

## MARCADOR FILOGENETICO DEL GENERO ABIES. ENSAYOS PARCIALES

D. SOTO<sup>1</sup>

### RESUMEN

Este trabajo se desarrolló entre 1967 y 1974 con una investigación profusa sobre la filogenia de *Abies pinsapo*, Boiss., en todos los estenótopos marroquíes y españoles mediante el estudio estadístico de sus números cotiledonares que responden como marcadores de la variabilidad merística subespecífica y varietal y acreditan una única especie: *Abies pinsapo*, Boiss., con dos subespecies: *maroccana* y *pinsapo*.

Aplicado posteriormente el ensayo a todo el género *Abies* mediante el valor medio del número cotiledonar de cada una de sus principales especies, el autor encuentra una concordancia idónea entre este marcador, la filogenia del género y su historia geológica acreditada por los tafótopos fosilíferos localizados mundialmente hasta ahora.

**Palabras clave:** *Abies*. Marcador filogenético. Número cotiledonar. Variación discreta o merística. Tafótopo. Acroestenoecia. Mutación. Fotonastia. Sistema estomático.

### INTRODUCCION

Tras la aparición de las Coníferas en el Carbonífero hace 325 millones de años y su expansión máxima a finales del Jurásico y durante el Cretáceo en que llegaron a contar con unas 20.000 especies, tuvo lugar su drástica reducción, al finalizar la Edad Secundaria, debida a los movimientos orogénicos y a la formación de barreras montañosas con las consiguientes variaciones climáticas que propiciaron la formidable expansión del subphylum Angiospermae con especies más evolucionadas y adaptadas al cambio, hasta quedar las Coníferas reducidas a las 600 especies actuales.

Dentro de las Coníferas, Abietineae tienen vestigios reconocibles en el Trías Superior de Arizona (U.S.A.), (DAUGHERTY, 1964 *in*: AXELROD, 1964) en el Jurásico de regiones boreales (MORET, 1964). GAUSSEN (1954) listaba las 69 especies que aparecen en la Figura 1 con la distribución del género, de las que sólo unas 40 eran linneanas o fuertes y el resto estaban deficientemente definidas (jordanianas). La especie de área

más reducida es *A. nebrodensis* Mattei, situada en Sicilia en los Montes Nebrodi, que en 1969 sólo contaba 22 pies (MORANDINI, 1969). La Figura 2 contiene el mapa de distribución geográfica de *A. alba* Mill. en Europa.

CEBALLOS (1928) ya advertía sobre estas anomalías y destacaba el polimorfismo foliar, floral y de los componentes estrobilares de *A. pinsapo* contribuyendo con Emberger y Maire a apear y corregir la inconsistencia sistemática de *A. Maroccana* Trabut (1906). Lo mismo ocurrió después con *A. tazaotana*, SÁNCHEZ CÓZAR (1946) cuya falta de categoría específica advirtió el botánico y edafólogo H. del Villar en 1951. Las causas fueron los escasos e incompletos especímenes estudiados por los primeros taxónomos y su defectuosa comparación con las estirpes afines. En cuanto a filogenia, GAUSSEN (1954) y CEBALLOS (1958) sostenían la hipótesis de una mayor antigüedad para los abetos rifeñoibéricos sobre *A. alba*.

A propósito de la variabilidad merística FONT QUER (1953) sugiere que su estudio debería desarrollarse mediante procesos estadísticos y BAUMER (1977) se pronunciaba sobre la igualdad ecotípica de los abetos marroquíes y sobre la

<sup>1</sup> C/ Romero Robledo 13, 4-C. 28008 Madrid.

