 69, A 90 %).

3. RESULTADOS

Os resultados do cloroplástico agrupan no subclado 2 as poboacións hexaploides de *S. villosa* e *S. insularis* do S de Sardeña xunto con *S. ascensionis*. Neste clado o modelo explica a diversificación do xénero con dous procesos de vicarianza, primeiro entre Península ibérica e N. de África, e posteriormente de N. de África a Sardeña. Como comentabamos anteriormente, a captura cloroplástica tras un proceso de alopoloidización é o máis probábel para explicar esta distribución.

Fig.14. Network dos haplotipos obtida co programa TCS e mapa de distribución dos mesmos.



Táboa 8. Haplotipos observados nos espécimes secuenciados.

Haplotipo	Especie	Distribución	Número cromosómico
H1	<i>S.canecens</i>	S P. ibérica	2n
	<i>S. melidensis</i>	C Galicia	2n
	<i>S.pectinata</i>	S-C P. ibérica	2n
	<i>S.rosmarinifolia</i>	C P. ibérica	2n, 4n
	<i>S.semidentata</i>	NO P. ibérica	2n
	<i>S.virens</i>	Val do Ebro	2n
H2	<i>S. impressa</i>	Estremadura Port.	2n
H3	<i>S.ageratifolia</i>	Serra Albarracín, Te	6n
H4	<i>S.ascensionis</i>	NE Marrocos	?
	<i>S.insularis</i>	S Sardenña	6n
H5	<i>S.villosa</i>	S P. ibérica	6n
H6	<i>S.elegans</i>	S P. ibérica	2n
H7	<i>S.montiberica</i>	Sistema Ibérico	4n
	<i>S.neapolitana</i>	Campania	2n
H8	<i>S.decumbens</i>	E. Pirineos	2n
		Francia	
H9	<i>S.decumbens</i>	Provenza	2n
H10	<i>S.decumbens</i>	Provenza	2n
H11	<i>S.corsica</i>	Córsega	4n
	<i>S.etrusca</i>	C Italia	2n
	<i>S.insularis</i>	C Sardenña	6n
	<i>S.ligustica</i>	E Liguria	2n
	<i>S.magonica</i>	Menorca	2n
H12	<i>S. magonica</i>	Mallorca	2n
H13	<i>S.pinnata</i>	Alpes Apunos	2n
H14	<i>S.benthamiana</i>	E. Pirineos España	2n
	<i>S.ericoides</i>	E P. ibérica	2n
	<i>S.vedranensis</i>	Illote Es Vedrà (Ibiza)	2n
	<i>S.villosa</i>	C. P. ibérica	4n
	<i>S.virens</i>	Val do Douro	2n
H15	<i>S. africana</i>	N Marrocos	4n
	<i>S.africana</i>	Tunisia	2n
	<i>S.subclausa</i>	N Marrocos	2n
H16	<i>S.fruticosa</i>	SO Marrocos	4n
H17	<i>S.viscosa</i>	S. P. ibérica	2n

3.2.3. Rede de haplotipos.

A análise estatística de parsimonia da matriz dos catro marcadores cloroplásticos de *Santolina* concatenados produce unha única rede resolta, que inclúe 17 haplotipos. (Fig. 14., Táboa 8). Obsérvanse dous grupos principais de haplotipos, separados por varios pasos de mutacións, que coinciden cos subclados 1 e 2 descritos no estudo filoxenético. O Haplotipo H6, observado en *S. elegans*, sitúase nunha posición intermedia entre os dous grupos principais. En xeral, a distribución dos haplotipos na rede é congruente cun patrón xeográfico

O haplotipo H1 é dos máis representados ao observarse nos espécimes do agregado *S. rosmarinifolia* na Península ibérica, excepto *S. impressa* e *S. ageratifolia* que presentaron os haplotipos en posición derivada H2 e H3. Este haplotipo conéctase coa rede cun dos haplotipos que non atende ao patrón xeográfico o H4, presente nunha das poboacións da hexaploide *S. insularis* (endemismo de Sardeña) e en *S. ascensionis* (endemismo de Marrocos, con nivel de ploidía non coñecido). Destaca que un haplotipo derivado deste, o H5, foi o observado na poboación hexaploide de *S. villosa* (distribuída polo S da Península ibérica).

O H7 tampouco encaixa nun patrón de distribución xeográfica, observouse no terminal do tetraploide *S. montiberica*, endemismo das montañas do Sistema Ibérico, e en *S. neapolitana*, endemismo da Península sorrentina. Este haplotipo sitúase como ancestral dos haplotipos amplamente representados H11, H14 e H15. O H11 reúne as poboacións insulares e do centro de Italia, o H14 mostras do E e S da Península ibérica de especies do agregado *S. chamaecyparissus* e *S. vedranensis* (endemismo do illote de Es Vedrà), e o H15 nos espécimes do N de África, incluíndo mostras do agregado *S. rosmarinifolia* e *S. africana*. Os haplotipos H8 e H9, correspondentes a dúas poboacións de *S. decumbens*, sitúanse nunha situación intermedia entre o H7 (*S. montiberica* e *S. neapolitana*) e o H11 (especies italianas, das illas tirrénicas e Baleares)

Finalmente, o haplotipo H17, foi exclusivo de *S. viscosa* o cal é endémico do SE da Península ibérica.

3.3. A morfoloxía foliar e Nicho climático en *Santolina*

3.3.1. Variabilidade da morfoloxía foliar.

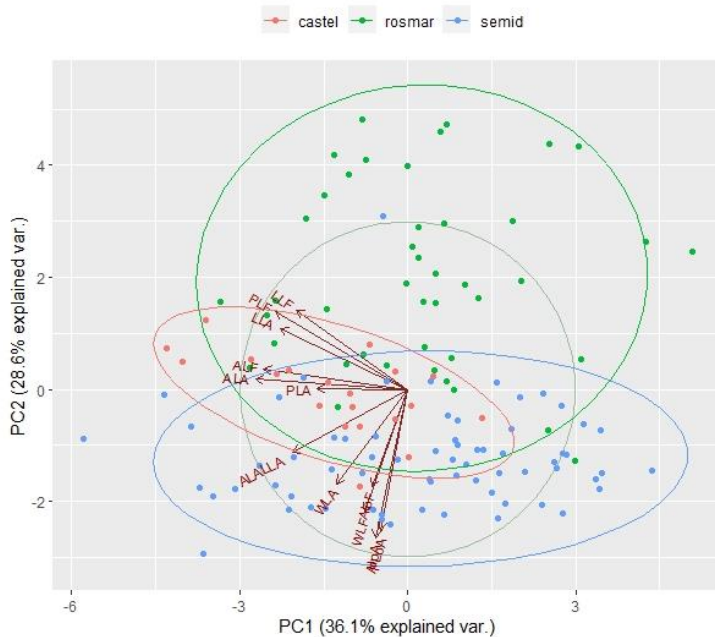
A análise das compoñentes principais mostra que as dúas primeiras compoñentes explican o 64,36 % da varianza acumulada (PC1 = 36.1% e PC2 = 28,26%). Para a PC1 os valores máis elevados correspóndense con información de lonxitude, área e perímetro das follas axilantes (LLA, ALA e PLA) e as medidas de lonxitude, anchura e perímetro das follas fasciculares (LLF, ALF, PLF). Mentres que para a PC2 as variábeis máis importantes son as relacionadas cos lóbulos das follas axilantes, anchura (ALoA) e perímetro (PLoA) e anchura das follas axilantes (WLA) e anchura e lonxitude das follas fasciculares, (WLF e LLF) e a área dos lóbulos das follas fasciculares (ALoF). Na diferenciación de *S. semidentata* inflúen as variábeis que definen a PC2. (Táboa 9 e Fig. 15).

Táboa 9. Contribucións dos 12 caracteres morfolóxicos foliares nos 5 compoñentes principais estimados pola análise PCA

Variábel	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
LLA	0.3805	-0.1536	-0.3352	0.0085	0.3154
WLA	0.1807	0.3132	-0.1842	0.1656	-0.7795
PLA	0.3960	-0.0874	-0.3847	0.0238	0.1463
ALA	0.4209	0.0176	-0.2638	-0.2552	0.0850
ALA/LLA	0.2807	0.2352	-0.0485	-0.4849	-0.2576
ALoA	0.0645	0.4876	-0.0954	0.3761	0.1781
PLoA	0.049	0.4669	-0.0459	0.4367	0.2707
LLF	0.3214	-0.2021	0.3591	0.3156	-0.1729
WLF	0.0535	0.4125	0.1294	-0.2049	0.0860
PLF	0.3772	-0.1869	0.3394	0.1816	-0.0178
ALF	0.3873	-0.0010	0.4343	0.0596	0.0436
ALoF	0.0667	0.3361	0.4156	-0.4014	0.2306

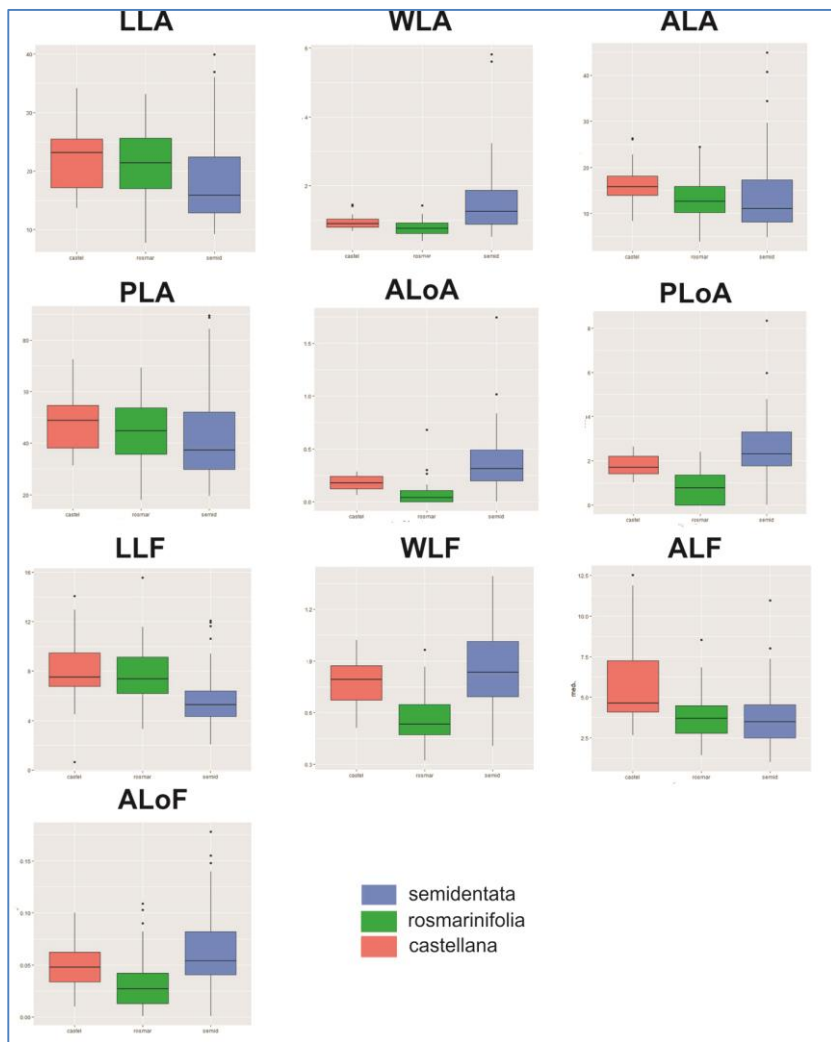
PLoF	-0.3075	0.0825	0.5963	0.0671	-0.0402
% Explicada Varianza	0.3610	0.2862	0.0867	0.0705	0.0507

Fig. 15. Proxección das plantas estudadas no plano determinado polos compoñentes principais 1 e 2 (PC1, PC2) obtidos na PCA de variábeis de morfoloxía foliar en *Santolina* agg. *rosmarinifolia*. Cada punto corresponde a un dos pregos estudados, coas cores en función do taxon do *Santolina* agg. *rosmarinifolia*. As frechas indican a correlación das variábeis foliares con PC1 e PC2. Para interpretar códigos das variábeis ver táboa 4.1.



Os tamaños maiores dos lóbulos nas follas axilantes e a maior anchura destas follas precisamente pola presenza destes lóbulos, son os caracteres máis diferenciais para *S. semidentata*. Tamén se observa a diferenza nos tamaños das follas fasciculares entre as tres especies, con follas máis curtas e anchas en *S. semidentata* e tamén con lóbulos lixeiramente maiores. (Fig. 16). Os valores para *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana* son intermedios, pero solapándose co rango de valores para *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia*.

Fig. 16. Boxplots das variábeis morfolóxicas foliares. En cada gráfico, as liñas horizontais indican a mediana para cada grupo, as caixas o rango entre o primeiro e terceiro cuartil, os “bigotes” os valores mínimo e máximo (excluíndo outliers) e os puntos marcan outliers. Cada taxon de Santolina é presentado por unha cor diferente. Para ver códigos das variábeis, consultar táboa 9.



3.3.2. *Relación das variábeis morfolóxicas coas variábeis ambientais.*

Partindo das variábeis informativas para a compoñente 2, que contribúen á diferenciación dos tres taxones, ALoA, PLoA, WLA, WLF, LLF e ALoF seleccionamos 4 variábeis climáticas coa análise de redundancia a BIO3, BIO8, BIO11 e BIO14. Os resultados da análise de redundancia ($F=16,398$, $p < 0,001$, $N = 999$ permutations) explican o 38,59 % da variación nos caracteres foliares seleccionados ($p < 0,001$), co primeiro eixo RDA 1 explicando o 97 % da varianza. As variábeis máis significativas foron a Temperatura media do cuadrimestre máis húmido (BIO8, $p < 0,001$) e a Precipitación do mes máis seco (BIO14, $p < 0,001$). Sendo menos significativas a Temperatura media do cuadrimestre máis frío (BIO11, $p < 0,043$) e a Isotermalidade (BIO 3, $p < 0,38$). (Fig. 17). As variábeis morfolóxicas de maior importancia foron a área dos lóbulos das follas axilantes (ALoA) e o perímetro dos lóbulos das follas axilantes (PLoA).

Na análise de correlación de Pearson entre as variábeis climáticas e morfolóxicas, obtivéronse correlacións significativas a pesar de que en moitos casos a dispersión dos datos é importante. Os valores significativos foron: entre a Precipitación do mes máis seco (BIO14) correlacionada positivamente coa Anchura das follas axilantes (WLA; $r = 0,35$, $p < 0,01$), coa Lonxitude das follas fasciculares (LLF; $r = 0,35$, $p < 0,01$), coa Área dos lóbulos das follas axilantes (ALoA; $r = 0,20$, $p < 0,05$) e co Perímetro dos lóbulos das follas axilantes (PLoA; $r = 0,20$, $p < 0,05$); a Temperatura media do cuadrimestre máis húmido (BIO8) correlacionada negativamente coa Lonxitude das follas fasciculares (LLF; $r = -0,35$, $p < 0,01$); e a Temperatura media do cuadrimestre máis frío (BIO11) correlacionada negativamente coa Anchura das follas axilantes (WLA; $r = -0,25$, $p < 0,01$) e coa Lonxitude das follas fasciculares (LLF; $r = -0,17$, $p < 0,05$). (Fig. 18).

Fig. 17. Gráfico da análise de redundancia mostrando a relación das variábeis climáticas e as variábeis morfolóxicas

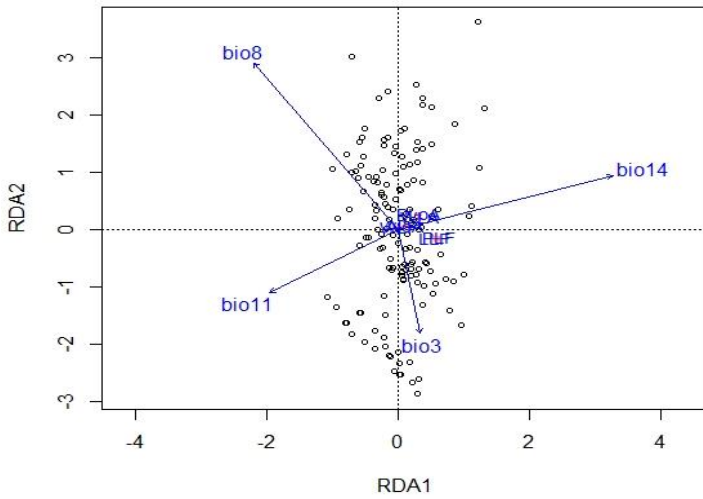
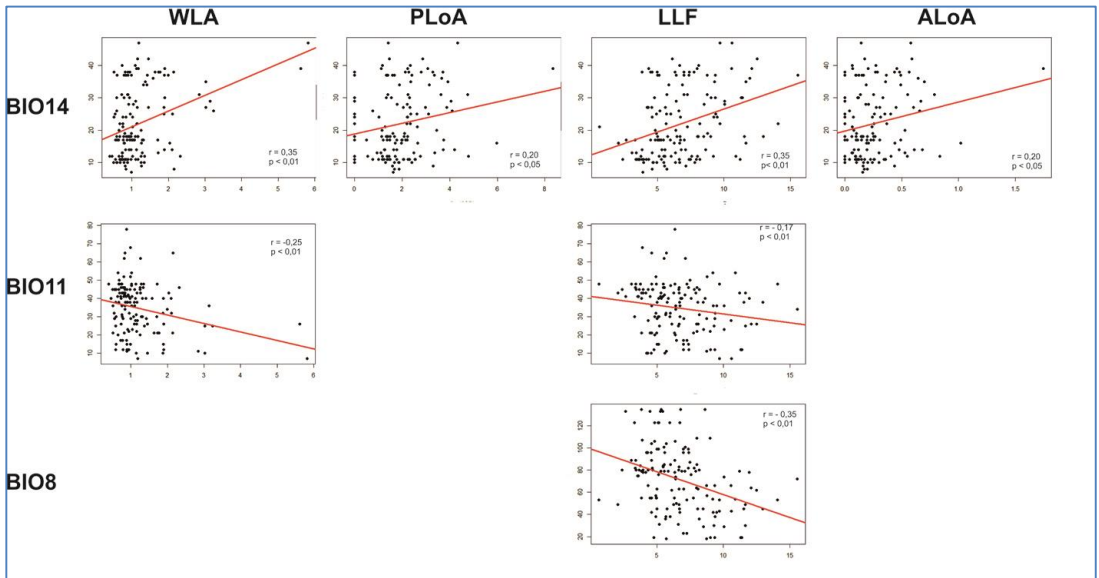


Fig. 18. Correlacións significativas entre as variábeis morfolóxicas e climáticas. Valores de correlación (r) e p-value obtidos co test de correlación de Pearson.



3.3.3. Modelización de nicho

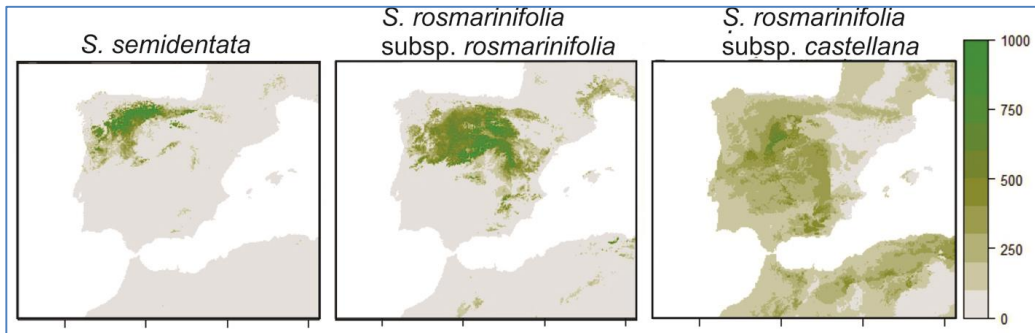
Os resultados dos modelos de nicho a partir das variábeis climáticas obtidas na análise de RDA preséntanse na Fig. 19. Todos os modelos resólvense con valores dos estatísticos TSS e ROC elevados (*S. semidentata*: TSS = 0,971, ROC = 0,994; *S. S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia* : TSS = 0,958, ROC = 0,988; *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana*: TSS = 0,992, ROC = 0,998). A predición do nicho para *S. semidentata* ofrece un resultado moi axustado á súa distribución actual, indicando unha importante constrición de nicho para esta especie ameazada. Para as dúas subespecies de *S. rosmarinifolia* recupéranse valores axeitados de nicho nunhas áreas maiores á súa distribución actual e solapándose co rango de distribución de *S. semidentata* nas montañas palentinas onde na actualidade non se localizan poboacións mixtas. No caso de *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana* a predición esténdese cara o S da Península ibérica, onde medran as especies *S. pectinata* e *S. canescens*, tamén pertencentes ao agregado *S. rosmarinifolia*. As poucas localidades dispoñibles da subsp. *castellana* pode ser a causa da recuperación dun nicho tan amplo para esta especie.

As variábeis climáticas máis informativas varían para os 3 taxones sendo as BIO8 e BIO14 en *S. semidentata*, a BIO14 e BIO11 en *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia*, e a BIO 8 en *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana* (Táboa 10).

Táboa 10. Importancia das variábeis climáticas nos distintos modelos e especies

		GLM	GBM	RF	MAXENT
<i>S.semidentata</i>	BIO3	0.2555	0.2791	0.1235	0.1441
	BIO8	0.7328	0.6980	0.6697	0.7090
	BIO11	0.5592	0.012	0.080	0.023
	BIO14	0.7986	0.5477	0.3523	0.5808
<i>S. rosmarinifolia</i> subsp. <i>rosmarinifolia</i>	BIO3	0.1055	0.070	0.1385	0.1043
	BIO8	0.2230	0.1937	0.1458	0.2536
	BIO11	0.5067	0.5066	0.5588	0.4664
	BIO14	0.7352	0.7214	0.4228	0.6067
<i>S.rosmarinifolia</i> subsp. <i>castellana</i>	BIO3	0.0331	0.3980	0.3068	0.0150
	BIO8	0.6785	0.5978	0.6321	0.7697
	BIO11	0.0480	0.1333	0.1163	0.6651
	BIO14	0.4157	0.6884	0.1836	0.3738

Fig. 19 Proxección dos modelos de distribución de especies ensamblados .Mapa dos valores medios do TSS.



4. DISCUSIÓN.

4.1. As relacións filoxenéticas en *Santolina*

4.1.1. A subtribo *Santolininae*

As análises filoxenéticas realizadas apoian a clasificación da subtribo Santolininae, que resulta monofilética con apoio moderado ou forte dependendo do marcador empregado (ETS, BP 86 PP 1.00; cpDNA, BP < 50, PP 1.00;) (Fig. 9 e 10). Os nosos resultados corroboran os obtidos en traballos previos que incluían unha mostra menor da subtribo (Watson, 2000; Oberprieler, 2007b), aínda que o baixo apoio para a monofilia e as incongruencias observadas fai que deban ser considerados algúns aspectos.

As relacións entre *Santolina* e os outros xéneros da subtribo non foron resoltas por completo na árbore con marcadores cloroplásticos. Os resultados amosan que o grupo irmán de *Santolina* está formado por un clado que inclúe *Mecomischus*, *Rhetoilepis* e dúas especies do xénero *Cladanthus* (*C. arabicus* e *C. scariosus*), mentres que a outra especie de *Cladanthus* incluída na análise (*C. mixtus*) sería o ancestro común deste clado e o de *Santolina*. Na filoxenia co ETS, *Santolina* é o grupo irmán de *Rhetoilepis*, o que concorda con resultados previos con outro marcador nuclear, o ITS (Oberprieler & Vogt, 2000; Oberprieler, 2002; Oberprieler et al . 2007a, 2007b.). Combinando os resultados de ambos marcadores, e a pesar da carencia das secuencia de ETS para *Mecomischus* (pero tendo en conta a súa proximidade na filoxenia do cloroplástico), podemos suxerir que *Rhetoilepis* e *Mecomischus* son o grupo irmán de *Santolina*, se ben estes xéneros son morfoloxicamente moi dispares. *Rhetoilepis* presenta capítulos sen lígulas e abrangue plantas anuais con apenas unha roseta basal que perde as follas na floración, un morfotipo que é o máis similar ao que mostra *S. elegans* a única especie de *Santolina* con caules estériles reducidos a unha roseta basal. Mentres que *Mecomischus* é un xénero que inclúe especies perennes e anuais, e presenta unha morfoloxía máis similar a *Cladanthus*, con capítulos con lígulas pequenas e caules ben desenvolvidos.

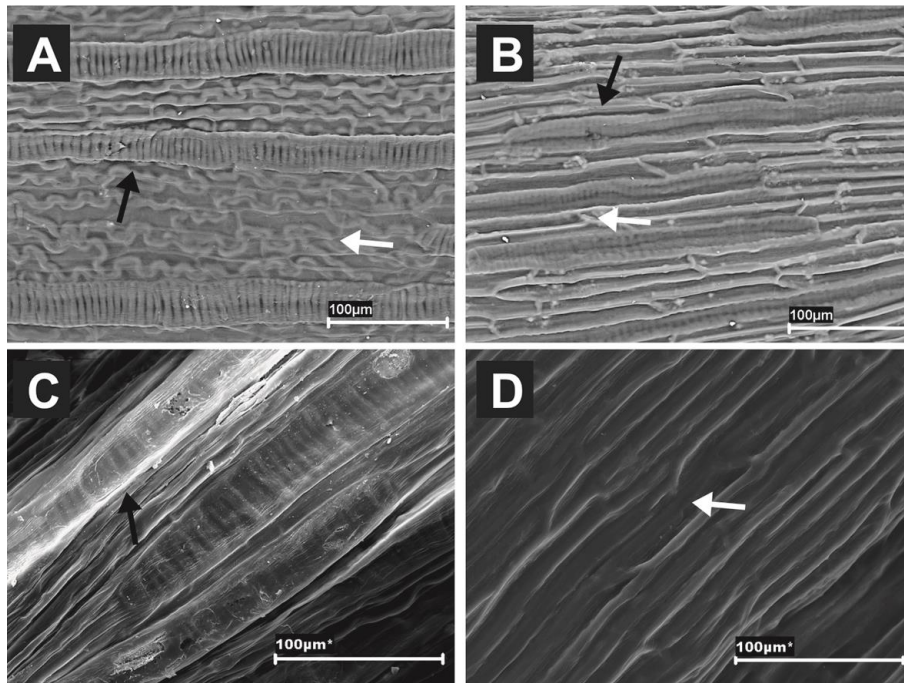
Os resultados en ambas filoxenias non resolven claramente as relacións de *Cladanthus* na súa circunscrición actual que inclúe *C.*

mixtus (sinónimo de *Chamaemelum mixtum* (L.) All.). Unha análise máis completa é requirida para estudar a relación coas únicas especies que permanecen no xénero *Chamaemelum*.

A subtribo Santolininae carece dunha sinapomorfía morfolóxica clara (Oberprieler et al., 2007a, 2007b). Na descrición da subtribo os autores sinalan a presenza de células mucilaxinosas en todos os xéneros pertencentes á subtribo, aínda que este carácter está perdido en varias especies de *Santolina*. Neste sentido, as observacións de microscopía electrónica de barrido das cipselas de *Santolina*, descritas na introdución, mostran que *S. elegans*, *S. viscosa*, *S. africana* e *S. ascensionis* presentan células mucilaxinosas continuas e uniformemente distribuídas en fileiras lonxitudinais pola superficie das cipselas e unha envoltura mucilaxinosa (Fig. 20), mentres que as especies do agregado *S. rosmarinifolia* mostran células mucilaxinosas alternando coas epidérmicas pero sen envoltura de mucílago, e están totalmente ausentes nas especies que pertencen ao agregado *S. chamaecyparissus*. As especies con células mucilaxinosas e envoltura de mucílago, aparecen como basais nos cladogramas principais da filoxenia nuclear con ETS, o cal suxire que este é un carácter ancestral en *Santolina*, perdido no agregado *S. chamaecyparissus* no proceso de diversificación. Dende esta perspectiva, a morfoloxía das cipselas é unha boa sinapomorfía para a clasificación da subtribo.

Se consideramos a análise de ADN cloroplástico a presenza ou non de células mucilaxinosas nos cladogramas obtidos é máis aleatoria. Resultados similares xa foron obtidos por Kreistchitz & Vallés (2012), e apuntan que os cambios adaptativos con respecto á funcionalidade e distribución das células mucilaxinosas en *Artemisia* L. están desligados da filoxenia dos marcadores cloroplásticos.

Fig. 20. Superficie das cipselas mostrando a disposición das células epidérmicas (frechas brancas) e as células mucilaxinosas (frechas negras). A. *Santolina africana* con células mucilaxinosas e cobertura de mucílago (contorno sinuoso), debaixo do cal se observan as células epidérmicas. B. *Santolina pectinata* subsp. *subclausa* (agg. *S. rosmarinifolia*) con células mucilaxinosas dispersas ao longo da cipsela. C. *S. viscosa* con células mucilaxinosas de maior tamaño e que cobren practicamente toda a cipsela. D. *S. ligustica* (agg. *S. chamaecyparissus*) sen presenza de células mucilaxinosas.



4.1.2. A monofilia de *Santolina* e as súas relacións interespecíficas.

As dúbidas sobre a monofilia do xénero veñen da súa importante variabilidade morfolóxica, especialmente pola clasificación das dúas especies máis diverxentes *S. viscosa* e *S. elegans*. Realmente, é difícil atopar un carácter sinapomórfico para o xénero. O capítulo discoideo, (formado só por flósculos) é a principal característica común a todas as especies do xénero, porén é un carácter considerado homoplásico na tribo Anthemideae (Bremer & Humphries, 1973).

Os resultados da análise filoxenética mostran que o xénero *Santolina* é monofilético. A posición de *S. elegans* situada como grupo irmán de todas as restantes especies do xénero, aínda que cun apoio estatístico leve, xunto coa singularidade morfolóxica desta especie (hábito escasamente ramificado e rizomatoso, de até só 25 cm. de altura, follas oblongo-espátuladas con indumento seríceo e agrupadas en rosetas basais, base das flores tubulares calcariforme con espolón adaxial, e brácteas involucrais non carenadas e co ápice escuro) permite formular a hipótese de se unha clasificación máis correcta sería a segregación deste taxon nun xénero independente. Na tribo Anthemideae podemos atopar varios exemplos de xéneros monotípicos recoñecidos con topoloxías similares á observada para *S. elegans*, por ex. *Heliocauta* Humphries moi próximo ás especies do xénero *Anacyclus* (Oberprieler, 2004a), ou *Leucocyclus* Boiss que se propuxo como xénero segregado de *Achillea* (Oberprieler, 2004b) pero que estudos posteriores integraron de novo en *Achillea* (Ehrendorfer & Guo, 2005). Co resultado obtido, unha interpretación nomenclatural co status específico ou xenérico podería ser aceptábel, mais tendo en conta o leve apoio estatístico obtido optamos por ser conservadores coa proposta actual incluída no xénero *Santolina*, aínda que é unha cuestión a clarificar con estudos posteriores para que a sistemática do grupo reflicta do mellor xeito posible a realidade das súas relacións evolutivas.

Santolina viscosa é a outra especie que presenta unha importante diverxencia morfolóxica cando se compara co resto do xénero. É a única especie con pelos glandulares, que dan a característica viscosidade da especie, follas que cobren densamente os caules até a base dos capítulos e caules fértiles que rematan nunha panícula laxa e con pólas divaricadas. As filoxenias do cpDNA e nrDNA presentan incongruencias ao resolver a topoloxía desta especie, pero nas dúas a especie está recollida no clado de *Santolina* e relacionada con exemplares de *S. africana*: Con esta especie comparte a morfoloxía das cipselas con células mucilaxinosas dispostas en fileiras lonxitudinais continuas, aínda que en *S. viscosa* estas células cobren por completo o froito. (Fig. 20C). Na filoxenia baseada en nrDNA, a especie sitúase nunha posición basal, que sinala cara unha separación antiga das restantes liñaxes de *Santolina*.

Santolina africana é tamén incluída no xénero, confirmando os estudos previos (Oberprieler, 2012), e relaciónase con exemplares dos agregados *S. rosmarinifolia* e *S. chamaecyparissus*, polo que abordamos os resultados na discusión sobre estes grupos.

4.1.3. *Evolución reticulada nos agregados S. chamaecyparissus e S. rosmarinifolia*

A identificación das especies nos agregados *S. chamaecyparissus* e *S. rosmarinifolia* está baseada nos caracteres morfolóxicos das follas axilantes dos caules estériles (pinnadas ou con lóbulos ben identificábeis, ordenados en catro series no caso de *S. chamaecyparissus*; e aparentemente enteiras, con lóbulos fortemente adpresos e nalgúns casos coas follas xuvenís con pinnas ordeadas en dúas fileiras no agregado *S. rosmarinifolia*) e na morfoloxía das cipselas dorsiventralmente aplanadas e sen células mucilaxinosas no agg. *S. chamaecyparissus* e máis cilíndricos e con células mucilaxinosas no agg. *S. rosmarinifolia*.

As relacións filoxenéticas inferidas dende as secuencias dos ETS e marcadores cloroplásticos confirma, de maneira xeral, a separación nestes dous agregados, Subclado 1 coas especies do agg *S. chamaecyparissus* e Subclado 2 coas especies do agg *S. rosmarinifolia*. Porén, obsérvanse incongruencias importantes con respecto ao agardado baseándonos na súa morfoloxía, o que evidencia que os límites entre os dous grupos son febles.

As relacións dentro destes dous subclados son escasamente resoltas, isto podería deberse simplemente a unha radiación recente do xénero e escasa diferenciación nos marcadores empregados. As incongruencias observadas entre os dous tipos de marcadores e con respecto ao agardado polos caracteres morfolóxicos, xunto coa presenza de distintos niveis de ploidía permítenos apuntar que procesos de introgresión, en moitos casos ligados a alopoloidización, tiveron moita importancia na diversificación de *Santolina*. Noutros xéneros de Anthemideae, obtivéronse baixas resolucións nas filoxenias

moleculares e incongruencias entre cpDNA e nrDNA ou cos datos morfolóxicos (Stanton et al, 2002; Guo et al, 2004; Lo Presti et al, 2010) apuntando a hibridación e introgresión como frecuentes na tribo. A presenza de poliploides nas liñaxes e a acumulación de polimorfismos nas secuencias de ITS nestes poliploides, explícanse por aloplodización como a causa máis probábel das incongruencias entre marcadores e unha posterior captura cloroplástica (Rieseberg & Ellstrand, 1993; Lihová et al, 2006; Soltis & Soltis, 2000; Valcárcel et al, 2002 Topel et ;al., 2011). A importancia da introgresión e aloplodización en *Santolina* xa foi sinalada como unha forza evolutiva importante nas especies ibéricas do agg. *S. rosmarinifolia* en base a estudos morfolóxicos e citolóxicos. (Rivero-Guerra, 2008a, 2008b, Rivero-Guerra & Laurin, 2012). Alternativamente, o incomplete lineage sorting podería explicar a conservación de haplotipos de ancestro de *Santolina* máis estendidos nas áreas de diversificación. Este tipo de “clasificación incompleta de liñaxes” é reportada abundantemente na bibliografía (Comes & Abbot, 2001, Linder & Rieseberg, 2004; Jakob & Blattner, 2006; Soubani et al, 2016). No caso das especies poliploides, a barreira reprodutiva que se crea no momento da ploidización, pode contribuír á súa vez ao mantemento e establecemento de haplotipos en poboacións illadas (Jakob & Blattner, 2006).

Porén, como mencionabamos as evidencias morfolóxicas e a presenza de poliploides fai que a explicación máis plausible sexa a hibridación entre liñaxes. A filoxenia con ETS presenta incluso unha resolución menor que a do cloroplástico, pero con un número de incongruencias menor, principalmente porque as especies hexaploides *S. villosa* e *S. insularis* se agrupan coas especies do agg. *S. chamaecyparissus*. A relación observada da poboación tetraploide de *S. africana* de Marrocos cos representantes do agg. *S. rosmarinifolia*, pero separado da poboación diploide de *S. africana* de Tunisia, apoia a hipótese dun evento recente de aloplodización en áreas de contacto entre *S. africana* e representantes do agg. *S. rosmarinifolia*. A orixe alopoliploide tamén podería explicar as relacións filoxenéticas obtidas para a especie tetraploide *S. montiberica*, no que probablemente o parental que a relaciona co agg. *S. rosmarinifolia* sería *S. pectinata*, e o

parental do agg. *S. chamaecyparissus* ou a *S. ericoides* (diploide) ou ben a *S. villosa* tetraploide. Unha hipótese similar podería estar na orixe das poboacións hexaploides de *S. villosa*, xa que a súa ubicación dentro do agg. *S. rosmarinifolia* na árbore filoxenética obtida cos marcadores cloroplásticos podería apuntar a que na súa orixe intervén como parental *S. pectinata* subsp. *pectinata* ou *S. canescens*, e probablemente as poboacións tetraploides de *S. villosa*.

A análise dos clons de ITS, aínda que cunha mostra pequena, confirma o patrón reticulado de evolución, con ribotipos compartidos entre as diferentes especies que ocupan as posicións centrais da rede. Os grupos obtidos teñen unha forte estrutura xeográfica, o que deixa ver a importancia do fluxo de xens entre as especies como forza evolutiva en *Santolina*. Coma no caso do cpDNA, atopámonos con especies moi distantes, tanto morfolóxica como xeograficamente, que suxiren a conservación de copias ancestrais do ADN nas distintas especies. i.e. *S. neapolitana* do grupo de especies italianas, compartindo un dos ribotipos con *S. montiberica*, ou *S. insularis* compartindo un dos ribotipos con *S. ascensionis*. (Fig.S2.1).

4.1.4. Implicacións taxonómicas

Este traballo complementábase coa revisión morfolóxica completa de todo o xénero *Santolina*. Os tratamentos parciais dalgún grupo ou área xeográfica xa teñen contribuído a clarificar a taxonomía do xénero nos últimos anos. Por exemplo: a revisión das especies ibéricas e de Baleares en *Flora iberica* (Carbajal et al, 2019), os traballos sobre a citoloxía e morfoloxía dos representantes ibéricos do agg. *S. rosmarinifolia* (López Udías et al., 1997; Valdés Bermejo & Antúnez, 1981; Rivero-Guerra 2008a, 2008b, 2011; Rivero-Guerra & Laurin, 2012); os tratamentos dos taxones italianos (Marchii & D'Amato, 1973; Arrigoni, 1979; Mariotti Lippi et al., 1999); ou a tipificación de nomes no agg. *S. chamaecyparissus*. (Giacò et al, 2021).

Unha das cuestións que pode xerar máis controversia, en grupos de especies tan próximas morfoloxicamente, é a consideración das mesmas no rango de especie ou subespecie. En xeral, nós concordamos

co tratamento a nivel de especie adoptado na Med-Checklist (Greuter, 2008), a pesar de que os nosos resultados mostran varias especies formando politomías nos clados resoltos. Como xa se comentou esta falta de resolución pode estar relacionada cos patróns de introgresión inferidos ou polo baixo nivel de diferenciación nos marcadores analizados.

En calquera caso, as filoxenias obtidas si aportan información valiosa para a reclasificación de varios taxones, para o que idealmente debería procurarse un apoio en caracteres morfolóxicos. Así, parte do corpo de datos deste traballo xa foi empregado, xunto con evidencias morfolóxicas para mudar a rango de especie os taxones *S. pectinata* subsp. *montiberica* e *S. magonica* subsp. *vedranensis*. (Carbajal et al, 2017). Outros casos, son os taxones infraespecíficos descritos en Marrocos, *S. pectinata* subsp. *subclausa* e *S. rosmarinifolia* var. *fruticosa*, que nas filoxenias de cpDNA e nrDNA resólvense en clados diferentes aos que recollen as outras subespecies da especie á que están subordinadas. Con estes resultados e co apoio dos caracteres diagnóstico presentados nas súas descrições (Lindberg, 1932; Jahandiez & Maire, 1934), e confirmados co presente estudo morfolóxico, consideramos que o rango de especie é o máis acaído para estes taxones.

Os nosos resultados poderían apoiar outras propostas taxonómicas adicionais en *Santolina*, pero é necesario realizar estudos con novas ferramentas e con unha perspectiva poboacional, para chegar a máis conclusións. Estes estudos deben dirixirse a clarificar: o status de *S. virens*, unha especie que se supón de orixe híbrido e con poboacións moi pouco abundantes, e para a cal os dous espécimes incluídos na nosa análise se resolven en clados diferentes. A posición dos espécimes de *S. canescens* do Norte de África, que se relacionan con *S. pectinata* subsp. *subclausa* tamén debería ser revisada. Para estas poboacións norteafricanas de *S. canescens* hai unha proposta a nivel infraespecífico, *S. rosmarinifolia* var. *pharaonis* Maire que podería ser a prioritaria, pero a escaseza de material de Alxeria fai complexo avaliar a variabilidade das poboacións e a súa diferenciación con respecto ás ibéricas. Outras cuestións pendentes son a diverxencia de *S. africana* de Tunisia, *S. insularis* do S. de Sardeña ou a separación das poboacións

tetraploides e hexaploides de *S. villosa* que se inclúen en clados diferentes nas topoloxías, e que resultan incongruentes entre os marcadores cloroplásticos e nucleares, así como con respecto ao agardado pola súa morfoloxía.

4.1 5. *Novas combinacións*

***Santolina subclausa* (H. Lindb.) R. Carballal, M. Serrano & S. Ortiz comb. & stat. nov.** \equiv *S. pectinata* subsp. *subclausa* Acta Soc. Sci. Fenn., Ser. B, Opera Biol. 1(2):167. 1932 (basion.).

Material tipo: Atlas medium, Ras el Ma prope pag. Azrou in campo sicco sterili in marg. Cedretai, 24 June 1926, H. Lindberg #4252 (MPU009602, Holotype).

Santolina subclausa é endémica das montañas do Atlas Medio (Marrocos), onde medra en hábitats xéricos e solos remexidos, entre 1300 e 1600 metros de altitude. $2n=18$

***Santolina fruticosa* (Maire) R. Carballal, M. Serrano & S. Ortiz comb. & stat. nov.** \equiv *S. rosmarinifolia* var. *fruticosa* Maire. Contrib. Étude Fl. Afrique Nord (fasc. 19) 23: C1256, 190 (1932) (basion.).

Material tipo: In Atlantis Majoris3 ditione Ida ou Tanane: in coemeterio pagi Isk, solo calcareo ad alt. c. 1300 m.. Maire, s.n. (MPU002929, Holotype).

Santolina fruticosa é endémica das montañas do Alto Atlas (Marrocos), onde medra en solos calcáreos, xéricos e remexidos na orla e bosque de *Quercus ilex*, entre 1300 e 1500 metros de altitude. $4n=36$

4.2. *Análise bioxeográfica e diverxencia temporal*

As nosas análises permítenos obter datacións actualizadas para a orixe de *Santolina*, e tamén da subtribo Santolininae. Coa matriz dos catro marcadores do cpDNA das Compositae, obtemos unha estima para a orixe da tribo Anthemideae en 41-24 Ma, coincidente co

resultado para *Castrilanthemum* Vogt & Oberpr. (Tomasello et al., 2015). Neste traballo os autores actualizaban xa a datación da orixe da tribo Anthemideae, a 42-27 Ma, con respecto aos 21 Ma sinalados anteriormente para a diverxencia das Anthemideae (Oberprieler, 2005; Lo Presti et al, 2010). Os autores apuntaban que a discrepancia estaría fundamentalmente relacionada co avance na metodoloxía empregada na datación e a incorporación das novas evidencias fósiles (Barreda et al., 2010) que sitúan a orixe da familia Compositae hai 50 Ma, 10 Ma máis antiga que o considerado até ese momento. Como consecuencia, a estima da orixe da subtribo Santolininae, muda considerabelmente obtendo cos nosos datos unha idade da subtribo Santolininae de 19 Ma (27-13,5 Ma), fronte aos 14 Ma de anos propostos por Oberprieler (2005). Esta diferenza na faixa temporal sitúa o ancestro común da subtribo no Mioceno temperán (era Burdigaliense). Nesa época a historia paleoxeográfica indica que a colisión do “Bloque de Alborán” e o cinto Bético-Rifeño, forman unha gran masa separada por pequenos estreitos de Iberia e N de África (Sissingh, 2008). Oberprieler (2005) suxería unha orixe no N de África para a subtribo, porén na súa análise DIVA (Dispersal Vicariance Analysis) recupera como área para o ancestro común da tribo a área compartida da Península ibérica e N de Africa. Se interpretamos o seu resultado no novo contexto espazo-temporal, a área ancestral da subtribo podería ter sido esa masa formada polo cinto Bético-Rifeño e o “Bloque de Alborán”. A diversificación posterior ocurriría por fenómenos alopátricos ou peripátricos, por dispersión a través dos estreitos e coa emerxencia de illas e distintos corredores entre N de África e Iberia no Mioceno Medio. (Rosenbaum et al, 2002; Sissingh, 2008). Este patrón é tamén o proposto para a diferenciación de *Castrilanthemum* dos seus xéneros irmáns na tribo Anthemideae (Tomasello et al., 2015), e común tamén a outros grupos de plantas vasculares e outros organismos. (Ortiz et al, 2009; Andújar et al., 2012).

A inferencia bioxeográfica suxire unha área ancestral para *Santolina* na Península ibérica ou N de África e estímase unha idade de 9 Ma cos datos do cpDNA, coincidente cos datos obtidos por Oberprieler (2005), e 6 Ma co nrDNA. Neste período prodúcese a “Crise de salinidade Tortiniense” polo peche do corredor Bético

(Krijgsman et al., 2001), acompañada dunha aridificación crecente do clima que deixa os complexos de depósitos evaporíticos que deron lugar as dolomías do SE ibérico (Pierre & Rouchy, 2020). A diversificación de *Santolina*, podería pois terse producido nesta área desde un ancestro común adaptado a condicións de extrema aridez, o que se axusta a que na evolución da liñaxe atopamos como grupo irmán dous xéneros, *Rhetinolepis* e *Mecomischus*, que viven en hábitats predesérticos no Sáhara, e a máis antiga das especies do xénero, a *S. elegans* sexa un endemismo restrinxido a un hábitat xérico, os solos areosos dolomíticos do SE ibérico. A diversificación de *S. elegans* respecto a un ancestro común dos subclados 1 e 2 é a que data a orixe do xénero. *S. elegans* é unha rareza entre as especies que conforman o xénero, e o debate de si esta liñaxe podería ser recoñecida coma un xénero monoespecífico xa o presentamos ao falar das relacións filoxenéticas. A singularidade da liñaxe fai que *S. elegans* poda ser considerada baixo o concepto “Endangered Living Fossils”(ELFs) (Vargas et al., 2020). Este concepto é proposto para recoñecer liñaxes únicos que se mantiveron inalterados a través de cambios paleoclimáticos importantes, como os acontecidos na era Mesiniense e no Pleistoceno no Mediterráneo, e que na actualidade teñen áreas de presenza moi restrinxidas. O principal obxectivo da identificación destes “ELFs” é favorecer a conservación destas liñaxes que soen estar avaliadas con algunha categoría de ameaza da IUCN (Vargas et al., 2020). polo que consideramos que *S. elegans* é merecedora deste recoñecemento.

As diversificacións dos subclados 1 e 2 estímase que comezan de ancestros comúns no Plioceno, entre 5 e 3,5 Ma e 4 Ma respectivamente. Despois da crise de salinidade Mesiniense (7-5.33 Ma) a reapertura do estreito de Xibraltar configurou un clima similar ao actual no Mediterráneo. (Suc, 1984). Fauquette et al, (1999), no seu estudo palinolóxico indican neste período unha vexetación similar á actual na área de Andalucía, con taxones aínda máis termófilos e atopados na actualidade no N de África. En xeral, indica que o clima neste período se caracterizou por un incremento da precipitación e unhas temperaturas lixeiramente superiores ás actuais.

A principal incongruencia entre os marcadores do cpDNA e o ETS está na resolución do clado que reúne ás especies do N. de África. Un

proceso de alopoloidización podería ter sucedido no N de África, dando orixe ás poboacións tetraploides de *S. africana*, conservando nunha liñaxe materna o clorotipo do Subclado 1 e na paterna o Subclado 2. Como xustificamos ao tratar as relacións filoxenéticas, baseándonos nas evidencias morfolóxicas, consideramos que os datos do ETS explican mellor a evolución do xénero, polo que discutimos a inferencia bioxeográfica obtida con estes datos. O subclado 2 tería a orixe máis probábel no N de África, e diversificando por dous procesos de vicarianza, un estimado hai 3 Ma que dá orixe a *S. viscosa* e *S. africana* diploide de Tunisia. E outro proceso de vicarianza hai 2,5 Ma para a diferenciación entre o clado das especies do N de África (as tetraploides *S. africana*, *S. fruticosa* e a diploide *S. subclausa*) e o clado ibérico do agregado *S. rosmarinifolia*. O papel do estreito de Xibraltar nestes procesos de vicarianza, funcionando como barreira de illamento e sendo permeábel para a dispersión en diferentes períodos é un dos patróns repetidos na flora do Mediterráneo occidental. (Lo Presti & Oberprieler, 2009; Fernández-Mazuecos and Vargas, 2010; Hewitt, 2011; Fiz & Valcárcel, 2013).

A posterior diversificación no N de África, e nos representantes do agregado *S. rosmarinifolia* na Península ibérica, estímase que ocorreu durante o Pleistoceno, e podería explicarse por radiación non adaptativa asociado aos ciclos glaciares deste período. Este patrón é reportado frecuentemente nos procesos de diversificación no Mediterráneo (Fernández-Mazuecos & Vargas; 2010, 2013; Lo Presti & Oberprieler, 2011; Jaros et al., 2018; Criado et al, 2020). A diferenciación dos haplotipos de *S. fruticosa* (H17), *S. impressa* (H3) e *S. ageratifolia* (H2) na análise de rede de parsimonia, pode explicarse por unha especiación nestes períodos. A distribución de *S. fruticosa*, ao sur do Alto Atlas en Marrocos, e de *S. impressa* na Estremadura portuguesa encaixa con refuxios glaciares recoñecidos amplamente no Mediterráneo (Fig. 1 en Médail & Diadema, 2009). O mesmo sucede se atendemos á diversidade morfolóxica cos restantes taxones recoñecidos no agregado *S. rosmarinifolia*., *S. pectinata* e *S. canescens* estarían vinculadas a refuxios no S da Península ibérica; *S. rosmarinifolia* e *S. oblongifolia* ao Sistema Central; *S. melidensis* e *S. semidentata* poden responder a un refuxio glacial no peninsular ligado á influencia oceánica, que xa foi

documentado noutros grupos. (Fernández Mazuecos & Vargas, 2013; Criado et al, 2020). Finalmente, a especie hexaploide *S. ageratifolia* endémica da Serra de Albarracín, no S do Sistema Ibérico, podería estar indicando un refuxio glacial menos recoñecido. Unha área que tamén podería ter sido o refuxio para a diferenciación da especie tetraploide *S. montiberica* (subclado 1).

A diferenciación das especies do agregado *S. chamaecyparissus* subclado 1 tamén resposta ao patrón de radiación non adaptativa. A área ancestral recuperada para este clado é a Península ibérica, dende onde se recupera un primeiro evento de dispersión e vicarianza co S de Francia dende onde se expandiría a Italia e aos sistemas insulares. Os resultados da topoloxía obtida neste clado deben ser considerados con prudencia xa que, como víamos nos resultados filoxenéticos, o apoio estatístico dos cladogramas recuperados é baixo. A rede de haplotipos obtida coa análise de parsimonia, apoia a mesma hipótese e permítenos discutir sobre como ocorreu a radiación deste grupo dende un clorotipo ancestral recuperado en *S. montiberica*. A hipótese de expansión e contracción de rangos en refuxios glaciais encaixa co resultado de haplotipos específicos observados no grupo. Así os haplotipos observados en poboacións únicas, H14 en *S. pinnata* endémica dos Alpes Apuanos; H10 nas poboacións de *S. decumbens* do E dos Pirineos franceses; H8 e H9 en *S. decumbens* da Provenza, encaixan con áreas recoñecidas como refuxios glaciais (Fig. 1 en Diadema & Médail, 2009). A distribución do H11 (*S. corsica*, *S. etrusca*, *S. insularis*, *S. ligustica*, *S. magonica*) en Córsega e Sardeña, e no NO e C de Italia pode ser explicado por dispersións e vicarianza entre as illas tirrénicas e S de Francia e Italia. As reconstrucións paleo xeográficas documentan amplamente a existencia destes corredores nos períodos glaciares (Hsü et al, 1977; Duggen et al., 2003; Lomolino et al., 2005). A presenza do mesmo haplotipo H11 en Menorca e o H12 (*S. magonica*) en Mallorca resposta a un modelo máis complexo, xa que se consideramos a diversificación da especie no Pleistoceno a historia de illamento xeolóxico das Baleares fai menos probábel a dispersión entre estas áreas. Estas áreas si estiveron conectadas durante a Crise Mesiniense, porén créese que non se xerarían hábitats propicios para a dispersión das plantas pola elevada salinidade (Schüle, 1993; Thompson, 2005),

porén algún estudo baseado en modelización das condicións climáticas e análises polínicas aposta por unha diversidade de hábitats que poderían permitir o salto até as illas (Favre et al., 2007). Este escenario é altamente improbábel para explicar a distribución destes haplotipos,, xa que implicaría a conservación dun haplotipo dun ancestro común entre *S. magonica*, *S. corsica* e *S. insularis* sen cambios dende a súa expansión na crise Mesiniense. Unha explicación máis plausíbel, é que tivera ocorrido un evento de Dispersión a Longa Distancia, (LDD, nas súas siglas en inglés), entre as illas tirrénicas e Baleares. Esta dispersión en plantas non está moi documentada, recentemente xustificouse a distribución de *Cymbalaria* por dous eventos LLD independentes entre estas illas. (Carnicero et al, 2018), e o mesmo tipo de eventos tamén foi observado na filoxeografía de anfibios (Stöck et al., 2008; Martínez Solano et al., 2004). *S. magonica* está presente en sistemas dunares e cantís costeiros, unha distribución que pode encaixar coa chegada vía marítima de sementes ou fragmentos de plantas a longa distancia dende Córsega ou Sardeña, ou incluso como se apuntou para eventos LLD entre Baleares e a Península ibérica coa intervención de aves como vectores.(*Cheirolophus*, Garnatje et al., 2012).

A relación de *S. vedranensis* con *S. ericoides* documenta un caso de dispersión e especiación por vicarianza entre a Península ibérica e Baleares. A falta de relación entre *S. vedranensis* e *S. magonica* que contribuíu a recombinación da primeira a nivel de especie (Carbajal et al, 2017), e a non diferenciación do seu haplotipo con respecto aos ibéricos apunta a que este contacto se produciu na última conexión da área Diánica (Alicante) coas illas Pitiusas, na glaciación de Mindel (0,40 Ma). Tal e como acabamos de expor para os haplotipos atopados en *S. magonica* unha dispersión vía marítima non pode ser descartada.