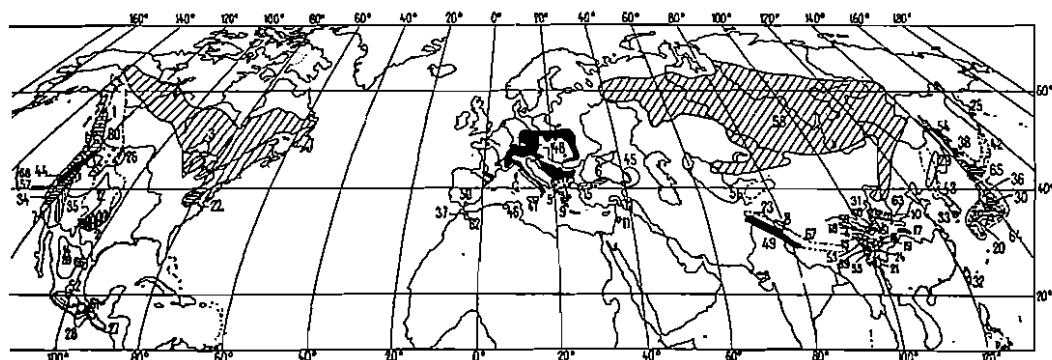


Fig. 1. Distribución del Género *Abies*. H. GAUSSEN (1954)

1, *abilis* =. — 2, *arizonica* ll. — 3, *balsamea*. — 4, BEISSNERIANA (ERNESTII) N. — 5, *Borisii-regis*. — 6, Bormülleriana ll. — 7, *bracteata*. — 8, *brevifolia*. — 9, *cephalonica* ll. — 10, CHENSIENSIS. — 11, *cilicica*. — 12, *concolor*. — 13, DELAVAYI ll. — 14, *durangensis*. — 15, *Equi-trojani*. — 16, FABERI. — 17, FARGESU N. — 18, FAXONIANA. — 19, FERREANA N. — 20, FIRMA. — 21, FORRESTII. — 22, *Fraseri* =. — 23, GAMBLEI ll. — 24, GEORGEI +. — 25, GRACILIS N. — 26, *grandis* +. — 27, *Guatemalensis*. — 28, *Hickeli*. — 29, HOLOPHYLLA. — 30, HOMOLEPIS =. — 31, KANSOUENSIS ll. — 32, KAWAKAMII. —

33, KOREANA N. — 34, *Lowiana* =. — 35, *magnifica* ll. — 36, MARIESI ll. — 37, *marocana*. — 38, MAYRIANA ll. — 39, *mexicana*. — 40, *Minensis* N. — 41, *nebrodensis*. — 42, NEMORENSIS. — 43, NEPHROLEPIS. — 44, *nobilis* N. — 45, Nordmanniana. — 46, *numidica*. — 47, *Pardei*. — 48, *pectinata* N. — 49, *Pindrow* N. — 50, *Pinsapo*. 51, RECURVATA =. — 52, *religiosa*. — 53, ROLII. 54, SACHALINENSIS =. — 55, SALOUENENSIS =. — 56, SEMENOWII. — 57, *shastensis*. — 58, SIBIRICA. — 59, SQUAMATA. — 60, *subalpina*. — 61, *tacanensis* N. — 62, *tazaocana*. — 63, TIEGHEMI X. — 64, UMBELLATA N. — 65, VEITCHII. — 66, *Vejari*. — 67, WEBBIANA. — 68, *xanthocarpa*. — 69, YUANA N.



Fig. 2. Distribución de *Abies alba* en Europa (FIRBAS & EHRENDORFER, 1994).

necesidad de un estudio estadístico para determinar exactamente la posición del abeto de Tazaot en el *phylum* de sus congéneres mediterráneos occidentales, pero ninguno de los dos botánicos insinuaba siquiera cual podría ser el elemento

fisiológico mutativo o variable que pudiera servir de marcador filogenético.

Este trabajo supone una modesta incursión en la Paleobotánica y sus conclusiones sólo alcanzan el nivel de hipótesis en el sentido que le da SITTE (1993): «explicación revisable que, para alcanzar la categoría de teoría general, tiene que superar numerosos experimentos sin refutación». A ellos lo someto.

## MATERIALES, METODOS Y RESULTADOS

### Marcador filogenético y vectorial intraespecífico de *A. pinsapo*

Esta era la situación entonces, a la que había de añadirse la dificultad material de acceso a los ecotipos de *A. pinsapo* y su elevado número, así como la necesidad de recolectar especímenes florales y seminales en un reducido período de tiempo cada año. Espoleado por ella y por la afición transmitida por el Prof. Ceballos, realicé numerosos viajes a todos los pinsapares de Tala-sentán y Tazaot en Marruecos, y a los de Reales de Genalguacil, Parauta, Tolox, Yunquera,

Ronda (Málaga) y de Grazalema (Cádiz) —en este último descubrí en 1967 varios ejemplares de *Prunus avium*, L. no seriados anteriormente por ningún botánico— y también a los abetares de *A. alba*, Mill. del Pirineo navarro que me dieron la oportunidad de recoger y estudiar abundantes especímenes.