Finalmente, nestes patróns de expansión e contracción no cuaternario xoga un papel fundamental a ploidización. A poliploidía, coma nos casos de *S. africana*, *S. fruticosa*, *S. ageratifolia*, *S. corsica*, *S. insularis*, *S. villosa* e *S. montiberica*, percíbese como unha forza evolutiva que confire unha maior variabilidade morfolóxica e capacidade de adaptación a diferentes condicións ambientais con respecto aos proxenitores diploides (Levin, 2002; Adams & Wendel, 2005; Oswald & Nuismer, 2010; Van de Peer et al, 2021). A

especiación de *Santolina* encaixa co modelo proposto para o complexo poliploide en *Leucanthemum* Mill., xénero da tribo Anthemideae que diversificou no Pleistoceno (Wagner et al., 2019). Este modelo suxire, tendo en conta as evidencias de hibridación no nivel diploide, que os contactos secundarios entre especies alopátricas en áreas de refuxio deron lugar por hibridación ás novas liñaxes, que permaneceron neses refuxios diferenciadas dos seus proxenitores. A orixe alopoliploide pode inferirse para *S. villosa* (6n) e *S. montiberica* (4n) e *S. insularis* (6n) do S de Sardeña, dadas as incongruencias entre marcadores cloroplásticos e nucleares, respondendo a un patrón de contactos secundarios. No caso de *S. africana* este contacto secundario produciríase no N de África e para *S. villosa* e *S. montiberica* o proceso ocorrería nos refuxios sinalados na Península ibérica. A diferenciación da poboación de *S. insularis* no S de Sardeña é menos evidente, ademais morfoloxicamente non existen moitas diferencias con respecto ás poboacións do C de Sardeña. Un estudo dos quimotipos de *S. insularis* e con secuencias nucleares e encimas de restrición, reconece 4 grupos na especie, pero nel os quimotipos do C e S da illa están relacionados (Gnavi et al, 2010). A orixe alopoliploide é apuntado polas diferencias co cariotipo respecto ás diploides do agregado *S. chamaecyparissus* e a súa relación co tetraploide *S. corsica*. (Marchi et al., 1979). Estes indicios permitirían apuntar unha orixe alopoliploide tamén para *S. corsica*, o que estaría apoiado polas posicións acumulativas observadas no electroforegrama de ITS desta especie (Datos propios) e para o que tería que considerarse a extinción dalgún ancestro doutro grupo (agregado *S. rosmarinifolia* ou *S. africana*), que como sinalabamos máis arriba podería ter chegado por LLDs ou a través dalgunha das conexións durante o Pleistoceno. Esta suposta presenza dun ancestro do agregado *S. rosmarinifolia*, tamén podería ser a base para comprender a relación observada entre *S. neapolitana* e *S. montiberica*, que comparten o haplotipo H7.

A evolución de *Santolina* resposta aos patróns de diversificación no Mediterráneo occidental, e é un bo modelo para comprender como funcionaron as áreas refuxio no S de Europa e N de África. O estudo detallado dos distintos grupos de especies con novas ferramentas moleculares podería axudar a desvelar outros patróns de especiación (p.

ex. especies crípticas), e comprender que fenómenos se están a producir na actualidade nas zonas de contacto das distintas especies.

4.3. Morfoloxía foliar e nicho climático en *Santolina semidentata* e *Santolina rosmarinifolia*.

Os resultados mostran que os caracteres relacionados coa presenza de lóbulos nas follas axilantes confírmanse como diagnóstico entre *S. rosmarinifolia* e *S. semidentata*, e existe pouca diferenciación entre as dúas subespecies de *S. rosmarinifolia*. Adicionalmente tamén se detecta un patrón de diferenciación nas follas fasciculares, con follas máis curtas e máis anchas en *S. semidentata*, en comparación con *S. rosmarinifolia* e con anchura intermedia na subsp. *castellana*. A área dos segmentos nestas follas fasciculares, que están totalmente comprimidos, tamén é maior en *S. semidentata*. As medidas de Área e Perímetro non mostran diferencias significativas nin nas follas axilantes, nin nas fasciculares.

Na relación co clima destas variábeis, observamos que a influencia maior é a da Temperatura nos meses máis invernales (BIO11, Tª Media do cuadrimestre máis frío e BIO 8, Tª Media do cuadrimestre máis húmido), cunha correlación negativa co tamaño das follas. A influencia destes parámetros coincide co observado en patróns globais de morfoloxía foliar en relación ao clima. Traiser et al, (2004) indicaban precisamente que a maior correlación dos caracteres morfolóxicos foliares se correspondía coas Temperaturas mínimas dos períodos fríos e tamén cos días de xeadas, porén non observan correlación con ningún dos parámetros relacionados coa precipitación. A presenza de máis e maiores dentes e lóbulos nas follas tamén se ten relacionado cos ambientes máis fríos (Royer et al, 2005). A hipótese que o explicaría é a funcionalidade destes lóbulos no incremento da superficie da marxe da folla que é a fisioloxicamente máis activa nos procesos da fotosíntese. (Royer & Wilf, 2006; Beppe et al, 2010)

Os datos obtidos mostran que en *Santolina* poden ocorrer dúas adaptacións para ampliar a superficie de marxe foliar, que se relacionan coas baixas temperaturas. Por un lado, observamos unha maior anchura

das follas axilantes, (WLA, directamente relacionada coa presenza de lóbulos) con menores temperaturas no cuadrimestre máis frío (BIO11), e polo outro tamén se relaciona negativamente coa BIO11 e coa BIO8 (Temperatura media do mes máis húmido) a lonxitude das follas fasciculares. Así, a presenza de lóbulos maiores sería a solución adoptada por *S. semidentata* para incrementar o crecemento nos períodos favorábeis, sendo esas follas deciduas e evitando a desvantaxe que suporía nos períodos de seca estival. Por exemplo, experimentos de sombreado en *Serratula tinctoria* teñen amosado a importancia adaptativa da elongación nas follas para optimizar os recursos neses períodos de maior necesidade de crecemento (Semchenko & Zobel, 2007), esa optimización dos recursos en *Ssemidentata* no momento da produción dos caules fértiles sería a través das súas follas lobuladas.

As distintas variábeis relacionadas coa precipitación teñen sido menos correlacionadas coa morfoloxía foliar en estudos de patróns globais, incluso nalgún deses traballos se apuntou directamente que esa correlación non se producía (Traiser et al., 2004). Nós detectamos unha correlación positiva significativa, a entre a presenza de precipitacións no mes máis seco (BIO14) co tamaño dos lóbulos das follas axilantes, e tamén coa lonxitude das follas fasciculares. Os patróns de follas menores e tamaño dos dentes ou lóbulos tense comprobado que responden a factores como a maior temperatura e a maior seca en experimentos controlados dentro da mesma especie (Semchenko & Zobel, 2007; Xu et al., 2009). A variación foliar intraespecífica en *Santolina* pode estar moi relacionada por tanto cos microhábitats dispoñíbeis, mais nun experimento de cultivo con *S. semidentata*, *S. melidensis* e *S. rosmarinifolia* observamos que manteñen a consistencia na súa morfoloxía foliar. (Datos non publicados).

A evolución dos distintos nichos climáticos foi e é chave na diferenciación dos taxones de *Santolina*, evidenciando os nosos resultados a base evolutiva e consistencia das variacións na morfoloxía foliar no xénero. Na análise bioxeográfica anterior apuntábase coma a evolución do xénero resposta a unha radiación non adaptativa, na que as especies se diferenciaron dende un ancestro común despois de quedar illadas en distintas rexións. O establecemento de climas diferenciados nesas rexións posibilitaría unha evolución adaptativa secundaria dos

caracteres, fixando neste caso os caracteres morfolóxicos das follas. No xénero, vemos outros casos evidentes no que o tamaño dos lóbulos é discriminatorio, como o de *S. benthamiana* en comparación con *S. ericoides*; *S. pectinata* en relación con *S. rosmarinifolia* e *S. canescens*; ou, *S. pinnata* en comparación con *S. neapolitana* e *S. etrusca*. Tamén resulta de interese realizar estudos en detalle da morfoloxía foliar para a caracterización das *S. villosa* tetraploides e hexaploides. Outros caracteres como a pilosidade, a protección das flores e froitos con brácteas máis escariosas, as células mucilaxinosas nas cipselas completarían o cadro de adaptacións ligadas ao clima en *Santolina*. Os diferentes tipos de solos tamén poden ser factores de diferenciación, así nos taxones estudados, *S. semidentata* medra en solos ultrabásicos, calcáreos e ácidos; *S. rosmarinifolia* tamén presenta un amplo espectro dende solos xesíferos, calcario a solos ácidos. A pesar de que as condicións nalgún destes solos pode ser moi estresante para as plantas (ultrabásicos e xesos), non parece afectar á morfoloxía foliar dos taxones estudados, porén estudos detallados en curso avaliarán a importancia do factor edáfico.

Na análise de nicho ambiental observamos que a área potencial inferida para *S. semidentata* é a máis constringida. Nesta especie as variábeis precipitación no mes máis seco e as temperaturas do mes máis húmido como as máis importantes, quedando a súa área potencial restrinxida á parte noroeste da subprovincia corolóxica Carpetana-leonesa, con algunhas poboacións sanabreso-ourensanas, Courel e do val do Río Luna na subprovincia Orocantábrica. Moitas destas áreas presentan un clima de transición entre o supramediterráneo húmido e o supratemplado húmido (Rivas Martínez et al, 2017). Os resultados son relevantes para a conservación deste taxon incluído no Anexo II da Directiva Hábitats, xa que mudanzas climáticas con períodos de seca máis prolongados poderían afectar negativamente a esta especie e favorecer a expansión da *S. rosmarinifolia*. O nicho de *S. rosmarinifolia* subsp. *rosmarinifolia* incorpora en gran medida as áreas de distribución de *S. semidentata*, no S da cordilleira Cantábrica e nos montes leoneses-sanabreses. Se atendemos á clasificación corolóxica, a distribución actual de *S. rosmarinifolia*, e a área potencial recuperada nos modelos, ocupa a subprovincia corolóxica Carpetana-Leonesa e se estende tamén

cara o leste, ao que é á metade norte da subprovincia Castellana e aos límites desta coa subprovincia Bajoaragonesa-Altoebrense. A distribución do nicho de *S. rosmarinifolia* encaixa mellor que coas provincias corolóxicas coas áreas definidas como de clima supramediterráneo en base ás temperaturas e de ombrotipo subhúmido. (Rivas Martínez et al, 2017) Os modelos recuperan unha maior plasticidade de nicho desta especie, incluíndo como mencionabamos parte da zona de ombrotipo húmido, na que na actualidade non se observa. Esta maior plasticidade podería favorecerla no escenario de mudanza climática prevista, favorecendo os procesos de introgresión con *S. semidentata*.

Por último, como indicabamos no apartado de resultados o nicho ambiental inferido para *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana* debe ser considerado con prudencia, dados os poucos puntos valiosos para a calibración do modelo, pero a recuperación de nicho importante cara a zona bética podería indicar unha relación coas especies desta área *S. canescens* e *S. pectinata*. A posible orixe híbrida desta subespecie foi sinalada en estudos de base morfolóxica (Rivero-Guerra, 2011b). Un estudo xenético con novas técnicas de secuenciación masiva (RAD-Seq), en curso, xunto co estudo da importancia do factor edáfico que mencionabamos anteriormente, permitiríanos completar a análise de como se relacionan a variabilidade intraespecífica e interespecífica destes taxones cos factores climáticos e edáficos.

A información obtida sobre a relación da variabilidade morfolóxica co clima é de interese para a modelización futura e seguimento da evolución das poboacións da especie protexida *S. semidentata*, especialmente nas áreas nas que xa se observa a convivencia dos tres taxones como a Serra da Culebra, e os seus arredores, e onde probabelmente están a ocorrer procesos de introgresión.

4.4. Monografía do xénero *Santolina*.

4.4.1. Descrición do xénero.

Arbustos ou subarbustos, con indumento formado por pelos mediifixos, polo xeral aromáticos. Caules glabros, glabrescentes ou pilosos; os fértiles \pm erectos, paralelos ou diverxentes; os vexetativos de erectos a deitados en ocasións reducidos a unha roseta de follas dispostas sobre unha póla curta. Follas alternas, fasciculadas nos caules vexetativos, de lineares a oblongas, de subteirais a pinnatisectas, polo xeral algo carnosas, sésiles ou curtamente pecioladas, glabras, laxamente pilosas, tomentosas ou seríceas, en ocasións con glándulas sésiles. Inflorescencia monocéfala ou paniculiforme. Capítulos homógamos, discoideos, hemisféricos ou subglobosos, pedunculados. Involucro hemisférico, umbilicado ou non na madurez, piloso ou glabro, en ocasións con glándulas sésiles; brácteas dispostas en 3 ou 4(5) series imbricadas, en xeral con marxe escariosa, ao menos no ápice, as externas máis curtas que as internas, de fortemente aquilladas a planas. Receptáculo plano-convexo ou convexo, con páleas, glabro ou piloso; páleas \pm ríxidas, con canal resinífero dorsal. Flósculos polo xeral todos hermafroditas; corola con 5 dentes iguais, inserta xeralmente de forma vertical, en ocasións oblicua ou lateral sobre o ovario, amarela ou branquecino-amarelenta, glabra ou pilosa, a miúdo con glándulas sésiles; tubo \pm cilíndrico, \pm sacciforme e que pecha parte do ovario. Anteras sen apéndices na base, co conectivo apical lanceolado ou oblongo. Cipselas \pm homomorfas, con 4 ou 5 costelas ápteras, ou ben heteromorfas e entón coas externas provistas de 4 costelas lonxitudinais -as 2 laterais aladas-, e as internas con 4 ou 5 costelas ápteras, oblongas, \pm comprimidas, de rugosas a finamente estriadas ou lisas e ocasionalmente con células mucilaxinosas dispersas ou que raramente cobren toda a superficie, \pm oblicuamente truncadas no ápice, coa cicatriz estilar terminal, subterminal ou netamente lateral, con fío cárpico basal ou subbasal, glabras, pardas ou agrisadas. Vilano nulo.

Observacións.-Xénero que inclúe 28 especies distribuídas no W do Mediterráneo, dende a Península ibérica a Italia, e de Marrocos a Tunisia, que presenta unha notábel complexidade taxonómica nos seus

dous grupos principais: o de *S. rosmarinifolia* e o de *S. chamaecyparissus*. O primeiro destes grupos foi obxecto de tratamentos taxonómicos analíticos nos últimos anos, mentres que o segundo foi, en comparación, escasamente abordado. A diversificación no xénero é relativamente recente co centro de diversificación principal no S da Península ibérica e cunha radiación no Pleistoceno, con varios eventos de expansión-retracción que posibilitaron procesos de especiación por vicarianza, polo que moitas das especies son de rango de distribución pequeno en áreas que se comportaron como refuxios glaciais.

A identidade da típica *S. chamaecyparissus*, foi obxecto de diversas interpretacións, pois non se sabe con exactitude a súa orixe xeográfica (Ind. loc.: “Habitat in Europa Australi”), e incluso podería tratarse dunha forma empregada en xardinería. En Francia na área de distribución de *S. decumbens* obsérvanse plantas que teñen semellanzas co tipo da especie de Linneo, pero que se coñece que son de orixe naturalizada, polo que a interpretación desta especie segue a estar moi relacionada coas plantas de cultivo. Non incluímos por tanto esta especie, que da nome até a un agregado de especies pola ambigüidade da súa clasificación, razón pola que xa Arrigoni (1977) propuxo desbotar este binomen. Unha revisión recente da tipificación propón o nome para poboacións da Provenza francesa, pero con orixe probabelmente de cultivo, polo que dada a incerteza da súa naturalidade e escaseza de material non a incluímos nesta monografía.

Sobre os caracteres morfolóxicos, como indicabamos no capítulo de material e métodos, as medidas dos caules fértiles inclúen o capítulo. As medidas dos capítulos foron tomadas coas flores desenvolvidas, ao igual que o carácter de se o involucre é umbilicado ou non. Nos caules vexetativos, as follas reúnen en fascículos, cando as follas son heteromorfas atópase unha folla de maior tamaño no exterior, á que denominamos folla axilante, e fasciculares ás menores reunidas no fascículo.

4.4.2. *Chave de identificación Santolina*

1. Planta víscido-glandulosa - cuberta de glándulas sésiles-; capítulos dispostos nunha inflorescencia \pm paniculiforme **1. S. viscosa**
- Planta non víscido-glandulosa; capítulos de ordinario solitarios 2
2. Caules vexetativos reducidos a rosetas basais **2. S. elegans**
- Caules vexetativos ben desenvolvidos, \pm prolongados..... 3
3. Planta seríceea, con follas na súa maioría de oblongas a oblongo-
espatuladas **3. S. oblongifolia**
- Planta non seríceea, con follas \pm lineares, planas, cilíndricas ou
subcilíndricas 4
4. Capítulos solitarios ou raramente 2 en panícula laxa, con follas dos
caules fértiles menores de 3 cms.....5
- Capítulos en panícula laxa con 3-5 capítulos en panícula laxa, ou con
capítulos solitarios e follas dos caules fértiles maiores de 3 cms.....23
5. Follas fasciculares dos caules estériles de glabras a pubescentes,
subenteiras ou escasamente dentadas, con segmentos estreitamente
adpresos entre si, dispostos en 2-6 fileiras nun só plano, opostos e cun
eixo central evidente; as dos caules fértiles subenteiras, pinnatisectas ou
pectinadas 6
- Follas fasciculares dos caules estériles de glabras a tomentosas, polo
xeral con segmentos ben diferenciados dispostos en (2)4(6) fileiras en
distintos planos, as densamente tomentosas cos segmentos pouco
distinguíbeis; as dos caules fértiles de escasamente dentadas a
pinnatisectas, con (2)4(6) fileiras..... 16
6. Brácteas externas do involucreo con marxe escariosa estreita por toda
a súa lonxitude-até a base-, as medias e internas con marxe escariosa
ampla no ápice 7
- Brácteas externas do involucreo sen marxe escariosa ou con marxe
estreita só no ápice, as medias e internas con marxe escariosa ampla ou
estreita no ápice 8

7. Subarbusto de glabro a glabrescente; follas dos caules fértiles de pinnatisectas a pectinadas, con segmentos dispostos en 2 fileiras en toda a súa lonxitude; páleas receptaculares glabras..... **4. S. ageratifolia**
- Subarbusto de pubescente a tomentoso; follas dos caules fértiles de enteiras a pinnatisectas; páleas receptaculares pilosas na súa metade superior9
8. Follas axilantes dos caules estériles e follas dos caules fértiles subenteiras, canescentes, de ápice redondeado, con segmentos foliares de 0,2-0,4 × 0,2-0,4 mm, redondeados, fortemente adpresos..... **5. S. impressa**
- Follas axilantes dos caules estériles e follas dos caules fértiles subenteiras a pinnatipartidas, de glabras a pubescentes, de ápice agudo ou redondeado, con segmentos foliares de 0,2-7,5 × 0,7-1,4 mm, ovados, elípticos ou lanceolados, de adpresos a ben diferenciados..... 13
9. Follas superiores dos caules fértiles subenteiras, as da metade inferior de subenteiras a crenado-dentadas; follas axilantes dos caules vexetativos lineares, de planas a subcilíndricas, de subenteiras a escasamente dentadas10
- Follas superiores dos caules fértiles de enteiras a escasamente dentadas, as da metade inferior pectinadas; follas axilantes dos caules vexetativos de lineares a oblongas, planas e pectinadas ou ben cilíndricas, de escasamente dentadas a pectinadas 11
10. Planta de até 60 cm, follas axilantes dos caules vexetativos de 9-18 mm.....**6. S. canescens**
- Planta de máis de 100 cm, follas axilantes dos caules vexetativos de 15-32 mm.....**7. S. fruticosa**
11. Follas da metade inferior dos caules fértiles de oblongas a lanceoladas, con segmentos dispostos no mesmo plano ben diferenciados na súa parte terminal, lanceolados, agudos no ápice..... **8. S. pectinata**

- Follas da metade inferior dos caules fértiles de lineares a lanceoladas, con segmentos densamente dispostos en varios planos, ovados, obtusos ou redondeados no ápice.....12

12. Follas axilantes e dos caules fértiles de 12-24 mm, con segmentos de 0,2-0,6 de lanceolados a obovados e de ápice agudos.....**9. S. subclausa**

- Follas axilantes e dos caules fértiles de 7-14 mm, con segmentos de 0,2-0,4 obovados de ápice redondeado ou obtuso, raramente agudos.....**10. S. montiberica**

13. Caules fértiles claramente diverxentes, de \pm erectos a decumbentes; caules vexetativos frecuentemente reducidos a un único grupo de follas pinnatisectas, dispostos sobre unha pónla curta; capítulos frecuentemente umbilicados**11. S. melidensis**

- Caules fértiles \pm paralelos, erectos; caules vexetativos raramente reducidos a unha pónla curta; capítulos umbilicados ou non 14

14. Subarbusto de glabro a glabrescente; follas fasciculares dos caules vexetativos de planas a cilíndricas, dentadas, con segmentos dispostos en 4 fileiras, en varios planos, xeralmente con pecíolo ben diferenciado **12. S. virens**

- Subarbusto de glabro a pubescente; follas fasciculares dos caules vexetativos lineares, subbenteiras, cilíndricas, con segmentos adpresos dispostos en 2 fileiras, nun só plano, pecioladas ou sésiles..... 15

15. Subarbusto de glabro a glabrescente, con follas axilantes dos caules vexetativos lineares, enteiras ou raramente crenado-dentadas, as follas inferiores dos caules fértiles de enteiras a crenado-dentadas..... **13. S. rosmarinifolia**

- Subarbusto de glabrescente a pubescente, con follas axilantes dos caules vexetativos lineares, de crenado-dentadas a pinnatisectas, as follas inferiores dos caules fértiles de tuberculadas a crenado-dentadas..... **14. S. semidentata**

16. Segmentos foliares frecuentemente de máis de 3 mm; brácteas do involucre de glabras a glabrescentes **15. S. benthamiana**
- Segmentos foliares polo xeral de menos de 3 mm; brácteas do involucre de glabras a densamente pilosas 17
17. Brácteas do involucre glabras ou glabrescentes **16. S. ericoides**
- Brácteas do involucre con indumento laxo ou denso 18
18. Capítulos de 10-16 mm de diámetro con brácteas do involucre polo xeral laxamente pilosas **17. S. vedranensis**
- Capítulos de 5,5-10 mm de diámetro con brácteas do involucre polo xeral densamente pilosas 19
19. Follas axilantes dos caules vexetativos e basais dos caules fértiles con pecíolos de até 8 mm, brácteas do involucre densamente pilosas nas marxes e na quilla.....**18. S. decumbens**
- Follas axilantes dos caules vexetativos e basais dos caules fértiles sen pecíolo ou curtamente pecioladas (< 2 mm), brácteas do involucre de tomentosas a densamente pilosas.....20
20. Brácteas externas e internas do involucre con marxe escariosa ampla e tomentosas, plantas de cor branquecina ou agrisadas.....**19. S. villosa**
- Brácteas externas e internas do involucre con marxe escariosa estreita ou sen ela, de tomentosas a densamente pilosas, plantas de cor branquecina ou verde agrisada.....21
21. Plantas verde-agrisadas, brácteas do involucre fortemente aquilladas, pilosas, caules fértiles ramificados na parte media superior.....**20. S. magonica**
- Plantas branquecinas ou agrisadas, brácteas do involucre non fortemente aquilladas, tomentosas, caules fértiles non ramificados.....22

22. Follas axilantes dos caules vexetativos e as basais dos caules fértiles vermiculares, con segmentos ovoideos fortemente imbricados de até 1 mm.....**21. S. ascensionis**
 - Follas axilantes dos caules vexetativos e as basais dos caules fértiles lixeiramente oblongas, con segmentos de oblongos a lanceolados non fortemente imbricados, os do ápice maiores de 1 mm.....**22. S. africana**
23. Planta glabra, con capítulos solitarios de flores brancas.....**23. S. pinnata**
 - Planta de pubescente a tomentosa, capítulos en panícula laxa ou solitarios, con flores brancas ou amarelas.....24
24. Follas dos caules vexetativos de 1-4,5 cm, capítulos de 4-10 mm, organizados en corimbos que se dividen no terzo superior ou na metade dos caules fértiles.....25
 - Follas dos caules vexetativos que chegan até os 6 cm, capítulos de 8-12 mm, solitarios ou organizados en corimbos divididos dende a parte media.....27
25. Flores brancas, caules fértiles en corimbo divididos na parte media ou terzo superior, capítulos de 4-7 mm, follas con lacinias de 2-4 mm non densamente agrupadas, caules vexetativos verde agrisados.....**24. S. ligustica**
 - Flores de cor amarela pálida a amarela-viva, caules fértiles en corimbo divididos no terzo superior, capítulos de 6-10 mm, follas con lacinias de 1-2,5 mm ± densamente agrupadas.....26
26. Follas de até 4 cm, con lacinias de 1,5-3 mm ben diferenciadas, flores de cor amarela pálida e caules verde-agrisados..... **25. S. etrusca**
 - Follas de 1-3 cm, con lacinias de 1-2 mm conxestadas, flores de cor amarela viva e caules branquecinos.....**26. S. corsica**
27. Capítulos de 10-16 mm, segmentos das follas dos caules vexetativos de 2-5 mm.....**27. S. insularis**
 - Capítulos de 6-12 mm, segmentos das follas dos caules vexetativos de 4-7 mm.....**28. S. neapolitana**

4.4.3. *Descrições*

1. *S. viscosa* Lag., Gen.Sp.Pl.: 25 (1816)

Ind. loc.: “Habit. in collibus sterilibus circa Cuevas Overa oppidum, ad saxorum rimas juxta Alhama, alibique in Murciae Regno”

Subarbusto 20-50 cm, viscoso, con glândulas sésiles, de ton verde agrisado, de canescente a tomentoso. Caules vexetativos 5-9(15) cm, densamente agrupados, profusamente foliosos; caules fértils 15-25(35) cm, ramificados dende 1/2 ou 1/3 do seu parte superior, densamente foliosos por baixo dos pedúnculos, frecuentemente con follas até a base dos capítulos. Follas lineares, planas, remotamente pinnatisectas, con segmentos foliares dispostos en 4 fileiras, con pecíolo adpreso ao caule, pardo-agrisadas; as dos caules vexetativos (6)10-22 × 2-6 mm, agrupadas en fascículos, pinnatisectas en 1/2-2/3 da parte superior ou só no 1/3 superior, con 5-40 segmentos de 1,5-5 × 0,2-0,5 mm, lanceolados, co ápice agudo de 1-2 mm; as superiores dos caules fértils 3-8 × 0,4-2 mm, enteiras, planas, de lineares a lanceoladas, con ápice redondeado, sésiles; as medias e inferiores dos caules fértils pinnatisectas e semellantes ás dos caules vexetativos. Capítulos de 5-8 mm de diámetro, subglobosos, dispostos en panícula laxa; pedúnculos nada ou apenas engrosados na base do capítulo -de 1,3-1,5 mm de diámetro-. Involucro de 3,5-6 mm de anchura, non umbilicado, tomentoso; brácteas dispostas en 2 ou 3 series, lanceoladas, non aquilladas; as externas 2-3 × 0,6-1,5 mm, lanceoladas agudas, con marxe escariosa estreita, até de 0,6 mm no ápice; as medias e internas 2,5-4 × 1-1,5 mm, lanceoladas, agudas, con marxe escariosa até de 0,8 mm no ápice. Receptáculo con páleas de oblongas a lanceoladas, con ápice redondeado-mucronado, glabras ou pilosas. Flósculos 2,5-3,2(4) × 0,5-1 mm, con dentes triangulares de 0,3-0,7 × 0,5 mm, con tubo estreito e fortemente sacciforme, que envolve o terzo superior da cipsela, glandulosos. Cipselas 1,2-3 × c. 0,5 mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas, cubertas totalmente por células mucilaxinosas, pardo escuros. 2n = 18.

Matogueiras sobre xesos, en ocasións sobre substratos margosos ou xistosos; 0-600 m. V-VII. Endemismo do SE da Península Ibérica. N.v.: brochera pegajosa, campanillas.

2. *S. elegans* Boiss. ex DC., Prodr. [A. P. de Candolle] 7(1): 296 (1838)

Ind. loc.: “in declivibus arenosis ad Trevenke in parte calcareâ Sierrae nevadae regni Granatensis ad alt. 6500 ped. detexit cl. E. Boissier” [lectótipo designado por H.M. Burdet & al. in Candollea 38: 794 (1983): G-DC]

Subarbusto 15-25 cm, non viscoso-glanduloso, de canescente-tomentoso a seríceo. Caules vexetativos reducidos a rosetas basais; caules fértiles até de 25 cm, erectos, en ocasións ramificados na súa parte media ou superior. Follas de ovadas a oblongo-espatuladas, de enteiras a pinnatisectas, con segmentos dispostos en 2 fileiras, seríceas; as dos caules vexetativos 4-15 × 2-6 mm, que forman rosetas, persistentes na senescencia, de oblongo-espatuladas a oblongo-lanceoladas, de lobuladas a pinnatisectas, curtamente pecioladas, con segmentos de 0,3-1,5 × 0,1-0,3 mm, de triangulares a lanceolados, dispostos de forma densa; as dos caules fértiles 4-8 × 0,8-1,5 mm, oblongo-lineares, enteiras ou escasamente dentadas, con ápice mucronado, sésiles. Capítulos de 9-15 mm de diámetro, hemisféricos, subglobosos, solitarios ou raramente 2 ou 3 en panícula laxa; pedúnculos de c. 1 mm de diámetro, nada ou apenas engrosados na base do capítulo, seríceos. Involucro de 5-11 mm de anchura, non umbilicado, viloso; brácteas dispostas en 3 series, non carenadas, triangular-lanceoladas, co ápice ± escuro, vilosas; as externas 3-4,5 mm, con marxe escariosa de c. 0,5 mm no ápice; as medias e internas 3,8-5 mm × 1-1,5 mm, planas, co ápice escarioso e escuro. Receptáculo con páleas de 3-4(5) × 0,8-1 mm, lanceoladas, de planas a ± cóncavas, co ápice mucronado de 0,2-0,3 mm, pilosas. Flósculos 2,8-4 × 0,7-1 mm, con dentes triangulares de c. 1 × 0,5 mm, con tubo levemente sacciforme, que envolve até un terzo do cipsela. Cipselas 1,8-3 × 0,5-0,8 mm, oblongas, subcilíndricas, con 4 ou 5 costelas, cubertas por células con mucílago en toda a superficie, dun pardo escuro, brillantes.

2n = 18.

Pedregais, claros de matogueiras, sobre solos pedregosos dolomíticos ou areosos; 1300-2000 m. V-VII. Endemismo do SE da Península Ibérica. Serra nevada, serras do Pozo, da Cabrilla, de Taibilla e de Moratalla. N.v.: brochera de cumbre.

3. *S. oblongifolia* Boiss., Diagn. Pl. Orient ser. 2, 3: 18 (1856)

S. oblongifolia subsp. *obtusifolia* (Willk.) Rivas Mart. in Anales Inst. Bot. Cavanilles 32(2): 1542 (1975)

Ind. loc.: “Hab. in Hispaniâ loco non notato (Herb. Pavon)”

Subarbusto 20-50 cm, non viscoso-glanduloso, seríceo. Caules vexetativos 6-12(15) cm, dispostos de forma densa, con fascículos formados por 7-10 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles (6)9-25(35) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, \pm paralelos. Follas oblongo-espataladas, planas, de crenado-dentadas a pectinadas, con segmentos foliares dispostos en 2 fileiras, pardo-agrisadas; as fasciculares (1,3)4-8(11) \times 1,5-3 mm, oblongas, de dentadas a pinnatipartidas, con 6-18(25) segmentos de 0,3-1 mm, oblongo-lanceolados, de ápice redondeado, con pecíolo de 0,5-1,5 mm; as axilantes 8-20 \times 3-5,5 mm, pinnatisectas, planas, espataladas, con 15-22 segmentos de 1,5-2 \times 0,5-0,7 mm, \pm lanceolados, densamente dispostas, con pecíolo de 3-5 mm, ou ben linearespataladas, pinnatisectas no terzo superior, con 5-8 segmentos de 2,5-3,5 \times c. 0,8 mm e dispostas laxamente; as superiores dos caules fértiles 2-6 \times 1-2 mm, enteiras, planas, con ápice escarioso, sésiles; as medias e inferiores dos caules fértiles 6-12 \times 1,5-2,5 mm, de dentadas a pinnatipartidas hacia o ápice, con segmentos de 1,5-2 \times 0,5-0,7 mm, triangular-lanceoladas ou triangulares de contorno \pm redondeado, con pecíolo de 2-5 mm. Capítulos de 7-12 mm de diámetro, hemisféricos, solitarios; pedúnculos de c. 1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo - de 1,3-1,5 mm-. Involucro de 5,5-10 mm de anchura, frecuentemente umbilicado, de seríceo a glabrescente; brácteas dispostas en 3 series, triangular-lanceoladas, carenadas; as externas 2-3 \times 0,6-1,5 mm, triangulares, con marxe escariosa estreita de c. 0,1 mm no ápice; as medias e internas 2,5-3,5 \times 1-1,5 mm, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa estreita no terzo superior, de c. 0,2-0,5 mm no ápice. Receptáculo con páleas de 2-3,2 \times 1-2 mm, de oblongas a lanceoladas, con ápice redondeado-mucronado, laxamente

pilosas. Flósculos $3-4 \times 0,5-1$ mm, con dentes triangulares de $0,5-0,9 \times 0,7$ mm. Cipselas $1,4-3 \times c. 0,6$ mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas. $2n = 18$.

Claros de matogueira, taludes de camiños e estradas, en solos esqueléticos de natureza silíceas; 1000-2200 m. VI-VIII. Endemismo do C Península ibérica, Serra de Gredos. N.v.: manzanilla de Gredos.

Observacións.-Especie que presenta unha notábel variabilidade na morfoloxía foliar, principalmente no relativo ás follas axilantes dos caules vexetativos e ás follas dos caules fértiles. Recentemente describiuse *S. orocarpetana* Rivero-Guerra (2012), para designar ás poboacións que se sitúan por riba de 1800 m, cuxos exemplares se caracterizarían presentamente por presentar todas as follas espatuladas e as follas fasciculares dos caules vexetativos escasamente dentadas e con menor número de segmentos, así como intervalos de tamaños menores para distintos caracteres, non obstante, todos estes caracteres se axustan á variabilidade observada en *S. oblongifolia*. A variabilidade foliar é elevada, incluso nun mesmo exemplar, e aínda que a particular morfoloxía foliar empregada por A.O. Rivero-Guerra (loc. cit.) para distinguir as poboacións situadas por riba de 1800 m. sexa a máis frecuente nas plantas deste rango altitudinal, tamén se observan exemplares con follas de estreitamente espatuladas a lanceoladas nas zonas máis altas. Por baixo dos 1800 m, *S. oblongifolia* forma comunidades con *S. rosmarinifolia*, e se poden observar exemplares con caracteres que encaixan tamén na morfoloxía das plantas das zonas máis altas-coa maioría das follas espatuladas e só algunha delas de linear a lanceolada-, e ademais exemplares que amosan evidencias de introgresión con *S. rosmarinifolia* -coa maioría das follas lineares-. Por estes motivos, parece razoábel incluír *S. orocarpetana* dentro da variabilidade de *S. oblongifolia* e considerar aqueles exemplares con máis caracteres propios de *S. rosmarinifolia* como híbridos entre *S. oblongifolia* e *S. rosmarinifolia*, sendo estas plantas altamente variábeis, non estabilizados e convivindo cos seus parentais

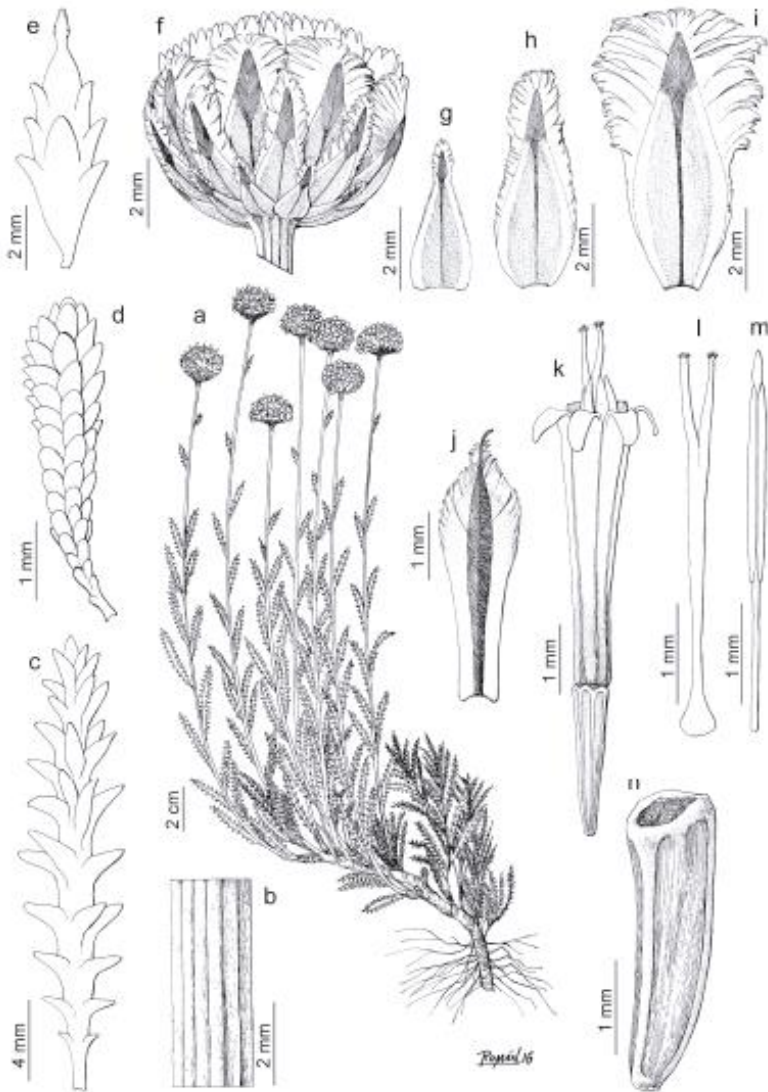
4. *S. ageratifolia* Barnades ex Asso, Introd. Oryctogr. Zool. Aragon.: 179 (1784)

Ind. loc.: “circa pagum Rodenas”

Subarbusto 40-80(90) cm, non viscoso-glanduloso, de glabro a glabrescente. Caules vexetativos 4-10(25) cm, erectos, con fascículos formados por 4-6 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles (9)20-35(40) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, non diverxentes. Follas lineares, de tuberculadas a pectinadas, con segmentos foliares dispostos en 2 fileiras, dun verde escuro; as fasciculares (3)5-8(12) \times 1-1,2 mm,

suboblongas, de tuberculadas a pinnadas, con 22-48 segmentos de c. 0,2 × 0,5 mm, imbricados, ovados e obtusos, ou ben con segmentos de 0,2-0,8 mm de anchura, triangulares, obtusos, conxestos, sésiles ou con pecíolo de c. 0,5-1 mm; as axilantes 19-30 × 1,2-2,8 mm, pectinadas, con 12-18 segmentos de 0,8-1,5 × c. 0,2 mm, lanceolados, con pecíolo de (2)4-7 mm; as dos caules fértiles 12-25 × 1,5-2,5 mm, de pinnatisectas a pectinadas, con 9-18 segmentos de (0,2)0,5 × 1,4(1,8) mm, triangular-lanceolados, dispostos en 2 fileiras en toda a lonxitude da folla, con pecíolo de 2-8 mm. Capítulos de 9-20 mm de diámetro, hemisféricos, solitarios; pedúnculos de 1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,3-1,5 mm-. Involucro de 5-11 mm de anchura, non umbilicado, glabrescente; brácteas dispostas en 3 series, triangular-lanceoladas, levemente carenadas, glabras; as externas con marxe escariosa-hialina en toda a súa lonxitude, lacerada-fimbriada, de 0,6-0,7 mm e de cor cobrizo no ápice; as medias e internas con marxe escariosa-hialina nos dous terzos superiores, lacerada e de c. 0,6-0,8 mm na parte apical e estreita de c. 0,1 mm na parte inferior. Receptáculo con páleas de 3-4(5) × 0,8-1 mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, terminadas nun ápice mucronado. Flósculos 4-5 × 0,7-1 mm, con dentes triangulares de c. 1 × 0,5 mm. Cipselas c. 1,8-3,5 × 0,5-0,8 mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas. $2n = 54$.

Claros de matogueira, orlas de bosque, bordes de camiño, frecuentemente en medios antropizados, en substrato silíceo; 1300-1500 m. VI-VIII. Endemismo da Serra de Albarracín e arredores.

Fig. 21. Lámina *S. ageratifolia* publicada en *Flora iberica*.

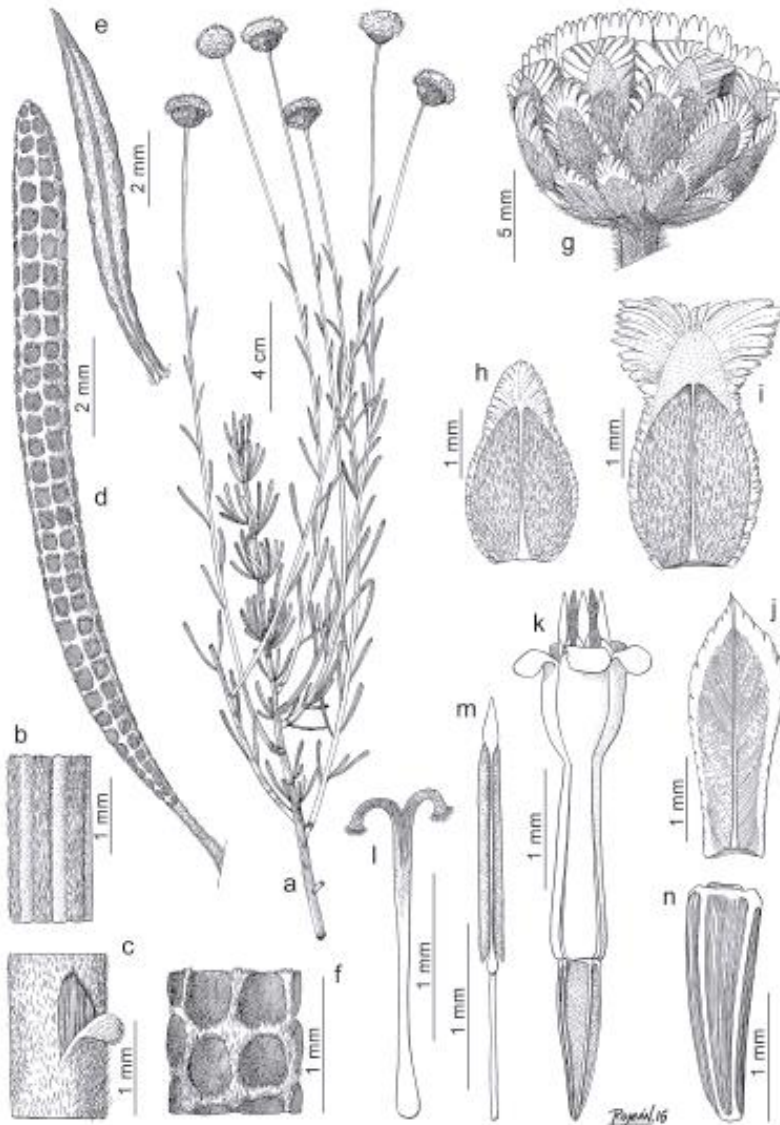
Lám. 369.-*Santolina ageratifolia*, Morrón Blanco, Ródens, Teruel (MA 108013): a) hábito; b) detalle del tallo; c) hoja axilante; d) hoja axilar; e) hoja apical de tallo fértil; f) capitulo; g) bráctea involucrel externa; h) bráctea involucrel media; i) bráctea involucrel interna; j) pálea; k) flósculo; l) estilo y estigmas; m) estambre; n) aquenio.

5. *S. impressa* Hoffmanns. & Link, Fl. Portug.2: 363 (1834)

Ind. loc.: “Dans les contrées sablonneuses en doà du Tage vis-à-vis de Lisbonne”

Subarbusto 50-110 cm, non viscoso-glanduloso, canescente, de verde a agrisado-canescente. Caules vexetativos 8-12 (15) cm, erectos, con fascículos formados por 3-7 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles (15)22-30(25) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos non diverxentes, desprovistos de follas no terzo superior, ocasionalmente na parte inferior con fascículos de 3 ou 4 follas fasciculares e unha axilante, como nos caules vexetativos. Follas lineares, subteiras, con segmentos adpresos moi reducidos, dispostos en varias fileiras, de puberulentas a tomentoso-canescents, dun verde oliváceo; as fasciculares (3)5-9(14) × 1-1,2 mm, lineares, con 150-270 segmentos de c. 0,2 × 0,3 mm, redondeados, sésiles ou con pecíolo de c. 0,5 × 1 mm; as axilantes 12-19 × 0,8-1,2 mm, lineares, con 180-320 segmentos de c. 0,2-0,4 × 0,2-0,4 mm, redondeados, fortemente adpresos, con pecíolo de (2)4-5 mm; as dos caules fértiles 8-12 × 0,8-1,2 mm, subteiras, con eixo central e segmentos non distinguibles, con pecíolo de c. 2 mm. Capítulos de 8-16 mm de diámetro, subglobosos ou hemisféricos, solitarios; pedúnculos de 1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,3-1,5 mm-. Involucro de 6-12 mm de anchura, non umbilicado, tomentoso-puberulento na base; brácteas dispostas en 3 series, carenadas, triangular-lanceoladas, puberulentas; as externas 2,5-4 × 0,8-1,2 mm, triangulares, agudas, con marxe escariosa estreita; as medias e internas 3,8-5 mm × 1-1,5 mm, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita, de c. 0,2-0,5 mm no ápice, moi estreita ou nula nos laterais. Receptáculo con páleas de 3-4(5) × 0,8-1 mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con marxe hialina e ápice redondeado. Flósculos 4-5 × 0,7-1 mm, con dentes de c. 1 × 0,5 mm, amarelos. Cipselas 1,8-2,6 × c. 0,4 mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas. $2n = 18$.

Solos areosos ácidos, en sistemas dunares, solos remexidos en orla de bosques, medios antropizados como taludes de estradas; 0-100 m. VI-VIII. Endemismo do C de Portugal, coas poboacións principais no esteiro do Sado. N.v., port.: *Santolina*, marcetão.

Fig. 22. Lámina de *S. impressa* publicada en *Flora iberica*.

Lám. 370.-*Santolina impressa*, Península de Trois, Baixo Alentejo (MA 246888): a) tallos floríferos; b) detalle del tallo fértil; c) detalle de un tallo estéril; d) hoja basal; e) hoja apical; f) detalle de la hoja; g) capitulo; h) bráctea externa; i) bráctea interna; j) pálea; k) flósculo; l) estilo y estigmas; m) estambre; n) aquenio.

6. *S. canescens* Lag., Elench. Pl.: 25 (1816)

S. rosmarinifolia subsp. *canescens* (Lag.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 369 (1879)

Ind. loc.: "Hab. in Hispania meridionali"

Subarbusto 25-60 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso, de canescente a verde agrisado. Caules vexetativos 8-12 (15) cm, erectos, con fascículos formados por 5-7 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles (15)18-28(32) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, non diverxentes. Follas lineares, con segmentos adpresos moi reducidos, dispostos en fileiras nun só plano, opostos e cun eixo central evidente, tomentosas, dun verde agrisado; as fasciculares (1)2-12 × 0,5-1 mm, lineares, cilíndricas, subenteiras, con segmentos c. 0,1 × 0,1 mm, conxestos, sésiles ou con pecíolo moi reducido; as axilantes 9-18(25) × 1,2-2 mm, lineares, de planas con marxe revoluta a cilíndricas, do subenteiras a crenado-dentadas, con 60-120 segmentos de 0,2-1 mm, de suborbiculares a lanceolados, conxestos, imbricados, con ápice agudo, nas follas dentadas con segmentos de 0,3-1 mm, triangular-lanceolados na metade superior, con pecíolo de 1-5 mm; as superiores dos caules fértiles 8-12 × 1,2-2 mm, planas, subenteiras, con ápice agudo; as da metade inferior de subenteiras a crenado-dentadas, de ápice agudo, con pecíolo de 2 mm, nas follas dentadas con 8-16 dentes de 0,2-0,5(1) mm no terzo superior, triangular-lanceolados, agudos. Capítulos de 8-12(14) mm de diámetro, subglobosos, solitarios; pedúnculos lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,3-1,5 mm de diámetro-. Involucro de 6-8 mm de anchura, non umbilicado, tomentoso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, lixeiramente carenadas, pilosas; as externas 2,5-3 × 0,6-1 mm, con marxe escariosa-hialina, lacerada-fimbriada na metade superior; as medias e internas 2,5-5 mm × 1-1,5 mm, lanceoladas, con marxe escariosa-hialina en toda a súa lonxitude, de c. 1-2 mm e lacerada no ápice. Receptáculo con páleas de 3-4(5) × 0,8-1 mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con ápice mucronado, pilosas na metade superior. Flósculos 4-5 × 0,7-1 mm, con dentes de c. 1 × 0,5 mm, triangulares, amarelos. Cipselas 1,8-2,6 × c. 0,4 mm, oblongas, subcilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas e células mucilaxinosas dispersas pola superficie. $2n = 18$.

Claros de matogueira, en solos esqueléticos e remexidos de natureza caliza; 500-2000 m. I-VIII. S da Península Ibérica e NW de África. Principalmente nas serras Béticas e no Riff e Atlas Medio. N.v.: abrótno, abrótno hembra, boja de broche, boja, bolina, botonera, botoneras, botones, manzanilla amarga, manzanilla de campo, manzanilla do campo, tomillo borriquero.

Observacións.-S. López Udías & al (1997) propuxeron un tratamento diferente para esta especie. Os autores recoñecen *S. canescens* para as plantas do centro da Península e tamén integran todas as plantas do sur da Península dentro da variabilidade de *S. pectinata*. Esta proposta podería xustificarse pola indeterminación da localidade típica “Hab. in Hispania meridionalis” e non conservarse o tipo da especie. No noso tratamento coincidimos coa proposta de Rivero-Guerra (2011), quen aplica o nome *S. canescens* para as plantas de follas lineares do S peninsular como especie independente de *S. pectinata*. O tratamento adoptado é máis coherente coa distribución meridional que sinala Lagasca, co carácter canescente e a morfoloxía foliar indicada no protólogo. Nas poboacións ibéricas máis orientais e setentrionais convive con *S. pectinata*, da que se diferencia por carecer de follas pinnatisectas, entre ambas especies podería existir certo grado de introgresión.

As poboacións do N de África, especialmente en material revisado de localidades arxelinas, as follas sitúanse nos límites de tamaño maiores, para estas poboacións Maire (1939) propuxo a variedade *S. rosmarinifolia* var. *phaaraonis*, os resultados xenéticos amosan un certo grado de diferenciación destas poboacións, porén a morfoloxía é consistente coas poboacións ibéricas polo que nesta proposta as mantemos dentro da mesma entidade taxonómica.

7. *S. fruticosa* (Maire) R. Carballal, M. Serrano & S. Ortiz comb. & stat. nov

S. rosmarinifolia var. *fruticosa* Maire. Contrib. Étude Fl. Afrique Nord (fasc. 19) 23: C1256, 190 (1932) (basión.).4n=36.

Ind. loc.: “In Atlantis Majoris ditone Ida ou Tanane: in coemeterio pagi Isk, solo calcareo ad alt. c. 1300 m.. Holotipo: MPU002929”

Arbusto de até 140 cm, non viscoso-glanduloso, pubescente. Caules vexetativos 15-25 (30) cm, con fascículos formados por 5-12 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño, caules fértiles 15-40 cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, non diverxentes, sen follas no terzo superior. Follas lineares, de enteiras a brevemente dentadas, con segmentos dispostos nun único plano, opostos e cun eixo central evidente; as fasciculares (1)4-7 × 0,4-1 mm, lineares, planas a subcilíndricas, de enteiras a lixeiramente crenadas, con segmentos de c. 0,2 × 0,3 mm, conxestos, ovoideos, sésiles ou con pecíolo até de 2 mm; as axilantes 20-35 × 0,7-1,5 mm, planas, crenado-

dentadas, con 18-32 segmentos triangulares de $0,4-0,8 \times c. 0,2$ mm e de ápice agudo; as superiores dos caules fértiles $3-11 \times 1-2$ mm, planas, enteiras, con ápice escarioso, sésiles ou curtamente pecioladas; as medias e inferiores dos caules fértiles $12-30 \times c. 2$ mm, lineares, crenado-dentadas, con 24-40 segmentos de $0,2-0,6 \times c. 0,2$ mm, con pecíolo de 1-2 (4) mm. Capítulos de 10-15 mm de diámetro, subglobosos, solitarios; pedúnculos de c.1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,25-1,5 mm-, agrisados. Involucro de 8-12 mm de anchura, non umbilicado, piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, carenadas, pilosas; as externas con marxe escariosa-hialina por toda a súa lonxitude, lacerada, de c. 0,3 mm no ápice e de c. 0,2-0,1 mm na base; as medias e internas $3,2-3,8 \times 0,8-1,2$ mm, con marxe escariosa-hialina, lacerada, de c. 2 mm no ápice e de c. 0,2 mm na base. Receptáculo con páleas lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con ápice mucronado, pilosas en toda a súa superficie.. Flósculos $3,3-4 \times 0,7-1$ mm, con dentes triangulares de $1-2 \times 0,5-1$ mm. Cipselas $1,8-3 \times c. 0,5$ mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas ben marcadas, con células mucilaxinosas descontínuas. $2n = 36$

Solos calcáreos xéricos e remexidos na orla de bosque de *Quercus ilex*. 1300-1500 m. Endemismo de Marrocos na rexión de Ida ou Tanane, ao S do Alto Atlas.

8. *S. pectinata* Lag., Elench. Pl.: 25 (1816)

S. rosmarinifolia subsp. *pectinata* (Lag.) Maire in Jahand. & Maire, Cat. Pl. Maroc: 760 (1934) Ind. loc.: "Habit. in Regno Granatensi, circa Albox et Puebla de D. Fadrique oppida legit cel D. Clemente"

Subarbusto 25-70 cm, non viscoso-glanduloso, pubescente. Caules vexetativos 5-12(18) cm, con fascículos formados por (2)3-10 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño, ocasionalmente moi cortos e cun único fascículo de follas; caules fértiles (10)15-30 (40) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, non diverxentes, sen follas no terzo superior. Follas lineares, de subenteiras a crenado-pectinadas, con segmentos dispostos en fileiras nun único plano, opostos e cun eixo central evidente; as fasciculares (1)4-7 \times 0,4-1 mm, lineares, cilíndricas, subenteiras, con segmentos de c. $0,1 \times 0,1$ mm, conxestos, sésiles ou con pecíolo até de 2 mm; as axilantes 7-14 \times

0,7-1,5 mm, planas, crenado-pectinadas, con 6-12 segmentos triangular-lanceolados de 0,6-1,5 × c. 0,2 mm e de ápice agudo, ou ben cilíndricas con c. 40-80 segmentos obovados de 0,3-0,4 × 0,1-0,2 mm e de ápice agudo, imbricados, dispostos en fileiras paralelas a un eixo central, con pecíolo de 1,5-3 mm; as superiores dos caules fértiles 2-15 × 1-2 mm, oblongas, planas, con segmentos de 0,4-0,8 mm, dispostos densamente en 2 fileiras, con ápice escarioso, sésiles ou curtamente pecioladas; as medias e inferiores dos caules fértiles 8-15 × c. 2 mm, de oblongas a lanceoladas, pectinadas, con 6-20 segmentos de 0,8-3,5 × c. 0,2 mm, ben diferenciados na metade superior, de triangulares a lanceolados, decrecentes cara o ápice, con pecíolo de 2-4 mm. Capítulos de 7-11(14) mm de diámetro, de hemisféricos a subglobosos, solitarios; pedúnculos de c. 1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,25-1,5 mm-, de amarelentos a agrisados. Involucro de 5-9,5 mm de anchura, truncado na base, en ocasións umbilicado, piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, carenadas, pilosas; as externas 2,5-3 × 0,3-0,5 mm, con marxe escariosa-hialina por toda a súa lonxitude, lacerada, de c. 0,3 mm no ápice e de c. 0,1 mm na base; as medias e internas 3,2-3,8 × 0,8-1,2 mm, con marxe escariosa-hialina, lacerada, de c. 2 mm no ápice e de c. 0,2 mm na base. Receptáculo con páleas de 2-3,2 (4) × 0,5-1 mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con ápice mucronado, pilosas. Flósculos 3,3-4 × 0,7-1 mm, con dentes triangulares de 1-2 × 0,5-1 mm. Cipselas 1,8-3 × c. 0,5 mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas, con células mucilaxinosas descontínuas. $2n = 18, 36$.