El examen morfológico e histológico de hojas y de amentos confirmó las variaciones dentro de cada estenótopo y a veces dentro del mismo pie, que dificultan fundamentar categorías infraespecíficas. De la misma manera el sistema estomático tampoco es determinante porque el número de alineaciones de puntos en el envés de las acículas forma dos bandas a cada lado de su eje, con un número que varía entre 5 y 11 y que a veces se interrumpen o aumentan. La presencia de alineaciones de estomas solo en el envés (hipostomatismo) o también en el envés y en el haz (anfistomatismo) es común a todos los estenótopos. Los últimos ramos anuales son siempre anfistomáticos y también los dos anteriores cuando están bien soleados. Del tercero hacia atrás suelen ser hipostomáticos si se asombran, por causa del solape de los verticilos superiores o por vegetar en masas de pies trabados, cerrándose casi totalmente los del haz, o a lo sumo, quedando escasos estomas en la punta del haz de la acícula por reacción fotonástica. Por eso el aspecto glauco intenso de los pinsapos indica que sus copas están aisladas; cuando se traban pierden esa cualidad.

Mi estudio de la filotaxia tanto foliar como la correspondiente a la inserción helicoidal de las escamas alrededor del raquis estrobilar resultó dextrorsa y del mismo paso y ángulo en todas las muestras examinadas.

La forma de la inserción de la acícula sobre la corteza tampoco tiene constancia; es circular pero pasa a elíptica por la reviración dextrorsa de las hojas nadirales en busca de la máxima insolación, provocando un momento de torsión.

También se observan troncos de gran diámetro con la albura revirada por excesivo crecimiento longitudinal de los haces fibrosos externos.

Dispuse de 6.000 piñones, a razón de 1.200 por cada procedencia: Talasentán, Tazaot, sierra Bermeja, Yunquera y Grazalema y, finalmente, des-

pués de muchos ensayos, encontré un marcador filogenético en el número de hojas seminales de los embriones cuya variación discreta o merística fue determinada tras una operación quirúrgica engorrosa consistente en extraer, con un escalpelo, el embrión de cada uno de los 6.000 piñones, liberándolo del albumen como indica la Figura 3. Se obtuvieron 1.200 muestras por cada estenótopo y se contaron sus cotiledones con el auxilio de una lupa binocular. Durante los meses de abril y mayo de 1973, realicé una comprobación de hojas cotiledonares para el estenótopo de Grazalema en el vivero del ICONA de la Huerta del General en Pelayo (Algeciras) en una muestra de 3.676 plántulas y coincidió con la distribución obtenida en el laboratorio.

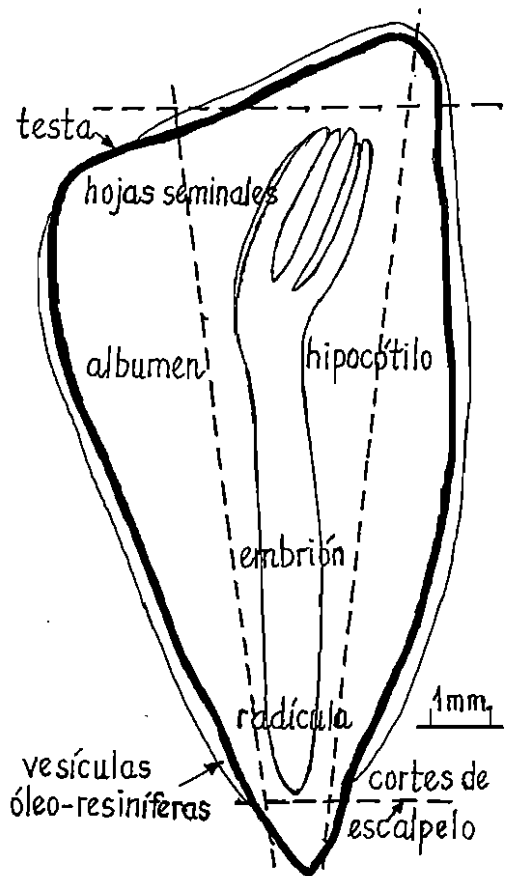


Fig. 3. Disección «Soto» para extraer el embrión. *A. pinsapo*.