Claros de matogueira, solos esqueléticos e remexidos de zonas alteradas como marxes de estrada e camiños, polo xeral en substratos calizos, en ocasións sobre xistos; 600-1900 m. VI-VIII. Endemismo do SE da Península Ibérica. Sector setentrional e oriental das serras Béticas. N.v.: brochera, cagamirra, hierba piojera, manzanilla silvestre, santolina, tomillo perruno.

Observacións: As poboacións do N de África que se consideraban dentro de *S. pectinata* segregáanse neste traballo na nova especie proposta *S. subclausa*, as diferenzas na morfoloxía das follas axilantes é o principal carácter morfolóxico que as diferencia. Esta segregación apoíase así mesmo nos resultados dos estudos con marcadores cloroplásticos e nucleares.

Fig. 23. Lámina *S. montiberica* publicada en *Flora iberica*.



Lám. 371.—*Santolina montiberica*, a-d) Sierra Gorda, Valdemoro del Rey, Cuenca (VAL 97451); e-m) Estrecho de las Covatillas, Jabalera, Cuenca (VAL 103796); a) hábito; b) detalle del tallo; c) hoja basal; d) hoja axilar; e) hoja axilar; f) capítulo; g) bráctea involucral externa; h) bráctea involucral interna; i) pálea; j) flósculo; k) estilo y estigmas; l) estambre; m) aquenio.

9. *S. subclausa* (H. Lindb.) R. Carballal, M. Serrano & S. Ortiz comb. & stat. nov.

S. pectinata subsp. *subclausa* Acta Soc. Sci. Fenn., Ser. B, Opera Biol. 1(2):167. 1932 (basion.).

Ind. loc: "Atlas medium, Ras el Ma prope pag. Azrou in campo sicco sterili in marg. Cedretai, 24 June 1926, H. Lindberg Holotipo H1436603"

Subarbusto 40-80 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso a pubescente, verde canescente. Caules vexetativos 5-10 (15) cm, erectos, con fascículos formados por (2)1-5 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles (10)14-25 (29) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, non diverxentes, con follas no terzo superior. Follas de linear espatuladas, lanceoladas ou oblongas, de subteirais a crenado-pectinadas, con segmentos dispostos en fileiras nun só plano ou varios, opostos e cun eixo central evidente, dun verde oliváceo a canescentes; as fasciculares (1)2-11(14) \times 0,5-1 mm, lineares, cilíndricas, subteirais, con 30-120 segmentos de c. 0,2 \times 0,2 mm, conxestos, redondeados, sésiles ou con pecíolo até de 2 mm; as axilantes 9-12(15) \times 1-1,5 mm, estreitamente elípticas, lineares, cilíndricas con c. 30-80 segmentos de obovados a lanceolados, de 0,3-1,2 \times 0,1-0,2 mm e ápice agudo, frecuentemente imbricados e dispostos en varios planos, con pecíolo de 2-4mm; as superiores dos caules fértiles 2-6 \times 1-2 mm, de lanceoladas a lineares, subteirais, con ápice escarioso plano, sésiles ou curtamente pecioladas; as medias dos caules fértiles 5-11 \times 1,2-2 mm, planas, de lanceoladas a oblongas, de crenadas a escasamente dentadas, con 6-30 segmentos de 0,2-0,5 \times c. 0,2 mm; as inferiores dos caules fértiles, lineares a oblongas, cilíndricas con 30-70 segmentos de obovados a lineares, dispostos en varios planos, imbricados a ben diferenciados, con pecíolo de 1-2 mm. Capítulos de 5-9(12) mm de diámetro, subglobosos, solitarios; pedúnculos de c.1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,3-1,5 mm-, de amarelentos a agrisados. Involucro de 4-6 mm de anchura, non umbilicado, tomentoso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, carenadas, con ápice escuro, tomentosas; as externas con marxe escariosa-hialina, lacerada-fimbriada ampla, de c. 0,5 mm no ápice e de 0,1-0,5 mm nos laterais; as medias e internas con marxe hialina, lacerada, ampla de c. 1-2 mm

no ápice e pouco decorrente polos laterais.. Receptáculo piloso con páleas de $2-4 \times 0,8-1$ mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con ápice agudo-mucronado, pilosas no ápice.. Flósculos $3,3-5 \times 0,7-1$ mm, con dentes triangulares de $1 \times 0,5$ mm. Cipselas $1,5-2,5 \times c. 0,5$ mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas, con células mucilaxinosas descontinuas. $2n = 18$.

Matogueiras de hábitats xéricos e solos remexidos, 1300-1600 m, VI-VIII. Endémica das montañas do Atlas Medio (Marrocos).

10. *S. montiberica* (Riv.-Guerra) R. Carbajal, L. Sáez, M. Serrano & S. Ortiz, Phytotaxa 291: 219 (2017)

S. pectinata subsp. *montiberica* Riv.-Guerra in Syst. Bot. 36: 187 (2011) [basión.]
Ind. loc.: "Spain: Cuenca Province: Olmeda do Rey, $39^{\circ}48'53''N$ $2^{\circ}4'22''W$, 910 m, on marl, 1 July 1998, A. O. Rivero-Guerra s. n. Holotipo: SEV 239492"

Subarbusto 40-90 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso, dun verde canescente. Caules vexetativos 8-12 (18) cm, erectos, con fascículos formados por (2)3-6 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles (15)18-28 (35) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, non diverxentes, sen follas no terzo superior. Follas linear espatuladas ou lanceoladas, de subteiriras a crenado-pectinadas, con segmentos dispostos en fileiras nun só plano, opostos e cun eixo central evidente, dun verde oliváceo a canescentes; as fasciculares (1)2-8(14) $\times 0,5-1$ mm, lineares, cilíndricas, subteiriras, con 40-120 segmentos de c. $0,2 \times 0,2$ mm, conxestos, redondeados, sésiles ou con pecíolo até de 2 mm; as axilantes 9-14(18) $\times 1,2-2$ mm, estreitamente elípticas, de planas a crenado-pectinadas, con 8-15 segmentos de $0,6-2,5 \times c. 0,2$ mm, triangular-lanceolados e de ápice agudo, dispostos nun só plano, ou ben cilíndricas con c. 50-90 segmentos obovados de $0,3-0,4 \times 0,1-0,2$ mm e ápice agudo, imbricados e dispostos en varios planos, con pecíolo de 2-5 mm; as superiores dos caules fértiles $2-6 \times 1-2$ mm, de lanceoladas a lineares, subteiriras, con ápice escarioso plano, sésiles ou curtamente pecioladas; as medias e inferiores dos caules fértiles $8-12 \times 1,2-2$ mm, de lineares a lanceoladas, de crenadas a escasamente dentadas, con 6-30 segmentos de $0,5-2 \times c. 0,2$ mm, dispostos densamente, ovados, obtusos ou redondeados no ápice, con pecíolo de 1-2 mm. Capítulos de 8-11(14) mm de diámetro,

de hemisféricos a subglobosos, solitarios; pedúnculos de c.1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo, de 1,3-1,5 mm, de amareentos a agrisados. Involucro de 6-8 mm de anchura, non umbilicado, piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, carenadas, con ápice escuro, pilosas; as externas 2 con marxe escariosa-hialina, lacerada-fimbriada, de c. 0,3 mm no ápice e de 0,1-0,3 mm nos laterais; as medias e internas con marxe hialina, lacerada, ampla de 1-2 mm no ápice e moi estreita ou nula nos laterais. Receptáculo con páleas de 2-4 × 0,8-1 mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con ápice agudo-mucronado, pilosas. Flósculos 3,3-5 × 0,7-1 mm, con dentes triangulares de 1 × 0,5 mm. Cipselas 1,5-2,5 × c. 0,5 mm, oblongas, cilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas, con células mucilaxinosas descontínuas. 2n = 36.

Claros de matogueira, solos esqueléticos de zonas alteradas como marxes de estrada e camiños, principalmente en substratos básicos; 700-1200 m. VI-VIII Endemismo do Sistema Ibérico meridional, no S da Serranía de Cuenca.

11. *S. melidensis* (Rodr. Oubiña & S. Ortiz) Rodr. Oubiña & S. Ortiz, Nova Acta Ci. Compostelana, Biol. 8: 299 (1998)

S. rosmarinifolia subsp. *melidensis* Rodr. Oubiña & S. Ortiz in Bot. J. Linn. Soc. 111: 458 (1993) [basión.]

Ind. loc.: "Galicia, A Coruña province, Santiso, area of Barazón, Holotipo: SANT 20300"

Subarbusto 15-60 cm, non viscoso-glanduloso, pubescente. Caules vexetativos 2-10(15) cm, densamente agrupados, con fascículos formados por 5-10 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño, reducidos frecuentemente a un só fascículo de follas sobre unha pónla curta. Caules fértiles (6)9-20(30) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, de deitados a erectos, xeralmente diverxentes, polo xeral con follas en toda a súa lonxitude. Follas lineares, de subteiras a crenado-pectinadas, con segmentos foliares dispostos en 2 fileiras, dun verde agrisado; as fasciculares (1,3)2-3,5(6) × 0,7-1 mm, lineares, cilíndricas, enteiras, con 20-70 segmentos de 0,1-0,3 mm, subsféricos, conxestos, sésiles ou con pecíolo até de 0,3-1 mm; as axilantes 4-7 × 0,7-1,5 mm, planas con marxe revoluta, crenado-

pectinadas, con 6-12 segmentos de $0,5-1 \times 0,2$ mm, triangular-lanceolados, ou ben cilíndricas e crenado-dentadas, con 50-80 segmentos de $0,2-0,4 \times 0,2-3$ mm, elípticos, agudos, imbricados, dispostos en fileiras nun só plano, opostos e cun eixo central evidente, con pecíolo de 3-5 mm; as superiores dos caules fértiles $2-4 \times c. 1$ mm, enteiras, planas, con ápice agudo, sésiles, con pecíolo de 1-5 mm, as medias e inferiores dos caules fértiles $4-8 \times 0,5$ mm, de ordinario subenteiras, con segmentos de $0,2-0,6$ mm, \pm oblanceolados, en ocasións remotamente pectinadas, con 3-6 segmentos de $0,5 \times 1,5$ mm, triangular-lanceolados, con pecíolo de 1-5 mm. Capítulos de 7-12 mm de diámetro, hemisféricos; pedúnculos de 1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo - de $1,25-1,50$ mm-, de amarementos a agrisados. Involucro de 5-11 mm de anchura, frecuentemente umbilicado, pouco piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, carenadas, co ápice escurecido, glabrescentes; as externas $2,5-3 \times 0,3-0,5$ mm, con marxe escariosa-hialina estreita de c. 0,1 mm e lacerada no ápice; as medias e internas $3,2-3,8 \times 0,8-1,2$ mm, con marxe escariosa-hialina estreita na metade superior, de c. 0,3 mm no ápice e de c. 0,1 mm na parte media. Receptáculo con páleas $2-3,2 \times 0,5-1$ mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con ápice redondeado-mucronado, escasamente pilosas. Flósculos $3,3-5 \times 0,7-1$ mm, con dentes triangulares de $0,5-0,9 \times 0,3-0,6$ mm, amarelos. Cipselas $1,6-2,2 \times c. 0,4$ mm, oblongas, subcilíndricas, con 5 costelas pouco marcadas, lisas, pardo-agrisadas. $2n = 18$.

Pasteiros pioneiros de solos esqueléticos, claros de matogueira e marxes de camiños, en substrato ultrabásico; 350-450 m. VI-VIII. Endemismo do NW da Península Ibérica. Restrinxida ao afloramento de rochas ultrabásicas da Serra do Careón.

12. *S. virens* Mill., Gard. Dict. ed. 8, n.º 4 (1768)

S. tuberculosa Lam., Fl. Franç. 2: 42 (1779)

S. chamaecyparissus subsp. *viridis* Willd. ex Rouy, Fl. France 8: 224 (1903)

Ind. loc.: "Spain, Castile and León, Miranda de Ebro, Neotipo: P03277835"

Subarbusto 30-70 cm, non viscoso-glanduloso, de glabro a glabrescente, dun verde \pm brillante. Caules vexetativos 5-15(20) cm, \pm erectos, con fascículos laxos de 5-10 follas fasciculares e unha folla

axilante de maior tamaño; caules fértiles (10)15-23(35) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, paralelos, sen follas no terzo superior. Follas lineares, de denticuladas a pinnatisectas, dun ver- de oliva, brillantes; as fasciculares (1,3)2-6(10) \times 0,7-1 mm, sublineares, dentadas, con 16-60 segmentos de 0,1-1,2 mm, imbricados, de ovados a lanceolados, dispostas nun só plano, en xeral co n pecíolo de 0,3-1 mm; as axilantes 4-12 (15) \times 0,7-1,5 mm, cilíndricas, de dentadas a pectinadas, con 24-64 segmentos de 0,5-2 \times c. 0,2 mm, triangular-lanceolados, dispostos en 4 fileiras en varios planos, con pecíolo de 3-5 mm; as superiores e medias dos caules fértiles 6-14(20) mm, planas, escasamente dentadas en ambas marxes, con dentes de 0,1-0,3 \times 0,2 mm, triangulares, con ápice agudo; as inferiores dos caules fértiles cilíndricas como as follas axilantes dos caules vexetativos. Capítulos de 7-18 mm de diámetro, hemisféricos; pedúnculos de 1 mm de diámetro, lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,2-2,5 mm-. Involucro de 5,5-14 mm de anchura, xeralmente umbilicado, glabro; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, netamente carenadas, glabras; as externas, con marxe escariosa de c. 0,3 mm no ápice; as medias e internas 2, con marxe escariosa-hialina na metade superior, lacerada, de 0,6-0,8 mm no ápice e de c. 0,2 mm na parte media. Receptáculo con páleas de 2-3,2 \times 0,5-1 mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, con ápice redondeado-mucronado, glabras. Flósculos 2,8-3,5 \times 0,7-1 mm, con dentes triangulares de 0,5-0,9 \times 0,4-0,6 mm, amarelos. Cipselas 1,5-2,6 \times c. 0,5 mm, oblongas, subcilíndricas, con 4 ou 5 costelas pouco marcadas, lisas, pardas. $2n = 18$.

Solos alterados e claros de matogueira en marxes de río; 500-800 m. VI-VIII. Endemismo do N da Península Ibérica. Bacías Alta do Ebro e media-alta do Douro.. N.v.: abrótno hembra.

Observacións.-As poboacións ibéricas son as únicas naturais coñecidas; no centro de Europa cultívase unha variedade que encaixa coa morfoloxía desta especie. Polas súas follas lineares e disposición das follas nos caules vexetativos, relaciónase co agregado *S. rosmarinifolia*, mentres que a disposición dos segmentos (polo xeral 4-seriados) a aproximan ao agregado *S. chamaecyparissus*. Esta morfoloxía, que relaciona á especie cos dous principais agregados que se recoñecen no xénero, xa levou a súa descrición como híbrido *S. \times pervirens* Sennen & Pau (1907). Os resultados dos estudos

moleculares evidencian o orixe híbrida da especie, a cal se adaptou a un hábitat moi específico. As poboacións presentan unha morfoloxía consistente nas dúas áreas nas que está presente, porén os resultados dos análises xenéticos apuntan a que as poboacións do Douro e do Ebro poderían ter a súa orixe en procesos de hibridación independentes.

13. *S. rosmarinifolia* L., Sp. Pl.: 842 (1753)

Ind. loc.: “Habitat in Hispania” [lectótipo designado por C.J. Humphries in Taxon 47: 365 (1998); Linn 985.2]

Subarbusto 35-90 cm, non viscoso-glanduloso, de glabro a glabrescente, dun verde agrisado ou verde escuro. Caules vexetativos 6-16 cm, \pm erectos, con fascículos formados por 3-7 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles (12)18-30(45) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, paralelos ou escasamente diverxentes. Follas lineares, tuberculado-dentadas, con segmentos dispostos en fileiras nun só plano, opostos, dun verde agrisado a un verde oliva, de glabras a glabrescentes; as fasciculares (1,5)3-9(12) \times 0,5-1 mm, lineares, cilíndricas, enteiras, con segmentos orbiculares de c. 0,4 \times 0,3 mm, conxestos, sésiles ou con pecíolo moi reducido; as axilantes 15-22(35) \times 1-2 mm, lineares, de subcilíndricas a planas, raramente crenado-dentadas na súa metade superior, con 80(120) segmentos de 0,2-0,6 \times 0,1-0,4, do suborbiculares a ovados, conxestos, imbricados, con ápice de 0,2-0,6 mm, de redondeado a agudo, con pecíolo de 1-3 mm; as superiores e medias dos caules fértiles 3-12(17) mm, planas, enteiras, con ápice redondeado ou agudo, as superiores frecuentemente con ápice escarioso; as inferiores dos caules fértiles 8-35 \times 1,2-2 mm, de enteiras a crenado-dentadas, en este último caso con 8-60(75) dentes de 0,1-0,3(0,5) mm, triangulares, obtusos ou agudos. Capítulos de 8-20 mm de diámetro, de hemisféricos a subglobosos; pedúnculos lixeiramente engrosados na base do capítulo - de 1,3-1,5 mm de diámetro-. Involucro de 6-16 mm de anchura, umbilicado ou non, de glabro a glabrescente; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, netamente carenadas, de glabras a glabrescentes; as externas 2,5-4 \times 0,6-2 mm, triangulares, con marxe hialina estreita de c. 0,4 mm no ápice; as medias e internas 2,5-5,5 mm \times 1-1,5 mm, lanceoladas, con marxe hialina de c. 1-3 mm na metade superior. Receptáculo con páleas de 3-4(5) \times 0,8-1 mm, lanceoladas, de

planas a lixeiramente cóncavas, glabras ou escasamente pilosas, mucronadas. Flósculos 3,5-5 × 0,7-1 mm, con dentes triangulares de c. 1 × 0,5 mm, amarelos. Cipselas 1,4-2,2(3) × 0,5-0,7 mm, oblongas, ± comprimidas, cilíndricas, con 4 ou 5 costelas pouco marcadas, lisas, pardas. 2n = 18, 36.

Claros de matogueira, pedregais, solos remexidos, indiferente ao substrato; 250-1900 m. VI-VIII. Endemismo ibérico, distribuído principalmente polo C e W peninsular. N.v.: abrótno hembra, axea, boja negra, bolina, botonera, campanilla, campanillera, pe, guardarropa, hagea de cabezuela, hierba piojera, manzanilla amarga, manzanilla fina, matuecas, meaperros, meyazo, perpetuas de monte, ramos de cacharrerros, *Santolina*, tomillo anisero, tomillo botonero, tomillo de grana, tomillo de los collares, tomillo de los gusanos, tomillo escobero, tomillo guindero, tomillo perruno, tomillo sanjuanero, tonina, verdolan, zanca de araña; port.: abrótno, marcetão.

Observacións.-Especie de morfoloxía notabelmente variábel, principalmente no que respecta ao tamaño das follas e o indumento. Algunhas das poboacións con exemplares pilosos foron descritas como *S. rosmarinifolia* subsp. *castellana* Riv.-Guerra (2011) ou ben foron incorrectamente adscritas a *S. canescens* López Udías & al. (1997). As variantes pilosas están amplamente distribuídas no rango de distribución da especie, e frecuentemente plantas pilosas e glabras forman parte dunha mesma poboación. Optamos por non recoñecer ningunha entidade taxonómica para estas variantes, que resultan indistinguibles polo resto de caracteres morfolóxicos. As poboacións tetraploides de Serra da Arrábida tamén foron descritas a nivel subespecífico, como *S. rosmarinifolia* subsp. *arrabidensis* Riv.-Guerra (2008), estas presentan caracteres morfolóxicos que poden englobarse na variabilidade de *S. rosmarinifolia*, polo que neste tratamento de base morfolóxica descartamos o seu recoñecemento.

14. *S. semidentata* Hoffmanns. & Link., Fl. Portug. 2: 362 (1834)

S. rosmarinifolia subsp. *semidentata* (Hoffmanns. & Link) Valdés Berm. in Anales Jard. Bot. Madrid 38: 135 (1981)

Ind. loc.: “Fréquente aux environs de Bragance”

Subarbusto 30-70 cm, non viscoso-glanduloso, de glabrescente a pubescente. Caules vexetativos 4-15(25) cm, ± erectos, con fascículos formados por 5-10 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles (9)16-45(70) cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, ± paralelos. Follas lineares, do subenteiras a crenado-pectinadas, con segmentos foliares dispostos en 2 fileiras, dun verde agrisado; as fasciculares (3)5-12(18) × 0,7-1 mm, lineares,

cilíndricas, subbenteadas, con 30-120 segmentos de 0,2-0,5 mm, subesféricos, conxestos, sésiles o con pecíolo de 0,5-1 mm; as axilantes 8-17 × 0,7-1,4 mm, de crenadas a pectinadas, con 6-12 segmentos de 0,5-1 × c. 0,2 mm, lanceolados, con pecíolo de 3-5 mm; as superiores dos caules fértiles 5-10 × c. 1 mm, enteiras, planas, sésiles, frecuentemente con ápice escarioso; as inferiores dos caules fértiles 5-18 × c. 0,5 mm, vermiculares, de tuberculadas a crenado-dentadas, con 8-40 segmentos de (0,2)0,5 × 1(1,2) mm, oblongos, de contorno agudo, diferenciados na metade superior da folla, ocasionalmente pectinadas e con segmentos lanceolados de 1-2,5 mm, con pecíolo de 2-4 mm. Capítulos de 9-16 mm de diámetro, hemisféricos; pedúnculos lixeiramente engrosados na base do capítulo -de 1,3-1,50 mm-. Involucro de 6-12,5 mm de anchura, truncado na base, laxamente piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, netamente carenadas, pilosas; as externas con marxe escariosa-hialina lacerada de 0,2-0,3 mm no ápice; as medias e internas, con marxe escariosa-hialina na metade superior, de c. 0,5 mm e lacerada no ápice e de c.0,1 mm na parte media. Receptáculo con páleas de 2,5-3 × 0,7-1 mm, lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, mucronadas, pilosas na parte superior. Flósculos 3,3-4 × 0,7-1 mm, con dentes de 0,5-0,9 × 0,4-0,8 mm, triangulares. Cipselas 1,2-2,3 × c. 0,5 mm, oblongos, subcilíndricos, con 5 costelas pouco marcadas, lisas, pardo-agrisadas.

Solos pouco desenvolvidos, claros de matogueira, marxes de camiño e estradas, indiferente ao substrato, aínda que prefire os básicos e ultrabásicos nos seus límites de distribución; 700-1500 m. VI-VIII. Endemismo NW da Península Ibérica. S da Cordilleira Cantábrica, macizo Galaico-Leonés e montañas do E de Tras-os-Montes.. N.v.: abrótno hembra, tumillo monteseno; port.: abrótno.

15. *S. benthamiana* Jord. & Fourr., Icon. Fl. Eur. 2: 10 (1869)

S. pinnata subsp. *benthamiana* (Jord. & Fourr.) Guinea in Anales Inst. Bot. Cavanilles 37: 32 (1970)

S. chamaecyparissus subsp. *pecten* Rouy, Fl. France 8: 224 (1903)

Ind. loc.: “Gall. austr. Prats de Mollo (Pyrén.Orient.)”

Subarbusto 20-65 cm, non viscoso-glanduloso, laxamente tomentoso, aromático. Caules vexetativos 5-16 cm, ± erectos, con fascículos

formados por (0)1-5 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles 12-33 cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, polo xeral non diverxentes. Follas oblongo-lineares, pinnatisectas -excepto algunhas follas superiores dos caules fértiles que son enteiras-, con segmentos subcilíndricos ou de contorno \pm oblongo, de ápice de redondeado a agudo, a veces apiculado, obtuso ou agudo, dispostos en xeral de maneira \pm laxa, de ordinario en 4 fileiras na zona media da folla, polo xeral pouco decorrentes, sésiles ou curtamente pecioladas, polo xeral laxamente pilosas, verdes ou agrisado-verdosas; as fasciculares 3-18 \times 0,8-4 mm, con 8-32 segmentos de (1)2-5 \times 0,2-0,5 mm; as axilantes 9-23 \times 2,5-8 mm, con 16-40(56) segmentos de (1,5)2,5-7,5 \times 0,2-0,8 mm; as dos caules fértiles 9-25 \times 2,5-7 mm, con (0)14-52 segmentos de (1,5)2-7 \times 0,2-1 mm, subcilíndricos, de contorno oblongo. Capítulos de 10-15 mm de diámetro, non umbilicados, de hemisféricos a subglobosos; pedúnculos algo engrosados na base do capítulo -de 0,8-1,4 mm de diámetro-. Involucro de 6-9 mm de anchura, glabro ou moi laxamente puberulento, en ocasións con glándulas sésiles; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas netamente carenadas, glabras ou glabrescentes, en ocasións con glándulas sésiles dispersas cara a súa base; as externas 2,6-3,4 \times 1-1,6 mm, con marxe escariosa-hialina na metade superior, lacerada, de 0,1-0,3 mm e lacerada no ápice e de c. 0,1 mm na parte media; as medias e internas 3,1-3,8 \times 1,1-1,8 mm, con marxe escariosa-hialina na metade superior ou en ocasións até a base, lacerada, de 0,2-0,5 mm no ápice e de c. 0,1 mm na parte inferior. Receptáculo con páleas de 2,5-3 \times 0,5-0,8 mm, oblongas, cóncavas, co ápice de redondeado a ovado-triangular, polo xeral glabras, en ocasións con glándulas sésiles. Flósculos 3,5-4,3 \times 0,5-1 mm, con dentes de 0,4-0,8 \times 0,3-0,7 mm, triangulares, amarelos. Cipselas 1,7-2 \times 0,5-0,8 mm, oblongas, comprimidas dorsiventralmente, con 4 ou 5 costelas, nas exteriores coas 2 costelas laterais aladas, glabras, dun castaño agrisado.

Pedregais, rochedos e claros de matogueira, polo xeral en substratos calizos, en ocasións sobre xistos; (600)1500-2000 m. VI-VIII. Pirineos centrais e orientais e macizos montañosos veciños. N.v., cat.: botgeta de les mosques, camamilla de muntanya

16. *S. ericoides* Poir., in Lam., Encycl. 6: 504 (1805)

S. chamaecyparissus subsp. *squarrosa* (DC.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 368 (1879)

S. chamaecyparissus subsp. *chamaecyparissus* auct. Hisp., non L., Sp. Pl.: 842 (1753)

S. decumbens auct. Hisp, non Mill., Gard. Dict. ed. 8, n.º 3 (1768)

Ind. loc.: “Cette plante se rencontre dans les contrées méridionales de l’Europe. On a cultivée au Jardin des Plantes” Neotipo: P00752618.

Subarbusto 20-50 cm, non viscoso-glanduloso, laxamente tomentoso, aromático. Caules vexetativos 3-9 cm, ± erectos, con fascículos formados por 2-7 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles 8-26 cm, non ramificados na súa parte media ou superior -excepcionalmente con algunha ramificación na parte media-, erectos, polo xeral non diverxentes. Follas oblongo-lineares, pinnatisectas -excepto algunhas follas superiores dos caules fértiles que son enteiras-, polo xeral laxamente pilosas, de agrisado-verdosas a ± verdes, sésiles ou curtamente pecioladas, con segmentos foliares subesféricos, subcilíndricos ou de contorno ± oblongo, de ápice redondeado ou obtuso -rara vez agudo-, dispostos de maneira ± densa, polo xeral en 4 fileiras na parte media da folla, ± decorrentes; as fasciculares 4-15 × 0,8-1,5 mm, con 14-40 segmentos até de 0,5-2 × 0,2-0,5 mm; as axilantes 6-16 × 1-2 mm, con 35-70 segmentos de 0,5-2 × 0,2- 0,7 mm; as dos caules fértiles 4-20 × 2-3 mm, con (0)36-70 segmentos de 0,5-2(2,5) × 0,3-1,3 mm, ± prominentes, subcilíndricos, de contorno oblongo. Capítulos de 7,5-12,5 mm de diámetro, subglobosos, non umbilicados; pedúnculos algo engrosados na base do capítulo -de 0,6-1,2 mm de diámetro-. Involucro de 5-10 mm de anchura, hemisférico, umbilicado ou no, glabro ou moi laxamente puberulento, en ocasións con glándulas sésiles; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, triangular-lanceoladas, netamente carenadas, glabras ou glabrescentes, polo xeral con glándulas sésiles na súa base -ao menos nas externas-; as externas con marxe escariosa-hialina na metade superior ou até a base, lacerada, de c. 0,2 mm no ápice e de 0,1 mm na parte inferior; as medias e internas con marxe escariosa-hialina na metade superior, rara vez até a base, de c. 0,5 mm e lacerada no ápice. Receptáculo con páleas de 2,5-3 × 0,7-1 mm, oblongas, fortemente cóncavas, co ápice de ovado-triangular a truncado, polo xeral glabras. Flósculos 3,5-5 × 0,5-1 mm, con dentes triangulares de 0,5-0,9 × 0,4-

0,7 mm; amarelos. Cipselas 1,6-2 × 0,5-0,8 mm, oblongas, comprimidas dorsiventralmente, con 4 ou 5 costelas, nas exteriores, as 2 laterais aladas, dun castaño-agrisado. $2n = 18$.

Claros de matogueira, beiras de estrada e camiños, en substratos calizos, silíceos ou xesosos; 0-1800 m. IV-VIII. Península Ibérica e SE de Francia. Principalmente na metade oriental da Península. N.v.: abruétana, abruétano, abrotano hembra, alviruétana, boja, brochera, cipresillo, hierba da sangre, hierba para el mal de las gallinas, manzanilla, manzanilla amarga, manzanilla basta, manzanilla blanca, manzanilla de Mañeru, manzanilla de Mendioroz, manzanilla de abajo, manzanilla de burro, manzanilla da sierra, manzanilla de pastor, manzanilla do monte, manzanilla vulgar, ontina, té, yerba piojera; cat.: botges, botgeta alta, botja, botja conillera, botja negra, botja pansera, camamilla, camamilla, camamilla groga, camamirla, camamirla, camamirla amarga, esperrallac, herba dos cunills, mançanella, mançanera, mançanilla basta, mançanilla borda, mançanilla fina, mançanilla vera, untina; eusk.: asta-kamamila, mandokamamila.

Observacións.-Esta especie considerouse baixo o nome *S. villosa* recentemente (Greuter et al., 2008), xa considerando en rango de especie o taxon que en diversos tratamentos taxonómicos se denominou *S. chamaecyparissus* subsp. *squarrosa*. Sen embargo, a nova circunscrición de *S. villosa* despois das recentes revisións e propostas do material tipo (Giacó et al, 2020, Sáez et al, 2021) fai que este nome específico sexa o que ten prioridade para a designación das poboacións do C e S da Península ibérica. E. Valdés-Bermejo & Antúnez(1981) poñen de manifesto a existencia de dous niveis de ploidía, diploides e tetraploides, nas plantas do C e E ibérico do grupo de *S. chamaecyparissus* L, e os nosos resultados mostran aínda un grupo hexaploide. Así, as plantas tetraploides e hexaploides se caracterizan por ser branco-tomentosas e polas súas brácteas do involucre tomentosas, mentres que as plantas diploides son verdes, glabrescentes e teñen as brácteas do involucre glabras ou subglabras. As plantas diploides se axustan ao concepto que aquí se adopta para *S. ericoides*, mentres que as plantas tetraploides e hexaploides as identificamos como *S. chamaecyparissus* subsp. tomentosa.

Nalgunhas áreas do NE ibérico (en zonas de transición entre o Prepirineo e a Cordilleira Litoral Catalana) existen poboacións de *S. ericoides* con segmentos foliares relativamente longos e dispostos de forma ± laxa, que ás aproxima a *S. benthamiana*. Dos Pirineos centrais franceses (Gède, Hautes Pyrénées) se describiu *S. benthamiana* var. *hispanica* Rouy, Fl. France 8: 225 (1903), que polas súas follas máis curtas e de segmentos cortos (1-3 mm) podería corresponder a *S. ericoides* ou a unha forma intermedia entre esta especie e *S. benthamiana*. Nos Pirineos orientais obsérvase tamén unha transición dende plantas que consideramos aquí baixo *S. decumbens* con pilosidade abundante e segmentos foliares tamén grandes, cara *S. ericoides* máis típicas.

17. *S. vedranensis* (O. Bolòs & Vigo) L. Sáez, M. Serrano, S. Ortiz & R. Carbajal, Phytotaxa 291: 221 (2017)

S. chamaecyparissus var. *vedranensis* O. Bolòs & Vigo in Collect. Bot. (Barcelona) 17: 90 (1987) [basiòn.]

S. chamaecyparissus subsp. *vedranensis* (O. Bolòs & Vigo) Romo, Fl. Silv. Baleares: 305 (1994)

Ind. loc.: “es Vedrà, pr. Eivissa, in rupibus maritimis calcareis, leg. E. Gros, 19 jul. 1920 (BC30056)”

Subarbusto 20-50 cm, non viscoso-glanduloso, laxamente tomentoso, polo xeral \pm aromático. Caules vexetativos 3-6,5 cm, \pm erectos, con fascículos formados por 3-8 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles 7,5-20 cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, polo xeral non diverxentes. Follas de sublineares a estreitamente oblongo-lineares, pinnatisectas, \pm pilosas, verdes ou dun verde agrisado, sésiles ou curtamente pecioladas, con segmentos foliares subesféricos ou de contorno \pm oblongo, polo xeral de ápice redondeado ou obtuso, dispostos, polo xeral, densamente en 4 fileiras, \pm decorrentes ou no; as fasciculares 4-12 \times 0,7-2 mm, con 30-45 segmentos de 0,3-1,5 \times 0,3-0,8 mm; as axilantes 10-33 \times 1,5-5 mm, con 50-110 segmentos de 0,3-2(3,8) \times 0,3-0,8(1) mm; as dos caules fértiles (8)12-46 \times 0,5-3 mm, con 40-116 segmentos de 0,2-2,2 \times 0,2-0,7(1) mm polo xeral subesféricos. Capítulos de 10-16 mm de diámetro, solitarios, hemisféricos; pedúnculos algo engrosados na base do capítulo -de 0,7-1,5 mm de diámetro-. Involucro de 7-10 mm de anchura, de puberulento a laxamente piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, netamente carenadas, \pm pilosas na parte superior, polo xeral con glándulas sésiles dispersas cara a súa base; as externas triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina en toda a súa lonxitude ou até cerca da base, lacerada, de 0,4-0,5 mm no ápice e de c. 0,1 mm na base; as medias e internas de oblongo-triangulares a lanceoladas, con marxe escariosa-hialina en toda a súa lonxitude, lacerada, de c. 0,6 mm no ápice e de c. 0,1 mm na base. Involucro con páleas de 2,5-3,3 \times 0,7-1,5 mm, oblongas, fortemente cóncavas, co ápice de ovado-triangular a triangular, laxamente pilosas na parte media e superior. Flósculos 3,3-4 \times 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,8-1 \times 0,6-0,8 mm. Cipselas 1,8-2,1 \times 0,4-0,7 mm, oblongas, comprimidas dorsiventralmente, con 4

ou 5 costelas, nos exteriores coas 2 costelas laterais aladas, dun castaño-agrisado.

Rochedos e cantís marítimos; 50-380 m. (V)VI-VII. Endemismo das Illas Baleares, illote de Es Vedrà, no SW de Ibiza.

18. *S. decumbens* Mill., Gard. Dict., ed. 8. n. 3 (1768).

S. incana Lam, Fl. Franç. (Lamarck) 2: 43 (1779).

S. tomentosa Fl. Franç. (Lamarck) 2: 41 (1779).

S. villosissima Poir, Enc. Method. Bot. 6: 505 (1804)

S. diversifolia Jord & Fourr, Icon. Fl. Eur., 2: 9 (1869)

Ind. loc.: "Provence-Alpes-Côte d'Azur, Mont Caume, 23 Jun 1972, L. Mercurin s.n. (Neotipo, P00113904).

Subarbusto 20-50 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso, aromático. Caules vexetativos 4-13,5 cm, de erectos a procumbentes, con fascículos formados por 3-8 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles 5-20 cm, raramente ramificados na súa parte media superior, erectos, \pm diverxentes. Follas de oblongas a oblongo-lineares, pinnatisectas, en xeral densamente pilosas, de verde agrisado a branquecinas, con pecíolos de até 10 mm, con segmentos foliares de lineares subcilíndricos a oblongos, de ápice redondeado ou obtuso, dispostos \pm densamente en 4 fileiras, \pm decorrentes; as fasciculares 2-7 \times 0,7-2 mm, con segmentos esféricos a ovoideos de 0,3-1 \times 0,3-0,6 mm, oblongas; as axilantes 10-18 (25) \times 0,7-3 mm, con segmentos de 0,4-2 \times 0,3-0,6 mm con pecíolos de até 10 mm; as dos caules fértiles 8-20 (25) \times 0,7-3,5 mm, con 4-52 segmentos de 0,3-2,2 \times 0,4-1,3 mm, de subesféricos a subcilíndricos. Capítulos de (5)6-10 mm de diámetro, solitarios ou máis raramente 2 ou 3 en panícula laxa, de hemisféricos a subglobosos; pedúnculos algo engrosados na base do capítulo -de 0,7-1,2 mm de diámetro-. Involucro de 5-8 mm de anchura, piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, netamente carenadas, polo xeral abundantemente pilosas nas marxes e na quilla-; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita, lacerada, de 0,2 mm no ápice e non decorrente; as medias e internas 3 de oblongo-triangulars a lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita no ápice c. 0,4 mm. Involucro con páleas de 2-3 \times 0,5-1 mm, oblongas,

fortemente cóncavas, co ápice de ovado-triangular a triangular, pilosas na parte superior. Flósculos $3-4 \times 0,6-1$ mm, con 5 dentes triangulares de $0,5-1,1 \times 0,4-0,6$ mm. Cipselas $1,8-2,1 \times 0,4-0,7$ mm, oblongas, comprimidas dorsiventralmente, con 4 ou 5 costelas, nos exteriores coas 2 laterais aladas, dun castaño-agrisado. $2n = 18$.

Matogueiras e beiras de camiño en substratos calizos; 500-1500 m. V-VII. Endemismo da Provenza e do Leste dos Pirineos.

Observacións-As poboacións dos Pirineos orientais teñen unha morfoloxía con pinnas algo maiores dentro do conxunto da especie. Lamarck na súa Flora Française propón para as poboacións provenzais o nome *S. tomentosa*, mentres que para plantas con follas tomentosas do entorno de Narbonne as inclúe dentro de *S. incana*. As sutís diferenzas morfolóxicas poderían apoiar a separación en dúas especies, ao igual que a diferenciación xa existente no referido aos haplotipos observados nos marcadores do ADN cloroplástico.

19. *S. villosa* Mill., Gard. Dict., ed. 8. n. 2 (1768)

S. tomentosa Pers., Syn. Pl. 2: 406 (1807) [nom. subst.], nom. illeg., non Lam., Fl. Franç. 2: 41(1779)

S. chamaecyparissus subsp. *chamaecyparissus* auct., non L., Sp. Pl.: 842 (1753)
Ind. loc.: "Hab. in Hispania"

Subarbusto (10)20-45 cm, non viscoso-glanduloso, densamente tomentoso, aromático. Caules vexetativos 3,5-12 cm, de erectos a procumbentes, con fascículos formados por 2-7 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; caules fértiles 8,5-25 cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, polo xeral non diverxentes. Follas oblongo-lineares, pinnatífidas ou pinnatisectas - excepto algunhas follas superiores dos caules fértiles que son enteiras -, polo xeral densamente pilosas, branquecinas ou agrisadas, sésiles ou curtamente pecioladas, con segmentos foliares subesféricos, subcilíndricos ou de contorno \pm oblongo, de ápice redondeado ou obtuso -rara vez agudo-, dispostos de maneira laxa ou densa, polo xeral en 4 fileiras na parte media da folla, \pm decorrentes; as fasciculares 3-7 \times 0,5-1,2 mm, con 10-38 segmentos foliares de $0,2-0,5 \times 0,2-0,4$ mm; as axilantes 5-14 \times 1-2 mm, con 10-54 segmentos de $0,2-1 \times 0,2-0,5$ mm, sésiles ou con pecíolo de 0,5-1 mm; as dos caules fértiles 4-17 \times

1,5-2,5 mm, con 12-48 segmentos até de $0,2-1 \times 0,2-0,7$ mm, polo xeral pouco prominentes, de subesféricos a subcilíndricos, sésiles ou con pecíolos de até 2 mm. Capítulos de 5,5-10 mm de diámetro, subglobosos, non umbilicados; pedúnculos algo engrosados na base do capítulo -de 0,8-1,3 mm de diámetro-. Involucro de 5,5-10 mm de anchura, polo xeral densamente piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, netamente carenadas, triangular-lanceolados, polo xeral densamente pilosos, en ocasións con glándulas sésiles na súa base -ao menos nas externas-; as externas con marxe escariosa-hialina na metade superior, rara vez até a base, lacerada, de 0,4-0,8 mm no ápice e de c. 0,1 mm na parte inferior; as medias e internas con marxe escariosa-hialina en toda a súa lonxitude, fimbriada-lacerada, de 0,4-1,2 mm no ápice e de 0,1 mm na base. Receptáculo con páleas de $2,7-3,6 \times 0,8-1,5$ mm, oblongas, fortemente cóncavas, co ápice redondeado, ovado-triangular ou truncado, pilosas na metade superior, en ocasións con glándulas sésiles. Flósculos $3,5-4 \times 0,5-1$ mm, con dentes de $0,5-1 \times 0,4-0,7$ mm. Cipselas $1,3-1,8 \times 0,4-0,7$ mm, oblongas, comprimidas dorsiventralmente, con 4 ou 5 costelas, nos exteriores coas 2 costelas laterais aladas, dun castaño agrisado. $2n = 36, 54$

Matogueiras e beiras de estrada e camiños, polo xeral en substratos calcarios; 0-1500 m. V-VII. Endemismo do C e S da Península Ibérica, con poboacións disxuntas cun núcleo nas provincias de Madrid e Guadalajara e o outro no Sur dende Cádiz a Murcia. N.v.: abrótnano hembra, bojeta, cipresillo, espantaleón, tomillo blanco, tomillo borde, tomillo chotero, santolina.

Observacións.-Taxon que en ocasións foi confundido con *S. ericoides*, co que coincide en boa parte da súa área de distribución, no C e S da Península Ibérica. Obsérvanse dous niveis de ploidía, tetraploides nas poboacións do C da Península e hexaploides no C peninsular. Non se observan caracteres morfolóxicos evidentes para a diferenciación entre os dous taxones. As poboacións de Grazalema presentan as follas cun tamaño medio maior, pero en rangos que se solapan coas outras poboacións andaluzas e coas do C peninsular.

20. *S. magonica* (O. Bolòs, Molin. & P. Monts.) Romo, Fl. Silv. Balears: 303 (1994)

S. chamaecyparissus subsp. *magonica* O. Bolòs, Molin. & P. Monts. in Acta Geobot. Barcinon. 5:

107 (1970) [basiòn.]

Ind. loc.: “Minorica, Tirant, ubi leg. Rodríguez Femenias (BC)”

Subarbusto 20-50 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso-canescete, aromático. Caules vexetativos 4-13,5 cm, \pm erectos, con fascículos formados por 3-7 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles 5-25 cm, ramificados na súa zona media ou superior ou non ramificados, erectos, \pm diverxentes. Follas de oblongas a oblongo-lineares, pinnatisectas -excepto algunhas follas superiores dos caules fértiles que son enteiras-, en xeral densamente pilosas, dun verde agrisado, ocasionalmente branquecinas, sésiles ou curtamente pecioladas, con segmentos foliares subesféricos ou de contorno \pm oblongo, de ápice redondeado ou obtuso -rara vez agudo-, dispostos, polo xeral, densamente en 4 fileiras, \pm decorrentes; as fasciculares 2-9 \times 0,7-1,5 mm, con segmentos de 0,3-1 \times 0,3-0,6 mm; as axilantes 4-12 \times 0,7-3 mm, con segmentos de 0,4-1,5(2) \times 0,3-0,6 mm; as dos caules fértiles 4-15 \times 0,7-3,5 mm, con 4-52 segmentos de 0,3-2,2 \times 0,4-1,3 mm, de subesféricos a subcilíndricos. Capítulos de (5)6-10 mm de diámetro, solitarios ou máis raramente 2 ou 3 en panícula laxa, hemisféricos; pedúnculos algo engrosados na base do capítulo -de 0,7-1,3 mm de diámetro-. Involucro de 6-9 mm de anchura, piloso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, netamente carenadas, polo xeral densamente pilosas e con glándulas sésiles cara a súa base -ao menos nas externas-; as externas triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina en toda a súa lonxitude, lacerada, de 0,2-0,4 mm no ápice e de c. 0,1 mm na base; as medias e internas de oblongo-trianguares a lanceoladas, con marxe escariosa-hialina en toda a súa lonxitude, lacerada, de c. 0,5 mm no ápice e de c. 0,1 mm na base. Involucro con páleas de 2-3,1 \times 0,6-1 mm, oblongas, fortemente cóncavas, co ápice de ovado-triangular a triangular, pilosas na parte superior. Flósculos 3-4 \times 0,6-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,6-1 \times 0,4-0,8 mm. Cipselas 1,8-2,1 \times 0,4-0,7 mm, oblongas, comprimidas dorsiventralmente, con 4 ou 5 costelas, nos exteriores coas 2 laterais aladas, dun castaño-agrisado. $2n = 18$.

Matogueiras xeroacánticas de montaña ou litorais, rochedos e pedregais; 0-1436 m. (V)VI-VIII. Endemismo das Illas Baleares orientais, Mallorca e Menorca. N.v.: manzanilla de Mahón; cat.: camamilla da mar, camamilla de Maó, camamilla de muntanya, camamilla da mar, camamilla da Mola, camamilla de Maó, camamilla de muntanya.

Observacións.-Taxon con certa variabilidade morfolóxica, detectábel incluso a nivel poboacional, especialmente no que se refire ao tamaño e coloración das follas e á densidade do indumento. As poboacións das zonas altas da montaña mallorquina describíronse como *S. chamaecyparissus* var. *teucrietorum* (Bolòs & Vigo, 1987), para diferencialas das poboacións de zonas litorais de Mallorca e Menorca, non obstante non se observan discontinuidades morfolóxicas entre as variedades.

Os capítulos desta especie, cuxa recolección está regulada, empréganse para preparar infusións con propiedades dixestivas e antiespasmódicas, entre outras. Existen plantacións co fin de obter esta planta sen ter que recorrer á recolección en poboacións naturais.

21. *S. ascensionis* Sennen ex Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 26: 211 (1935).

Ind. loc.: “Metalza, Ain-Zora, coteaus marneux, 1250 m. Tipo RAB042601 “

Subarbusto 40-90 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso. Caules vexetativos 3-11 cm, \pm erectos, con fascículos formados por 3-6 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles 8-20 cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, en ocasións diverxentes. Follas de lineares cilíndricas a vermiculares, subbenteadas a crenado-dentadas, tomentosas, branquecinas, sésiles ou curtamente pecioladas, con segmentos foliares ovoideos, polo xeral de ápice redondeado a obtuso, dispostos, polo xeral, en 4 fileiras, imbricados; as fasciculares 2,5-6 \times 0,7-1,5 mm, con segmentos en xeral fortemente adpresos indistinguibles; as axilantes 9-15(20) \times 0,8-1,5 mm, con 38-80 segmentos de 0,2-0,6(1) \times 0,1 mm, ovoideos de ápice agudo; as dos caules fértiles mm, con 30-60 segmentos de 0,2-0,5 \times 0,1 mm con segmentos de triangulares a ovoideos. Capítulos de 8-10 mm de diámetro, solitarios, hemisféricos a subglobosos; pedúnculos escasamente engrosados na base do capítulo -de 0,5-0,8 mm de diámetro-. Involucro de 5-8 mm de anchura, densamente tomentoso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series, escasamente carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, sen marxe escariosa, ápice escuro; as medias e internas, de oblongo-triangulares a lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita no ápice, lacerada, de c. 0,4 mm no ápice e non decorrente. Involucro con páleas de 2,5-3,3 \times 0,7-1,5 mm, oblongas, planas a lixeiramente cóncavas, co ápice agudo, abundantemente pilosas. Flósculos 2-5 \times 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,8-1 \times

0,6-0,8 mm. Cipselas 1,8-2,1 × 0,4-0,7 mm, oblongas, cilíndricas, con células mucilaxinosas en bandas paralelas, de ton castaño-avermellado. 2n= ?

Paredes arxilosas en solos calcáreos 1200-1300 m. (V)VI-VIII.). Endemismo de Marrocos oriental, coñecida só do entorno de Ain Zohra, Provincia de Driouch. N.v.:

Observacións.- Especie cun área moi restrinxida, só a observamos no campo en paredes verticais. A recolección de Sennen está amplamente distribuída polos herbarios europeos, porén é do pouco material con esta morfoloxía que podemos revisar. Todos os pregos amosan unha morfoloxía consistente, ben diferenciado de *S. africana* polas follas vermiculares que presenta. O apoio dos resultados xenéticos que manteñen esta especie distinguible de *S. africana* apoia a hipótese de que estamos ante un endemismo de área restrinxida ao NE de Marrocos, na parte oriental do Riff.

22. *S. africana* Jord. & Fourr. Icon. Fl. Eur.2: 8 (1869).

Ormenis africana (Jord & Fourr.) Litard & Maire in Jahandiez & Maire, Cat. Pl. Maroc 3: 765 (1934).

Ormenis pseudosantolina Maire in Mem. Soc. Sc. Not. Maroc 15: 41 (1926).

Ind. loc.: “Africa bor . Batna (Algérie)”

Subarbusto 20-50 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso, polo xeral ± aromática. Caules vexetativos 3-6,5 cm, ± erectos, con fascículos formados por 3-5 follas fasciculares e unha folla axilante de maior tamaño; os fértiles 5,5-15 cm, non ramificados na súa parte media ou superior, erectos, non diverxentes. Follas de lineares cilíndricas a estreitamente oblongo-lineares, subteirais a pinnatisectas, tomentosas, branquecinas o verde agrisadas, sésiles ou curtamente pecioladas, con segmentos foliares de ovoideos a lineares, polo xeral de ápice redondeado a agudo, dispostos, polo xeral, en 4 fileiras, ± imbricados; as fasciculares 3-8 × 0,7-1,5 mm, con segmentos fortemente adpresos indistinguibles; as axilantes 10-18(24) × 1,5-3,5 mm, con 25-70 segmentos de 0,2-3(4) × 0,3-0,8(1) mm; as dos caules fértiles 7-18 × 0,5-4 mm, con 15-60 segmentos de 0,2-2 × 0,2-0,7(1) mm con segmentos de ovoideos a lineares. Capítulos de 6-10 mm de diámetro, solitarios, hemisféricos; pedúnculos escasamente engrosados na base do capítulo -de 0,5-0,8 mm de diámetro-. Involucro de 4-7 mm de anchura, densamente tomentoso; brácteas dispostas en 3 ou 4 series,

escasamente carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina só no ápice, lacerada, de 0,2-0,4 mm, ápice escuro; as medias e internas, de oblongo-triangulars a lanceoladas, con marxe escariosa-hialina no ápice, lacerada, de c. 0,6 mm no ápice e non decorrente. Involucro con páleas de 2,5-3,3 × 0,7-1,5 mm, oblongas, lixeiramente cóncavas, co ápice de a ovado-triangular triangular, abundantemente pilosas na parte media e superior. Flósculos 2-5 × 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,8-1 × 0,6-0,8 mm. Cipselas 1,8-2,1 × 0,4-0,7 mm, oblongas, cilíndricas, con células mucilaxinosas en bandas paralelas, de ton castaño-avermellado. 2n=18, 36.

Matogueiras en áreas pedregosas ; 1000-1436 m. (V)VI-VIII.). Endemismo do N de África con distribución pouco coñecida. Atlas medio marroquí, e a súa continuación en Alxeria no Atlas Telliano, e no seu extremo oriental nas Montañas de Aurés. N.v.: -

Observacións.- As poboacións de Marrocos son tetraploides e as de Tunisia diploides, descoñécese a distribución destes dous citotipos, e a cal corresponden as poboacións alxerinas. As poboacións diploides presentan un porte de menor tamaño e follas menores e agrisadas, poren se solapan cos rangos de tamaño na variabilidade observada nas poboacións tetraploides. Nos estudos xenéticos, existe diferenciación nos marcadores con ADN ribosómico, pero dado o reducido material dispoñíbel en Alxeria e Tunisia conservamos ambas poboacións dentro da mesma especie., á espera de futuros estudos.

23. S. pinnata Viv, Elench. Pl. (Viviani) 31 (1802).

Santolina leucantha Bertol. Moen. Ital. 43 (1819).

Ind. loc.: “Monte Bruscciana., Tipo GDC00450891 “

Subarbusto 20-40 cm, non viscoso-glanduloso, glabro a glabrescente. Caules vexetativos 4-8 cm, decumbentes, con follas dun único tipo; os fértiles 10-25 cm, non ramificados ou ramificados na súa parte media, erectos, non diverxentes. Follas de lineares a lanceoladas, pouco robustas, pinnatisectas, sésiles ou curtamente pecioladas, con 20-60 segmentos lineares, con ápice agudo, dispostos, polo xeral, en 4 fileiras, alternos;. Capítulos de 5-10 mm de diámetro, hemisféricos, pedúnculos non engrosados na base do capítulo -de 0,5-0,8 mm de diámetro-. Involucro de 5-7 mm de anchura, glabro a glabrescente; brácteas dispostas en 3 series, escasamente carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina moi estreita no ápice de 0,1-

0,3 mm, escurecida; as medias e internas lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita de c. 0,4 mm no ápice e non decorrente, escurecida. Involucro con páleas lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, co ápice triangular, glabras, escariosas no ápice. Flósculos 2-5 × 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,8-1 × 0,6-0,8 mm, brancos. Cipselas 0,8-1,5 × 0,4-0,7 mm, comprimidas dorsiventralmente, ton pardo. 2n=18.

Matogueiras en solos esqueléticos e beiras das estradas ; 1200-1600 m. (V)VI-VIII.). Endemismo restrinxido aos Alpes Apuanos no C de Italia. N.v.: *Crespolina apuana*.

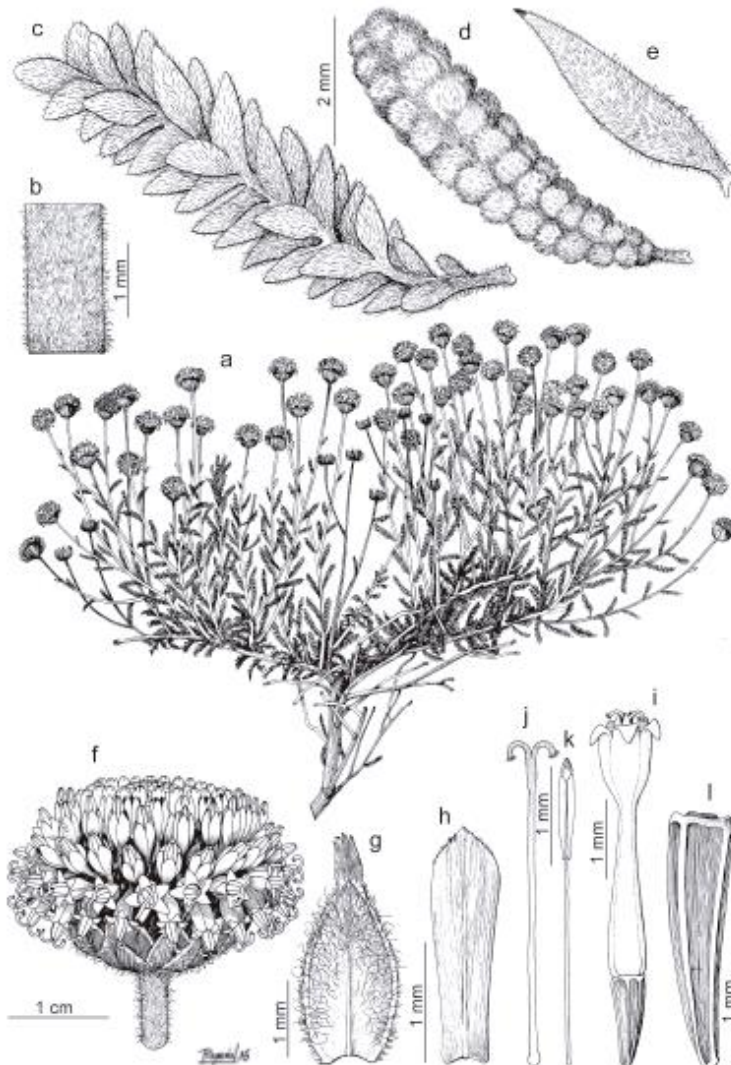
24. *S. ligustica* Arrigoni, *Webbia* 32(1): 129 (1977).