TABLA I  
POSICION ESTADISTICA COTILEDONAR DE LOS ESTENOTOPOS DE *A. PINSAPO*

| Estenotopos                        | Estadísticos   | Nº Cotiledonar |     |       |     |    |
|------------------------------------|--|----------------|-----|-------|-----|----|
|                                    |  | 5              | 6   | 7     | 8   | 9  |
| TALASENTAN                         | n =<br>$\bar{x}$ = 6,26<br>$\sigma_{N-1}$ = 0,6459<br>$c_v$ = 10,32 %<br>$\epsilon$ = 0,58 % | 126            | 668 | 377   | 29  | 0  |
| TAZAOOT                            | n =<br>$\bar{x}$ = 6,46<br>$\sigma_{N-1}$ = 0,6786<br>$c_v$ = 10,50 %<br>$\epsilon$ = 0,59 % | 68             | 588 | 472   | 68  | 4  |
| SIERRA BERMEJA                     | n =<br>$\bar{x}$ = 6,52<br>$\sigma_{N-1}$ = 0,7827<br>$c_v$ = 12,00 %<br>$\epsilon$ = 0,68 % | 59             | 531 | 535   | 72  | 3  |
| SIERRA DE LAS NIEVES               | n =<br>$\bar{x}$ = 6,58<br>$\sigma_{N-1}$ = 0,6537<br>$c_v$ = 9,93 %<br>$\epsilon$ = 0,56 %  | 47             | 489 | 585   | 76  | 3  |
| GRAZALEMA                          | n =<br>$\bar{x}$ = 6,76<br>$\sigma_{N-1}$ = 0,6207<br>$c_v$ = 9,18 %<br>$\epsilon$ = 0,52 %  | 20             | 371 | 696   | 108 | 5  |
| GRAZALEMA VIVERO<br>(Hta. General) | n =<br>$\bar{x}$ = 6,84<br>$\sigma_{N-1}$ = 0,58<br>$c_v$ = 4,95 %<br>$\epsilon$ = 0,16 %    | 7              | 960 | 2.338 | 361 | 10 |

El número cotiledonar puede diferir entre las semillas de la misma piña.

El número cotiledonar ( $\bar{x}$ ), la distribución de frecuencias (n) y los diferentes posicionadores estadísticos: media ( $\bar{x}$ ), desviación típica ( $\sigma_{N-1}$ ), coeficiente de variación ( $c_v$ ) y error típico de la media ( $\epsilon$ ), para una probabilidad  $p = 0,95$  y  $t$  de Student = 1,96, figuran en la Tabla I.

Las medias estadísticas nos dicen que Talasentán con 6,26 y Tazaot con 6,46, se corresponden con una cantidad discreta de 6 hojas cotiledonares, mientras Sierra Bermeja con 6,52, Yunquera con 6,58 y Grazalema con 6,76 respectivamente, pasan a 7. Es también destacable la variación del

número cotiledonar entre 5 y 8 para el estenótopo de Talasentán y entre 5 y 9 para todos los restantes, siendo el primer conteo que elevó a 9 el número de 8 considerado máximo hasta entonces para *A. pinsapo*.

El conteo cotiledonar de Sierra Bermeja sobre semillas del año anterior (1972) adoleció de un fuerte enmohecimiento de los piñones con dificultad en la identificación numérica y sería deseable su repetición imposible de realizar en el verano de 1996 por falta absoluta de piñas.

Se han obtenido para las medias, unos errores típicos muy bajos, como conviene a la elevada serie de frecuencias de cada ensayo y a la relativa

fijeza temporal del número cotiledonar, cuya progresiva tendencia variable en las masas españolas, junto a la importante reducción del peso embrionario, testifican una mayor evolución hacia el Norte y la antigüedad y el origen marroquí de la estirpe parental como consecuencia de fenómenos geológicos —separación marítima entre Europa y África hace 5 millones de años durante el Plioceno Superior (BRINKMANN, 1966)— y las correspondientes variaciones climáticas modificadoras del medio ecológico de nuestros estenótopos y, consiguientemente, de sus caracteres morfológicos y merísticos.