Ind. loc.: “Deiva Marina, fra Piazza e Castagnola, zona ofiolitiche., Holotipo FI0018161 “

Subarbusto 20-45 cm, non viscoso-glanduloso, densamente pilosa. Caules vexetativos 5-15 cm, erectos, con follas dun único tipo; os fértiles 15-22 cm., ramificados dende a súa parte media ou superior, erectos, escasamente diverxentes. Follas de lineares a lanceoladas, pouco robustas, pinnatisectas, sésiles ou curtamente pecioladas, con 12-40 segmentos lineares de 1-5 mm, con ápice agudo a redondeado, dispostos, polo xeral, en 4 fileiras, alternos, sésiles ou con pecíolos de até 3 mm. Capítulos de 4-6 mm de diámetro, subglobosos, pedúnculos non engrosados na base do capítulo -de 0,5-0,8 mm de diámetro-. Involucro de 4-5 mm de anchura, piloso nas marxes das brácteas e quilla; brácteas dispostas en 3 series, escasamente carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita no ápice de 0,2-0,4 mm, non escurecida; as medias e internas lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita de c. 0,5 mm no ápice e non decorrente, non escurecida. Involucro con páleas lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, co ápice triangular, pilosas no ápice e escasamente pilosas na parte media. Flósculos 2-5 × 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,4-1 × 0,6-0,8 mm, brancos. Cipselas 0,8-1,2 × 0,4-0,7 mm, comprimidas dorsiventralmente, ton pardo-agrisado. 2n=18.

Matogueiras en solos esqueléticos e beiras das estradas, principalmente en rochas ultrabásicas. 0-600 m. (V)VI-VIII.). Endemismo restrinxido á Liguria (Italia). N.v.: Crespolina ligure.

Fig. 24. Lámina de *S. magonica* publicaca en *Flora iberica*.



Lám. 372.-*Santolina magonica*, Cap de Favàritx, Menorca (MA 887302): a) hábito; b) detalle del tallo; c) hoja axilante; d) hoja axilar; e) hoja superior; f) capítulo; g) bráctea involucral externa; h) pálea; i) flósculo; j) estilo y estigmas; k) estambre; l) aquenio.

25. *S. etrusca* (Lacaita) Marchi & D'Amato, Inform. Bot. Ital. 5: 93 (1973)

S. chamaecyparissus var. *etrusca* Lacaita, Nuovo Giorn. Bot. Ital. 32:215-216 (1925)

S. pinnata subsp. *etrusca* (Lacaita) Guinea ex C. Jeffrey, Bean, Trees & Shrubs, ed. 8, 5:323 (1980)

Ind. loc.: "In glareosis prope flumen Orcia sub oppidum Radicofani., Lectotipo BM000909645 "

Subarbusto 20-45 cm, non viscoso-glanduloso, densamente piloso. Caules vexetativos 8-20 cm, erectos, con follas organizadas en fascículos con unha folla axilante de cor agrisado, os fértiles 15-22 cm, ramificados no seu terzo superior, erectos, non diverxentes de cor verde-agrisado. Follas lineares, robustas, pinnatisectas a crenado dentadas, sésiles ou curtamente pecioladas, con 18-60 segmentos de linear-lanceolados a ovoideos; as a de 1-2,5 mm, con ápice agudo a redondeado, dispostos en 4 fileiras, alternos, sésiles ou con pecíolos de até 4 mm; as fasciculares 1-2,5 × 0,7-1,5 mm, con segmentos imbricados, ovoideos; as axilantes 16-24(30) × 1,5-2 mm, con 25-70 segmentos de 0,2-2 × 0,3-0,6 mm; as dos caules fértiles 7-18 × 0,5-4 mm, con 15-60 segmentos de 0,2-2 × 0,2-0,7(1) mm con segmentos de ovoideos a lineares. Capítulos de 4-6 mm de diámetro, globosos, pedúnculos non engrosados na base do capítulo -de 0,5-0,8 mm de diámetro-. Involucro de 4-5 mm de anchura, piloso en toda a superficie, brácteas dispostas en 3 series, carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita no ápice de c. 0,2 mm, non escurecida; as medias e internas lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita de c. 0,4 mm no ápice e non decorrente, non escurecida. Involucro con páleas lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, mucronadas, pilosas na metade superior. Flósculos 2-4 × 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,4-0,5 × 0,6-0,8 mm, amarelo pálido.. Cipselas 0,8-1,2 × 0,4-0,7 mm, comprimidas dorsiventralmente, ton pardo-agrisado. 2n=18.

Matogueiras en solos rochosos e areosos e taludes das estradas, principalmente en rochas calcáreas e ultrabásicas. 100-800 m. (V)VI-VIII.). Endemismo do C de Italia. N.v.: *Crespolina etrusca*

26. *S. corsica* Jord. & Fourr. Icon. Fl. Eur. 2: 9 (1869).

S. chamaecyparissus var. *incana* subvar. *corsica* (Jord. & Fourr.) Rouy, Fl. France 8: 223 (1903).

S. chamaecyparissus var. *corsica* (Jord. & Fourr.) Fiori. Nuov.. Fl. Italia, 2:659 (1927).

Ind. loc.: “Corsica, Bastia”. Lectotipo: Ilustración “*S. corsica* Jord et Fourr” in Jordan & Fourreau, Icon. Flor. Eur. (1869)

Subarbusto 20-60 cm, non viscoso-glanduloso, tomentoso de ton xeral branquecino. Caules vexetativos 8-15 cm, erectos, con follas homomorfas; os fértiles 10-20 cm, ramificados no seu terzo superior, erectos, non diverxentes. Follas lineares de 8-20 mm, robustas, dentadas a crenado dentadas, sésiles ou curtamente pecioladas, con 18-60 segmentos de 0,2-0,8 mm x 0,2, esféricos a oblongo-lanceolados, imbricados. Capítulos de 4-6 mm de diámetro, globosos, pedúnculos non engrosados na base do capítulo -de 0,5-0,8 mm de diámetro-. Involucro de 3,5-5 mm de anchura, piloso en toda a superficie, brácteas dispostas en 3 series, netamente carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita no ápice de c. 0,2 mm, non escurecida; as medias e internas lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita de c. 0,6 mm no ápice e non decorrente, non escurecida. Involucro con páleas lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, ápice triangular, pilosas no ápice. Flósculos 2-4 × 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,4-0,5 × 0,6-0,8 mm, amarelo brillante.. Cipselas 1-1,5 × 0,4-0,6 mm, comprimidas dorsiventralmente, ton agrisado. 2n=36.

Solos areosos e pedregosos en matogueiras despexadas. 200-1300 m. (V)VI-VIII.). Endemismo de Córsega e C de Sardeña?. N.v.: Crespolina di Corsica

Observacións: A presenza en Sardeña non está clara, con poboacións supostamente na zona central poderían ter hibridado con *S. insularis* e a morfoloxía é intermedia entre as poboacións de Córsega e o endemismo de Sardeña, presentando capítulos de maior tamaño que os das poboacións corsas.

27. *S. insularis* (Gennari ex Fiori) Arrigoni, Webbia 34(1): 263 (1979)

S. chamaecyparissus var. *pectinata* f. *insularis* Gennari ex Fiori, Fl. Italia 3(1). 270 (1903)

S. chamaecyparissus subsp. *insularis* (Gennari ex Fiori) Yeo, Bot. J. Linn. Soc., 70: 18 (1975)

Ind. loc.: “Sardinia, Monti d’ Iglesias a S. Benedetto, Lectotipo FI002787 “

Subarbusto 30-45 cm, non viscoso-glanduloso, densamente piloso. Caules vexetativos 8-20 cm, erectos, con follas homomorfas, de cor agrisado; os fértiles 15-30 cm, ramificados na súa metade superior, erectos, non diverxentes de cor verde-agrisado. Follas lineares, robustas, pinnatisectas, con pecíolos de 4-8 mm, con 24-80 segmentos de redondeados a lanceolados; as dos caules vexetativos de 30-60 mm, con segmentos de 0,6-2 x 0,4-0,7 mm, con ápice redondeado, raramente agudo, dispostos en 4 fileiras, alternos, con pecíolos de até 6 mm; as dos caules fértiles de 18-25 x 0,7-2 mm, con segmentos de 0,8-2,5 x 0,5, de lineares a oblongos. Capítulos de 10-16 mm de diámetro, hemisféricos a subglobosos, pedúnculos engrosados na base do capítulo -de 0,6-1,2 mm de diámetro-. Involucro de 5-8 mm de anchura, piloso en toda a superficie, brácteas dispostas en 3 series, carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita só no ápice de c. 0,2 mm, non escurecida; as medias e internas lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita de c. 0,4 mm no ápice e non decorrente, non escurecida. Involucro con páleas lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, mucronadas, pilosas na metade superior. Flósculos 2-4 x 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,4-0,5 x 0,6-0,8 mm, amarelos. Cipselas 1-1,5 x 0,4-0,7 mm, comprimidas dorsiventralmente, ton pardo-agrisado. 2n=54.

Matogueiras despexadas e solos remexidos beiras das estradas, principalmente en rochas calcarias. 100-1200 m. (V)VI-VIII.). Endemismo do C e S de Sardeña. N.v.: *Crespolina maggiore*

Observacións: Os resultados dos estudos xenéticos mostran que existe diferenciación entre as poboacións das montañas do C de Sardeña e as poboacións do Sur, máis estudos son necesarios para clarificar como se relacionan estas poboacións e se existe introgresión coa especie *S. corsica*.

28. *S. neapolitana* Jord. & Fourr., Icon. Fl. Eur. 2: 10 (1869).

S. chamaecyparissus var. *pectinata* f. *semivirescens* Fiori, Fl. Italia 3(1). 270 (1903)

S. neapolitana f. *semivirescens* (Fiori) Lacaita, Nuovo Giorn. Bot. Ital. 32: 219. (1925)

S. pinnata subsp. *neapolitana* (Jord. & Fourr.) Guinea ex C. Jeffrey, in W.J. Bean, Trees & Shrubs ed. 8, 4: 322 (1980).

Ind. loc.: “Campania, Mont S. Angelo di Castellammare, Lectotipo FI058911 “

Subarbusto 30-40 cm, non viscoso-glanduloso, densamente piloso. Caules vexetativos 15-20 cm, de erectos a procumbentes, con follas dimórficas agrupadas en fascículos, de cor branquecina; os fértiles 15-30 cm, ramificados na súa metade superior, erectos, non diverxentes de cor verde-agrisado. Follas lineares, robustas, pinnatisectas, pecioladas, con 18-60 segmentos de linear-lanceolados a ovoideos; as axilantes dos caules vexetativos de 30-60 mm, pectinadas con segmentos de 2-5 x 0,4-0,7 mm, lineares a linear-lanceolados con ápice agudo a redondeado, dispostos en 4 fileiras, alternos, con pecíolos de até 8 mm; as fasciculares dos caules vexetativos de 20-40 mm, con segmentos ovoideos a elípticos, de 1 x 0,5 mm, xeralmente imbricados; as dos caules fértiles de 18-40 x 0,7-1,5 mm, con segmentos de 0,8-2 x 0,5, de lineares a lanceolados. Capítulos de 8-10 mm de diámetro, hemisféricos a subglobosos, pedúnculos engrosados na base do capítulo -de 0,6-1,2 mm de diámetro-. Involucro de 5-8 mm de anchura, piloso en toda a superficie, brácteas dispostas en 3 series, carenadas; as externas, triangular-lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita no ápice de c. 0,2 mm, non escurecida; as medias e internas lanceoladas, con marxe escariosa-hialina estreita de c. 0,4 mm no ápice e non decorrente, non escurecida. Involucro con páleas lanceoladas, de planas a lixeiramente cóncavas, mucronadas, pilosas na metade superior. Flósculos 2-3,5 x 0,7-1 mm, con 5 dentes triangulares de 0,2-0,4 x 0,6-0,8 mm, amarelos.. Cipselas 1-1,5 x 0,4-0,7 mm, comprimidas dorsiventralmente, ton pardo-agrisado. $2n=18$.

Matogueiras despexadas e solos remexidos beiras das estradas, sobre rochas calcarias. 100-1200 m. (V)VI-VIII.). Endemismo de área moi restrinxida na Campania. N.v.: *Crespolina napoletana*

Conclusiones

1. O xénero *Santolina* é monofilético, coa especie *S. elegans* situada coma irmán das restantes especies nas filoxenias de ADN cloroplástico e nuclear ribosómico. Na tribo Santolininae non se resolven claramente as relacións, confirmándose *Mecomischus* e *Rhetinolepis* coma os xéneros máis próximos a *Santolina*,
2. Nas filoxenias recupérase a estrutura en dous grandes grupos de especies, que se corresponden principalmente cos dous agregados recoñecidos no xénero, agg. *S. chamaecyparissus* e *S. rosmarinifolia*. Porén, a clasificación dalgunha das especies discrepa do agardado se atendemos á súa morfoloxía, indicando a importancia da introgresión no xénero.
3. A ploidización explícase en varios casos por procesos de aloploidización. O que acontece en *S. villosa*, *S. montiberica*, *S. africana* e *S. fruticosa*.
4. Os resultados das análises filoxenéticas apoian a proposta de catros novas combinacións a nivel específico *S. vedranensis*, *S. montiberica*, *S. subclausa* e *S. fruticosa*. Así como a diferenciación de *S. ascensionis*, respecto á *S. africana*, e de *S. villosa* fronte a *S. decumbens*.

5. A orixe do xénero sitúase nun rango de 9-6 Ma nunha área compartida entre a Península ibérica e o Norte de África, probablemente relacionada co cinto Bético-Rifeño.
6. *S. elegans* representa unha liñaxe antiga no conxunto de *Santolina*, a súa segregación é a que data a orixe do xénero respecto a un ancestro común dos dous clados principais. O recoñecemento da especie coma un Fósil vivo ameazado (*Endangered Living Fossil*) pode contribuír a súa conservación.
7. Os patróns de evolución en *Santolina* mostran procesos de vicinanza entre N. de África e Península ibérica relacionados coa fin da crise Mesiniense (5,33 Ma) e unha radiación posterior con especiación polo Sur de Europa asociada aos refuxios glaciais no Pleistoceno.
8. A relación de *S. magonica*, de Mallorca e Menorca, con *S. corsica* e *S. insularis*, de Córcega e Cerdeña, apunta a un patrón de dispersión a longa distancia entre estes grupos de illas, escasamente documentado en plantas.
9. Os caracteres morfolóxicos das follas de *Santolina semidentata* e *S. rosmarinifolia* correlacionouse coas Temperaturas mínimas nos meses máis fríos e húmidos e coas Precipitacións nos meses máis secos, evidenciando a relación da morfoloxía foliar co nicho climático.
10. A modelización de nicho baseada nas variables climáticas relacionadas coa morfoloxía foliar recupera unha área constrinxida para *S. semidentata* e maior para as dúas subespecies de *S. rosmarinifolia*, o que podería supor unha menor capacidade de adaptación a mudanzas climáticas futuras

na especie *S. semidentata* e favorecer os procesos de introgresión con *S. rosmarinifolia*.

11. No estudo morfolóxico do xénero, e apoiado nos resultados das análises filoxenéticas, recoñecemos 28 especies. Preséntase unha chave dicotómica para a identificación destas especies e as súas descricións completas.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

O material suplementario está recollido publicado no repositorio en liña Zenodo.org co DOI: 10.5281/zenodo.6012459. Dispoñible no enlace <https://zenodo.org/deposit/6012459>

Anexo 1. Espécimes incluídos nas análises filoxenéticas cos correspondentes números do Genbank.

Anexo 2. Matriz para os marcadores cloroplásticos da familia Compositae, empregada nas análises de datación do xénero.

Anexo 3. Matrices dos marcadores cloroplásticos e ETS para a tribo Anthemideae, empregadas na datación e nas análises bioxeográficas.

Anexo 4. Listado de espécimes empregados no estudo da variabilidade morfolóxica.

Fig. S1. Splitstree obtido coas secuencias de clons dos ITS.

Fig. S2. Árbore coas estimas de diverxencia temporal obtida coa matriz de marcadores cloroplásticos para a matriz de toda a familia Compositae.

REFERENCIAS

Adams, K.L., Wendel, J. (2005) Polyploidy and Genome Evolution. *Plants. Current Opinion. Plant Biology*, 8: 135-141.

Alcántara-Ayala, O., Oyama, K., Ríos-Muñoz, C. A., Rivas, G., Ramirez-Barahona, S. & Luna-Vega, I. (2020). Morphological variation of leaf traits in the *Ternstroemia lineata* species complex (Ericales: Pentaphragaceae) in response to geographic and climatic variation. *PeerJ*, 8: e8307. <https://doi.org/10.7717/peerj.8307>

Alvarez, I., Wendel, J.F. (2003). Ribosomal ITS Sequences and Plant Phylogenetic Inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 417-434

Andújar, C., Gómez-Zurita, J., Rasplus, J.Y., Serrano, J. (2012). Molecular systematics and evolution of the subgenus *Mesocarabus* Thomson, 1875 (Coleoptera: Carabidae: Carabus), based on mitochondrial and nuclear DNA. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166: 787-804.

Arrigoni, P.V. (1977). Santoline italiche nuove. *Webbia*, 32(1): 129-134. <https://doi.org/10.1080/00837792.1977.10670086>

Arrigoni, P.V. (1979). Le genre *Santolina* en Italia. *Webbia*, 34 (1):257-264

Asso Y.I., Del Río, J. (1784). *Introductio in Oryctographiam, et Zoologiam Aragoniae accedit. Enumeratio stirpium in eadem noviter detectarum*. Amsterdam, 192 p.

Awise, J.C. (2004). What is the field of biogeography, and where is it going?. *Taxon*, 53(4):893-898.

Barreda, V.D., Palazessi, L., Tellería, M.C., Katinas, L., Crisci, J.V., Bremer, K., Passalia, M.G., Corsolini, R., Rodríguez Brizuela, R., Bechis, F. (2010). Eocene Patagonia fossils of the daisy family. *Science*, 329: 1621.

Bean, W. J. (1980). *Trees and Shrubs Hardy in the British Isles*. Ed. 8, Vol. 5: 323

Boissier, P.E. (1840). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837*. Paris: Gide et Cie., librairies-éditeurs. 2 vols. en 22 fasc

Boissier, P.E. (1856). *Diagnoses plantarum orientalium novarum*. Ser. II (3), fasc. (1-6). Lipsiae, Paris

Bolòs, O. & Vigo, J. (1987). Notes sobre taxonomia i nomenclatura de plantes, III. *Collectanea Botanica (Barcelona)* 17: 89–93.

Bolós, O, Molinier, R, Montserrat, P. (1970). Observations Phytosociologiques dans L'Ile de Minorque. *Acta Geobotanica Barcinonesnsia*, 5: 170.

Bolós, O., Vigo, J. (1995). *Flora dels Països Catalans*. Vol III. Ed. Barcino. Barcelona.

Bonesi, M., Brindisi, M., Armentano, B., Curcio, R., Sicari, V., Loizzo, M. R., Cappello, M. S., Bedini, G., Peruzzi, L., & Tundis, R. (2018). Exploring the anti-proliferative, pro-apoptotic, and antioxidant properties of *Santolina corsica* Jord. & Fourr. (Asteraceae). *Biomedicine & pharmacotherapy = Biomedecine & pharmacotherapie*, 107:967–978. <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2018.08.090>

Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M.A., Wu, C.H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T., Drummond, A.J. (2019). BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology* 15(4): e1006650.

Bragg, J. G., Westoby, M. (2002). Leaf size and foraging for light in a sclerophyll woodland. *Functional Ecology*, 16: 633-639

Bremer, K., Humphries, C.J. (1993). Generic monograph of the Asteraceae-Anthemideae. *Bulletin of the Natural History Museum, London (Bot)*, 23: 71-177.

Carbajal, R., Ortiz, S., Sáez, L. (2019). *Santolina* L. en Benedí, C., Buira, A., Rico, E., Crespo, M.B, Quintanar, A., Aedo, C. *Flora iberica* vol. XVI(III), pp 1938-1962

Carbajal, R., Serrano, M., Ortiz, S., Sáez, L. 2017. Two new combinations in Iberian *Santolina* (Compositae) based on morphology and molecular evidences. *Phytotaxa* 291(3):217-223.

Cardona, M. A., Contandriopoulos, J. (1983). In IOPB chromosome number reports LXXIX. *Taxon*, 32: 323-324.

Carnicero, P, Schönswetter P, Fraga Arguimbau P, Garcia-Jacas N, Sáez L, Galbany-Casals M. (2018). Phylogeography of western Mediterranean *Cymbalaria* (Plantaginaceae) reveals two independent long-distance dispersals and entails new taxonomic circumscriptions. *Scientific reports*, 8(1):18079.

Clement, M., Posada, D. and Crandall, K. (2000). TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9: 1657-1660.

Comes, H.P., Abbott, R.J. (2001). Molecular phylogeography, reticulation, and lineage sorting in Mediterranean Senecio sect. Senecio (Asteraceae). *Evolution*, 55: 1943-1962.

Cornara, L., La Rocca, A., Marsili, S., Mariotti, M.G. (2009) Traditional uses of plants in the Eastern Riviera (Liguria, Italy). *Journal of Ethnopharmacology*, 125: 16-30

Criado Ruiz, D., Villa Machío, I., Herrero Nieto, A., Nieto Feliner, G. (2021) Hybridization and cryptic speciation in the Iberian endemic plant genus *Phalacrocarpum* (Asteraceae-Anthemideae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 156: 107024

Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8): 772.

De Candolle, A. (1838). *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 7 (1). Treuttel et Würtz, Parisiis

Desmond, S. C., Garner, M., Flannery, S., Whittemore, A. T., Hipp, A. L. (2021). Leaf shape and size variation in bur oaks: an empirical study and simulation of sampling strategies. *American Journal of Botany*, 108(8): 1540- 1554.

Díaz de la Guardia, C. (1995). Números cromosómicos para la flora española. 769-773. *Lagascalia* 18(1): 119-122.

Doyle, J.J., Doyle, J.L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19: 11-15.

Duggen, S., Hoernle, K., van den Bogaard, P. Rupke, L. and Morgan, J.P. (2003). Deep roots of the Messinian Salinity Crisis. *Nature*, 422: 602-606.

Ehrendorfer, F., Guo, Y.-P. (2005): Changes in the circumscription of the genus *Achillea* (Compositae-Anthemideae) and its subdivision. *Willdenowia*, 35(1): 49 -54. DOI: 10.3372/wi.35.35102

Elsharkawy, E.R. (2014). Antitumor effect and Seasonal variation in oil constituents of *Santolina chamaecyparissus*. *Chemistry and materials research*, 6: 85-91.

Fauquette, S., Suc, J., Guiot, J., Diniz, F., Feddi, N., Zheng, Z., Bessais, E., Drivaliari, A. (1999). Climate and biomes in the West Mediterranean area during the Pliocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152: 15-36.

Favre, E., François, L., Fluteau, F., Cheddadi, R., Thévenod, L., Suc, J.P. (2007). Messinian vegetation maps of the Mediterranean region using models and interpolated pollen data. *Geobios*, 40: 433-443

Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.

Fernández-Mazuecos, M. and Vargas, P. (2013). Congruence between distribution modelling and phylogeographical analyses reveals Quaternary survival of a toadflax species (*Linaria elegans*) in oceanic climate areas of a mountain ring range. *New Phytologist*, 198:1274 - 1289.

Fernández-Mazuecos, M., Vargas, P. (2010). Ecological rather than geographical isolation dominates Quaternary formation of Mediterranean *Cistus* species. *Molecular Ecology*, 19: 1381-1395.

Ferrer-Gallego, P.P. (2021). Sobre el concepto y uso del nombre *Santolina chamaecyparissus* subsp. *squarrosa* (DC.)Nyman (Asteraceae). *Flora Montiberica*, 81: 66-73.

Ferrer-Gallego, P.P., Sáez, L., Wajner, J., Giacò, Peruzzi, L. (2021). Typification of the names *Santolina ericoides* and *S. villosa*

(Asteraceae) revisited. *Phytotaxa* 509 (2): 233–240.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.509.2.6> 233

Fiz-Palacios, O., Valcárcel, V. (2013) From Messinian crisis to Mediterranean climate: A temporal gap of diversification recovered from multiple plant phylogenies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 15, 130-137

Fiori, A., Béguinot, A, Paoletti, G.(1903). *Flora Analitica d'Italia*. Padova : Tipografia del Seminario.

Fiori, A. (1927). *Nuova flora analitica d'Italia, contenente la descrizione delle piante vascolari indigene inselvatichite e largamente coltivate in Italia*. Firenze, Tipografia di M. Ricci

Garnatje, T., Pérez-Collazos, E., Pellicer, J. and Catalán, P. (2013), Balearic insular isolation and large continental spread framed the phylogeography of the western Mediterranean *Cheirolophus intybaceus* s.l.(Asteraceae). *Plant Biology*, 15: 166-175

Giacò, A., Astuti, G., Peruzzi, L. (2021). Typification and nomenclature of the names in the *Santolina chamaecyparissus* species complex (Asteraceae). *Taxon*, 70: 198-271

Givnish, T.J. (1979). On the adaptive significance of leaf form. In: Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B. and Raven, P.H., Eds., *Topics in Plant Population Biology*, Columbia University Press, New York, pp 375-407.

Gnavi, G., Berteà, C.M., Usai, M., Maffei, M.E. (2010). Comparative characterization of *Santolina insularis* chemotypes by essential oil composition, 5S-rRNA-NTS sequencing and EcoRV RFLP-PCR. *Phytochemistry*, 71, 930-936

Greuter, W.(2008). *Santolina*. in: Greuter W, von Raab-Straube E (eds) *Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries. II. Dicotyledones (Compositae)*,

Genève: Organization for the Phyto-Taxonomic Investigation of the Mediterranean Area (OPTIMA), pp 697-698

Guinea, E. (1970). *Santolina europaeae*. *Anales Instituto Botánico A.J. Cavanilles*, 27: 29-44

Guinea, E., Tutin, T.G. (1976). *Santolina* in: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walter SM, Webb DA (eds) *Flora Europea*, vol. 4, Cambridge: Cambridge University Press, pp 144-145

Guisan, A. and Zimmermann, N.E. (2000) Predictive Habitat Distribution Models in Ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)

Guo, Y.P., Ehrendorfer, F., Samuel, R. (2004). Phylogeny and systematics of *Achillea* (Asteraceae-Anthemideae) inferred from nrITS and plastid trnL-F DNA sequences. *Taxon*, 53: 657-672.

Hall, T.A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95-98.

Hewitt, G.M. (2011). Mediterranean peninsulas: the evolution of hotspots in Zachos, F.E., Habel, J.C. (eds). *Biodiversity Hotspots*. Springer, Berlín, Heidelberg pp 123-147.

Heywood, V.H., Humphries, C.J. (1977). Anthemideae-systematic review in Heywood, V.H., Harborne, J.B., Turner, B.L. (eds). *The Biology and Chemistry of the Compositae vol. 2*, London: Academic Press, pp 851-898

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal Climatology*, 25: 1965-1978. <http://dx.doi.org/10.1002/joc.1276>

Hijmans, R. J., van Etten, J. (2012). raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0- 12. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>

Himmelreich, S., Kallersjö, M., Eldenäs, P., Oberprieler, C. (2008). Phylogeny of southern hemisphere Compositae-Anthemideae based on nrDNA ITS and cpDNA ndhf sequence information. *Plant Systematics and Evolution*, 272: 131-152.

Hinojosa, L.F., Pérez, F., Gaxiola, A. and Sandoval, I. (2011), Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 380-390. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00595.x>

Hogmannsegg, J.C (1834). *Flore Portugaise ou description de toutes les plantes qui croissent naturellement en Portugal*, vol 2. Berlin, pp 362-363.

Hsü, K., Montadert, L., Bernouille, D., Cita, M.B., Erickson, A., Garrison, R.E., Kidd, R.B. Mèlierés, F., Müller, C., Wright, R. (1977). History of the Mediterranean Salinity Crisis. *Nature*, 267: 399-403

Ioannou, E., Poiata, A., Hancianu, M., & Tzakou, O. (2007). Chemical composition and in vitro antimicrobial activity of the essential oils of flower heads and leaves of *Santolina rosmarinifolia* L. from Romania. *Natural product research*, 21(1): 18-23. <https://doi.org/10.1080/14786410600921706>

Jahandiez, E., Maire, R. (1934). *Catalogue des plantes du Maroc (Spermatophytes et Ptéridophytes)*, 3. Alger: Imprimerie Minerva

Jakob, S.S., Blattner, F.R. (2006). A chloroplast genealogy of *Hordeum* (Poaceae): Long-Term persisting haplotypes, incomplete lineage sorting, regional extinction, and the consequences for

phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution*, 23: 1602-1612.

Jaros, U., Tribsch, A., Comes, H.P. (2018). Diversification in continental island archipelagos: new evidence on the roles of fragmentation, colonization and gene flow on the genetic divergence of Aegean *Nigella* (Ranunculaceae). *Annals of Botany*: 121(2): 241-254.

Jolivet, L. Augier, R., Robin, C., Suc, J.P., Rouchy, J. M. (2006). Lithospheric-scale geodynamic context of the Messinian salinity crisis. *Sedimentary Geology*, 189: 9-33.

Jordan, A., Fourreau, J. (1869). *Icones ad Floram Europae. Novo Fundamento Instaurandam Spectantes*, vol 2, Paris.

Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K., Miyata, T. (2002) MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform, *Nucleic Acids Research*, 30, 14: 3059-3066

Kelchner, S.A. (2000). The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 87: 499-527.

Koenig, D. and Sinha, N. (2010) Chapter Six - Evolution Of Leaf Shape: A Pattern Emerges. *Current topics in developmental biology*, 91: 169-183

Kreitschitz A (2012) Mucilage formation in selected taxa of the genus *Artemisia* L. (Asteraceae, Anthemideae). *Seed Science Research*, 22: 177-189

Krijgsman, W. (2002). The Mediterranean: Mare Nostrum of earth sciences. *Earth and Planetary Science Letters*, 205: 1-12.

Krijgsman, W., Garces, M., Agusti, J., Raffi, I., Taberner, C., Zachariasse, W.J. (2001). The 'Tortonian salinity crisis' of the eastern Betics (Spain): *Earth and Planetary Science Letters*, 181(4): 497-511.

Lacaita, C. (1925). Piante italiane critiche o rare. *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 32: 207-222.

Lagasca, M. (1816). *Genera et species plantarum quae novae sunt*. Madrid. 35 pp.

Lamarck, J.-B. 1779 ("1778"). *Flore Française*, vol. 2. Paris: de l'Imprimerie Royale. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.9461>

Lambeck, K., Esat, T.M., Potter, E. K.(2002). Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature*, 419: 199-206

Levin, D. (2002). *The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution*. Oxford University Press: New York.

Lihová, J., Shimizu, K.K., Marhold, K. (2006). Allopolyploid origin of *Cardamine asarifolia* (Brassicaceae): incongruence between plastid and nuclear ribosomal DNA sequences solved by a single copy nuclear gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39 : 759-786

Lindberg, H. (1932) *Itinera Mediterranea*. Ein Beitrag zur Kenntnis der westmediterranen Flora auf Grund eines Materials von Gefäßpflanzen, gesammelt in Tunesien und Sizilien im Jahre 1924 und in Spanien und Marokko im Jahre 1926. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae, n.s., B* 1(2): 1–178.

Linnaeus, C. (1753). *Species plantarum*, vol. 2. Holmiae [Stockholm]:impensis Laurentii Salvii.

Linnaeus, C. (1763). *Species Plantarum. II*. Holmiae,Impensis Laurentii Salvii, Stockholm, 899 p.

Linnaeus, C. (1764). *Species Plantarum. II. Typis J. Thomae de Trattner, Vindobonae*, 897 p.

Lindberg, H. (1932). *Itinera Mediterranea. Acta societatis scientiarum fennica. Series B. Opera biologica*, 1: 1-178

Linder, C.R., Goertzen, L.R., Heuval, B.V., Francisco-Ortega, J., Jansen, R.K. (2000). The complete external transcribed spacer of 18S-26S rDNA: amplification and phylogenetic utility at low taxonomic levels in Asteraceae and closely allied families. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14: 285--303.

Linder, C.R., Rieseberg, L.H. (2004). Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. *American Journal of Botany*, 91: 1700--1708.

Little, S.A., Kembel, S.W., Wilf, P. (2010). Paleotemperature Proxies from Leaf Fossils Reinterpreted in Light of Evolutionary History. *PLoS ONE*, 5(12): e15161.

Lo Presti, R.M. and Oberprieler, C. (2009), Evolutionary history, biogeography and eco-climatological differentiation of the genus *Anthemis* L. (Compositae, Anthemideae) in the circum-Mediterranean area. *Journal of Biogeography*, 36: 1313-1332

Lo Presti, R.M., Oberprieler, C. (2011). The central Mediterranean as a phytodiversity hotchpotch: phylogeographical patterns of the *Anthemis* secundiramea group (Compositae, Anthemideae) across the Sicilian Channel. *Journal of Biogeography*, 38: 1109-1124.

Lo Presti, R.M., Oppolzer, S., Oberprieler, C. (2010) A molecular phylogeny and a revised classification of the Mediterranean genus *Anthemis* s.l. (Compositae, Anthemideae) based on three molecular markers and micromorphological characters. *Taxon*, 59: 1441-1456

Lomolino, M.V., Heaney, L.R. (2004). *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

López Udías, S., Fabregat, C., Mateo, G. (1997). *Santolina ageratifolia* Barnades ex Asso (Compositae) y el agregado *S. rosmarinifolia* L. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 55: 285-296.

Maire, R. (1932). Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord. Fascicule 19. *Bulletin Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, 23: 163-222.

Maire, R. (1935). Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord. Fascicule 23. *Bulletin Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, 26: 211.

Marchi, P., Capineri, R., D'Amato, G. (1979). Il cariotipo di *Santolina corsica* Jord. and Fourr. (Compositae) proveniente da Bastia (Corsica) ed altre osservazioni. *Annali Botanici (Rome)*, 38: 1-13.

Marchii, P., D'Amato, G. (1973). Numeri cromosomici per la flora italiana: 145-150. *Informatore Botanico Italiano*, 5: 93-100.

Marcos, N. & Burgaz, A.R. (1990). *Santolina virens* Miller (= *S. viridis* Willd.): A plant belonging to the Spanish flora. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 47(2): 513-516.

Mariotti Lippi, M., Mori Secci, M., Bechi, N., Garbari, F. (1999). Studies on pollen morphology in *Santolina* L. (Compositae). The Italian species. *Flora Mediterranea*, 9: 147-162.

Médail, F., Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36: 1333-1345

Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 Nov. 2010, New Orleans, LA pp 1-8.

Miller, P. (1768). *The gardeners dictionary*, 8th ed. London: printed for the author. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.541>

Myers, N. Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

Nicotra, A. B., Leigh, A., Boyce, C. K., Jones, C. S., Niklas, K. J., Royer, D. L., Tsukaya, H. (2011). The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional plant biology*, 38(7): 535-552. <https://doi.org/10.1071/FP11057>

Nieto Feliner, G. (2014) Patterns and processes in plant phylogeography in the Mediterranean Basin. A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16: 265-278

Nylander, J.A.A. (2004). MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Uppsala.

Nyman, C.M. (1879). *Conspectus florum europaeae, seu enumeratio methodica plantarum phanerogamarum Europae indigenarum, indicatio distributionis geographicae singularum etc.* Örebro Sueciae : Typis officinae Bohlinianae

Oberprieler, C. (2002). A phylogenetic analysis of *Chamaemelum* Mill. (Compositae, Anthemideae) based on nrDNA ITS sequence variation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 138: 255-273.

Oberprieler, C. (2004a). On the taxonomic status and the phylogenetic relationships of some unispecific Mediterranean genera of

Compositae-Anthemideae I. *Brocchia*, *Endopappus* and *Heliocauta*. *Willdenowia*, 34: 39-57

Oberprieler, C. (2004b). On the taxonomic status and the phylogenetic relationships of some unispecific Mediterranean genera of Compositae-Anthemideae II. *Daveaua*, *Leucocyclus*, *Nananthea*. *Willdenowia*, 34: 341-350

Oberprieler, C. (2005). Temporal and spatial diversification of Circum-Mediterranean Compositae-Anthemideae. *Taxon* 54: 951-966

Oberprieler, C., Himmelreich, S., Källersjö, M., Vallès, J., Watson, L.E., Vogt, R. (2009) Anthemideae. In: Funk V, Susanna A, Stuessy T, Bayer R (eds) *Systematics, Evolution, and Biogeography of the Compositae*. Vienna: IAPT. pp. 631-666

Oberprieler, C., Himmelreich, S., Vogt, R. (2007b). A new subtribal classification of the tribe Anthemideae (Compositae). *Willdenowia*, 37: 89-114.

Oberprieler, C., Vogt, R. (2000). The position of *Castrilanthemum* Vogt, Oberprieler and the phylogeny of mediterranean Anthemideae (Compositae) as inferred from nrDNA ITS and cpDNA trnL/trnFIGS sequence variation. *Plant Systematics and Evolution*, 225: 145-170.

Oberprieler, C., Vogt, R., Watson, L.E. (2007a). Tribe Anthemideae Cass. 1819. In: Kadereit JW, Jeffrey C (eds) *The Families and Genera of Vascular Plants, vol 8, Flowering Plants. Eudicots. Asterales*, Berlín: Springer, pp 342-374

Oberprieler, C., Himmelreich, S., Källersjö, M., Vallès, J., Watson, L.E, Vogt, R. (2009). Anthemideae. Pp. 631–666 in: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Bayer, R.J. (eds.), *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Vienna: IAPT.

Oksanen, F.J., et al. (2017) Vegan: Community Ecology Package. R package Version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Ortiz, M.Á., Tremetsberger, K., Talavera, S., Stuessy, T. and García-Castaño, J.L. (2007), Population structure of *Hypochaeris salzmanniana* DC. (Asteraceae), an endemic species to the Atlantic coast on both sides of the Strait of Gibraltar, in relation to Quaternary sea level changes. *Molecular Ecology*, 16: 541-552.

Oswald, B.P. and Nuismer, S.L (2010). Neopolyploidy and diversification in *Heuchera grossularifolia*. *Evolution*, 65:1667-1679.

Palá-Paúl, J., Pérez-Alonso, M.J., Velasco-Negueruela, A., Ramos-Vázquez, P., Gómez- Contreras, F, Sanz, J. (1999). Essential oil of *Santolina rosmarinifolia* L. Ssp. *Rosmarinifolia*: First isolation of capillene, a diacetylene derivative. *Flavour and Fragrance Journal*, 14(2): 131-134.

Peerson, C.H. (1805). Synopsis Plantarum: seu Enchiridium botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum. Parisiis Lutetiorum Parisiis Lutetiorum ; Tubinga

Peppe, D.J., Royer, D.L., Cariglino, B., Oliver, S.Y., Newman, S., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J.M., Correa, E., Currano, E.D., Erickson, J.M., Hinojosa, L.F., Hoganson, J.W., Iglesias, A., Jaramillo, C.A., Johnson, K.R., Jordan, G.J., Kraft, N.J.B., Lovelock, E.C., Lusk, C.H., Niinemets, Ü., Peñuelas, J., Rapson, G., Wing, S.L. and Wright, I.J. (2011), Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190: 724-739.

Pierre, C., Rouchy, J. (2020). Origin of the gypsum veins associated with the diagenetic dolomite nodules from the Neogene Marls of South-East Spain. *Chemical Geology*, 542: 119597.

- Pignatti, S. (2003) *Flora d'Italia*, 3. Edagricole, Bologna.
- Poiret, J.-L.M. (1805). *Santolina*. in: Lamarck, J.-B., *Encyclopédie méthodique: Botanique*, vol. 6. Paris: chez H. Agasse. Pp. 503–508
- Poli, F., Bonsignore, L., Loy, G., Sacchetti, G., Ballero, M. (1997) Comparison between the essential oils of *Santolina insularis* (Genn. ex Fiori) Arrigoni and *Santolina corsica* Jord. et Fourr. from the island of Sardinia (Italy). *Journal of ethnopharmacology*, **56**: 201-208
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G., Suchard, M.A. (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5):901-904.
- Rieseberg, L., Ellstrand, N. (1993). What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? *Critical Reviews in Plant Sciences*, 12(3): 213-241.
- Rivas-Martínez, S., Penas, Á., Díaz González, T.E., Cantó, P., del Río, S., Costa, J.C., Herrero, L., Molero, J. (2017). Biogeographic Units of the Iberian Peninsula and Balearic Islands to District Level. A Concise Synopsis. In Loidi, J. (Ed.), *The Vegetation of the Iberian Peninsula*. Plant and Vegetation; Springer International Publishing: Cham, Switzerland, vol. 1, pp. 131-188.
- Rivero-Guerra, A.O. (2008). Phenotypic differentiation of peripheral populations of *Santolina rosmarinifolia* (Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 158: 650-668.
- Rivero-Guerra, A.O.(2008a). Cytogenetics, geographical distribution, and pollen fertility of diploid and tetraploid cytotypes of

Santolina pectinata Lag. (Asteraceae: Anthemideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 156: 657-667.

Rivero-Guerra, A.O. (2008b). Cytogenetics, biogeography and biology of *Santolina ageratifolia* Barnades ex Asso (Asteraceae: Anthemideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157: 797-807.

Rivero-Guerra, A.O. (2008c). Phenotypic differentiation of peripheral populations of *Santolina rosmarinifolia* (Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 158: 650-668.

Rivero-Guerra, A.O. (2009). Cytogenetics, geographical distribution, pollen stainability and fecundity of five diploid taxa of *Santolina rosmarinifolia* L. aggregate (Asteraceae: Anthemideae). *Plant Systematics and Evolution*, 281: 17-34
<https://doi.org/10.1007/s00606-009-0180-x>

Rivero-Guerra, A.O. (2010). Typification and synonymy of names in *Santolina* (Asteraceae: Anthemideae) published by Hoffmannsegg and Link. *Nordic Journal of Botany*, 28: 581-587.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2010.00669.x>

Rivero-Guerra, A.O. (2010b). Cytogenetics, Geographical Distribution, Pollen Stainability and Fecundity of *Santolina impressa* (Asteraceae: Anthemideae). *Folia Geobotanica*, 45: 95-109

Rivero-Guerra, A.O. (2011a). Typification and synonymy of *Santolina ageratifolia* Barnades ex Asso (Asteraceae, Anthemideae), an endemic species of the Iberian Peninsula. *Adansonia*, 33(2): 323-330
<https://doi.org/10.5252/a2011n2a15>

Rivero-Guerra, A.O. (2011b) Morphological variation within and between taxa of the *Santolina rosmarinifolia* L. (Asteraceae: Anthemideae) aggregate. *Systematics Botany*, 36(1):171-190

Rivero-Guerra, A.O (2012). *Santolina orocarpetana* sp. nov. (Asteraceae: Anthemideae), a new species from the Iberian Peninsula. Revision of the lectotype of *S. oblongifolia* Boiss. *Adansonia*, 34(1): 133-154,

Rivero-Guerra, A.O., Laurin, M. (2012). Phylogenetic analysis of the *Santolina rosmarinifolia* aggregate (Asteraceae: Anthemideae: Santolininae) based on morphological characteristics. *Nordic Journal of Botany*, 30: 533-545

Rivero-Guerra, A..O.(2013). Evaluation of Linnaeus' concept of *Santolina rosmarinifolia*L. (Asteraceae, Anthemideae) and its interpretation. *Adansonia*, 35 (1): 87-105

Rodríguez-Oubiña, J. and S. Ortiz . (1993) . A new subspecies of *Santolina rosmarinifolia* L (Asteraceae) from serpentine soils in Central Galicia (Iberian Peninsula) . *Botanical Journal of the Linnean Society*, 111:457 - 462 .

Romo, A.M. (1994). *Flores Silvestres de Baleares*. Rueda, Madrid, 412 pp.

Ronquist, F. (1996). DIVA, version 1.1. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University, Uppsala, Sweden.

Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572-1574.

Rosembaun, G., Lister, G.S., Duboz, C. (2002). Reconstruction of the tectonic evolution of the Western Mediterranean since the Oligocene. *Journal of the Virtual Explorer*, 8:107-130.

Rouy, G. (1903). Flore de France, vol. 8. Asnières-sur-Seine: G. Rouy; etc. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11986>

Royer, D.L., Wilf, P., Janesko, D.A., Kowalski, E.A., Dilcher, D.L. (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92: 1141-1151. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.7.1141>

Royer, D.L., Wilf, P. (2006). Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences*, 167: 11- 18.

Schmerler, S. B., Clement, W.L., Beaulieu, J. M., Chatelet, D. S., Sack, L., Donoghue, M. J., Edwards, E. J. (2012). Evolution of leaf form correlates with tropical-temperate transitions in *Viburnum* (Adoxaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 3905-3913.

Schüle, W. (1993). Mammals, vegetation and the initial human settlement of the mediterranean islands -a palaeoecological approach. *Journal of Biogeography*. 20: 399-412.

Semchenko, M., Zobel, K. (2007). The role of leaf lobation in elongation responses to shade in the rosette-forming forb *Serratula tinctoria* (Asteraceae). *Annals of botany*, 100(1): 83-90. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm074>

Sennen, F., Pau, C. (1907). Plantes de Espagne. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, 6: 25.

Senatore, F. and Feo, V.D. (1994). Composition of the essential oil of *Santolina neapolitana* Jordan et Fourr. *Flavour and Fragrance Journal*, 9: 77-79. <https://doi.org/10.1002/ffj.2730090208>

Simmons, M.P., Ochoterena, H. (2000). Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematics Biology*, 49: 369-381

- Sissingh, W. (2008). Punctuated Neogene tectonics and stratigraphy of the African-Iberian plate-boundary zone: Concurrent development of Betic-Rif basins (southern Spain, northern Morocco). *Netherlands Journal of Geosciences - Geologie En Mijnbouw*, 87(4): 241-289.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E. (2000). The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97,7051-7057
- Soubani, E., Hedrén, M., Widén, B. (2014). Phylogeography of the European rock rose *Helianthemum nummularium* (Cistaceae): incongruent patterns of differentiation in plastid DNA and morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 176: 311-331
- Stanton, D.J., McArthur, E.D., Freeman, D.C., Golengerg, E.M. (2002). No genetic substructuring in *Artemisia* subgenus *Tridentatae* despite strong ecotypic subspecies selection. *Biochemical Systematics and Ecology*, 30: 579-593
- Suc, J.P. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307, 429-432.
- Suresh, B., Sriram, S., Dhanaraj, S.A., Elango, K., Chinnaswamy, K. (1997) Anticandidal activity of *Santolina chamaecyparissus* volatile oil. *Journal of ethnopharmacology*, 55: 151-159
- Swofford, D.L. (2002). PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G., Bouvert, J. (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, 17: 1105-1109.

Tardío, J., Pardo-de-Santayana, M. and Morales, R. (2006), Ethnobotanical review of wild edible plants in Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152: 27-71.

Thompson, J.D. (2005) *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press. Oxford

Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., Breiner, F. (2016) biomod2: ensemble platform for species distribution modeling. R package version 3:3-7 url: <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2>

Tomasello, S., Álvarez, I., Vargas, P., Oberprieler, C. (2015) Is the extremely rare Iberian endemic plant species *Castrilanthemum debeauxii* (Compositae, Anthemideae) a 'living fossil'? Evidence from a multi-locus species tree reconstruction. *Molecular phylogenetics and evolution*, 82: 118-130.

Töpel, M., Lundberg, M., Eriksson, T., Eriksen, B. (2011). Molecular data and ploidal levels indicate several putative allopolyploidization events in the genus *Potentilla* (Rosaceae). *PLoS Curr*. May 16;3:RRN1237.

Traiser, C., Klotz, S., Uhl, D. and Mosbrugger, V. (2005), Environmental signals from leaves - a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166: 465-484. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01316.x>

Valcárcel, V., Fiz, O., Vargas, P. (2003). Chloroplast and nuclear evidence for multiple origins of polyploids and diploids of *Hedera* (Araliaceae) in the Mediterranean basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27: 1-20.

Valdés Bermejo, E., Antúnez, C. (1981). Estudios cariológicos en especies españolas del género *Santolina* L. (Compositae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 38: 127-144.

Valdés, B., Talavera, S., Fernández-Galiano, E. (eds.) (1987). *Flora vascular de Andalucía occidental*. 3. Ketres editora S.A, Barcelona.

Van Dam, J.A. (2006). Geographic and temporal patterns in the late Neogene (12-3 Ma) aridification of Europe: the use of small mammals as paleoprecipitation proxies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 190-218.

Van de Peer, Y., Ashman, T. L., Soltis, P. S., Soltis, D. E. (2021). Polyploidy: an evolutionary and ecological force in stressful times. *The Plant Cell*, 33(1): 11-26.

Vargas, P., Jiménez-Mejías, P., Fernández-Mazuecos, M. (2020) 'Endangered living fossils' (ELFs): Long-term survivors through periods of dramatic climate change. *Environmental and experimental botany*, 170, 103892

Wagner, F., Ott, T., Zimmer, C., Reichhart, V., Vogt, R. and Oberprieler, C. (2019) 'At the crossroads towards polyploidy': genomic divergence and extent of homoploid hybridization are drivers for the formation of the ox-eye daisy polyploid complex (*Leucanthemum*, Compositae-Anthemideae). *New Phytologist*, 223(4):2039-2053.

Wang, H., Liu, P. L., Li, J., Yang, H., Li, Q., Chang, Z. Y. (2021). Why More Leaflets? The Role of Natural Selection in Shaping the Spatial Pattern of Leaf-Shape Variation in *Oxytropis diversifolia* (Fabaceae) and Two Close Relatives. *Frontiers in plant science*, 12: 681962. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681962>

Watson, L.E., Evans, T.M., Boluarte, T. (2000). Molecular phylogeny and biogeography of tribe Anthemideae (Asteraceae), based on chloroplast gene ndhF. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 59-69.

White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J.W. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for

phylogenetics. In: Innis, M.A., Gelfand, D.H., Sninsky, J.J., White, T.J. (eds) *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*, eds. Academic Press, Inc., New York, pp. 315-322

Wright, I. J., N. Dong, V. Maire, I. C. Prentice, M. Westoby, S. Díaz, R. V. Gallagher, et al. 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357: 917-921

Xu, F., Guo, W., Xu, W., Wei, Y., and Wang, R. (2009) Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science*, 19: 1789-1798

Young, N.D., Healy, J. (2003). Gapcoder automates the use of indel characters in phylogenetic analysis. *BMC Bioinformatics*, 4: 6

Yu, Y., Blair, C. He, X.(2020) RASP 4: Ancestral State Reconstruction Tool for Multiple Genes and Characters. *Molecular Biology and Evolution*, 37: 604-606

Zachos, J.C., Dickens, G.R., Zeeb, R.E.(2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451: 279-283.

Agradecementos

Esta tese acompañoume, ou máis ben acompañounos moito tempo, e botar unha ollada atrás e pensar nas persoas que dun xeito ou outro colaboraron ou se preocuparon por este traballo, fai que os agradecementos aparezan infinitos na miña cabeza. Pero vou tentar ordenalos.

En primeiro lugar, ao director e titor desta tese, Santi, por ofrecerme a posibilidade de desenvolver a miña vida profesional no ámbito da botánica e pola confianza depositada.

Aos compañeiros do Grupo de Investigación, que deron soporte participando en múltiples proxectos e colaboraron sempre que foi preciso.

A Llorenç Saéz por guiarme na elaboración da monografía de Flora iberica e pola súa contribución nese traballo. A Silvia Castro e João Loureiro do Centre for Functional Ecology - Science for People & the Planet” (CFE) da Universidade de Coimbra pola realización das análises de citometría de fluxo.

Aos compañeiros do departamento de Fisioloxía Vexetal de Farmacia, veciños de planta, e aos que tantas veces acudín a consultar e a pedir recursos, e que sempre estiveron dispoñíbeis.

A Miguel, compañeiro de gabinete e proxectos nestes anos. Pola revisión deste texto, polos comentarios sempre útiles e pola execución directa dalgún dos traballos, coma os recontos cromosómicos ou mostraxes. Tamén grazas polo traballo realizado en solicitudes, execución e xustificación de tantas cousas que me permitiron, nos permitiron, seguir na Botánica.

Ao persoal técnico de apoio, que executou gran parte dos traballos técnicos e que encheron coa súa amizade os tempos mortos do

laboratorio. Belén que comezaba connosco e con quen fomos resolvendo os primeiros misterios da amplificación, purificación, clonación de ADN, etc. Begoña, con quen aparte de micropipetas, tubos e sementes, compartín risas, charlas e as cousas da vida. Tamén Paco, que estivo pouco tempo pero lembro que de traballo intenso. No equipo dos técnicos meterei a Ramiro, que nos puxo banda sonora e algún que outro discurso, ese Don Pedro el Llanero ou a súa versión de Mediterráneo seguro que foron claves para que algunha PCR se animase a saír.

A Tino, polos comentarios a este traballo, pero sobre todo polo seu optimismo vital e polo seu contaxioso amor á ciencia e á botánica.

A Viqui coa súa dispoñibilidade para un bombardeo. Martiño o líante que me fixo empresario. Bibi e Poti compañeiros de moitos cafés e conversas na facultade cando aínda nos chamábamnos polo teléfono fixo.

Á miña familia.

Aos meus pais que, mentres estiveron, sempre apoiaron ás miñas decisións sen cuestionalas, ao tempo que actuaban de rede de seguridade. Agora que faltan é cando máis aprecio todo o que me ensinaron.

Á miña irmá por facerme saber que sempre estás aí para o que faga falla.

A Helena, miña compañeira na vida, gracias pola confianza plena, polo apoio, por Todo. Sen ti quen sabe que tería sido desta tese. Quéro-te.

A Sabela, porque poder ensinarte unha santolina, ou explicarte que fan os “botáquinos”, fai que todo mereza a pena.



A tese estuda a variabilidade morfolóxica, a taxonomía e a historia evolutiva do xénero *Santolina* L. (Anthemideae, Compositae). A distribución disxunta de *Santolina* L. con taxones exclusivos de illas mediterráneas, do Norte de África e os complexos de especies amplamente distribuídos polo occidente Mediterráneo, fan do xénero un bo candidato para o estudo dos patróns evolutivos nesta rexión.

Discútense as relacións filoxenéticas entre os taxones incluídos no xénero, e as súas relacións cos restantes xéneros da subtribo Santolininae (Anthemideae, Compositae), confirmándose a monofilia do xénero cos marcadores moleculares

empregados. Os resultados dos estudos bioxeográficos mostran que a orixe do xénero sitúase no Plioceno Medio, nunha área entre a Península ibérica e o N de África.