Con los datos de la Tabla I se dibujan los polígonos de frecuencias del número cotiledonar, según aparece en la Figura 4 con la oblicuidad de sus cimas a izquierda o derecha y un apuntamiento sinistrorso para los dos estenótopos marroquíes y dextrorso para los españoles. Es la verificación estadística gráfica del corrimiento filogenético: Talasentán (paleótopo) → Tazaot → Sierra Bermeja (mesótopo) → Sierra de las Nieves → Grazalema (neótopo), representado por la flecha horizontal.

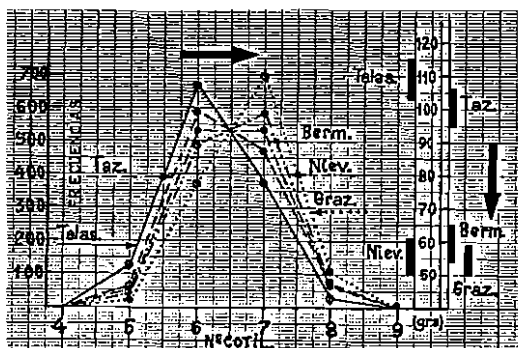


Fig. 4. Gráfico estadístico de la variación filética de *A. pinsapo*. Original de D. Soro.

Todos los polígonos son leptocúrticos a excepción del de sierra Bermeja que resulta platocúrtico por haber nivelado las frecuencias de los número cotiledonares 6 y 7 en el valor medio de los cinco estenótopos. La escala de pesos en gramos a la derecha del gráfico, sitúa los correspondientes a mil semillas, con ala y sin ella, en las cinco habitaciones, doblando las dos marroquíes

a las tres españolas; el sentido regresivo de esta variación ponderal, fruto de la adaptación genética de la especie a un más fácil transporte aéreo para asegurar su supervivencia, queda indicado en la flecha vertical.

Dirigí el posterior examen y estudio de especímenes hacia las escamas, brácteas tectrices y piñones con la intención de establecer diferencias infraespecíficas entre los diversos estenótopos y, a tal fin, se recolectaron 20 piñas en cada uno de Talasentán, Tazaot, Parauta, Yunquera y Grazalema, sin haberlo conseguido en Sierra Bermeja, Tolox y Ronda, con el resultado de la Tabla II, donde aparecen los caracteres y la diagnosis subespecífica sinóptica para *maroccana* (rifeña) y para *pinsapo* (bética).









También realicé de forma incompleta la diagnosis de las variedades españolas que espero poder repetir el próximo año con mayor número de muestras; con esta advertencia, la posición sistémica de *Abies pinsapo*, Boiss queda así:

- REGNUM: Eukaryota
- SUBREGNUM: Cormobionta
- PHYLUM: Spermatophyta
- SUBPHYLUM: Gymnospermae
- CLASSIS: Pinopsidae
- SUBCLASSIS: Pinidae = Coniferae
- ORDO: Pinales
- FAMILIA: Pinaceae
- SUBFAMILIA: Abietoideae
- GENUS: *Abies*
- SPECIES: *ABIES PINSAPO*, Boiss
- SUBSPECIES: *Maroccana* (Trabut), Emberger et Maitre
- SUBSPECIES: *Pinsapo*, (Boiss)

Con carácter provisional añado las variedades: Ssp. *Maroccana* (Trabut) Emb. et Maire, VARIETAS: *maroccana* (Trabut) Ceballos et M. Bol. (procedencia: Talasentán); VARIETAS: *tazaotana* (S. Cóz.) H. del Villar (procedencia: Tazaot). Ssp. *pinsapo* (Boiss). VARIETATES: *Bermexa*, (procedencia: Sierra Bermeja); *Parautensis*, (procedencia: La Nava de San Luis); *Arundensis*, (procedencia: Sierra de las Nieves-Grazalema).

BOISSIER (1837) hizo la descripción taxonómica de *Abies pinsapo* sobre especímenes de Sierra Bermeja con absoluto desconocimiento de las estirpes marroquíes que, por su mayor antigüedad,

TABLA II  
DIAGNOSIS SUBESPECIFICA SINOPTICA

| Caracteres morfológicos y métricos fijos   | Subespecies |        |
|--|-------------|--------|
|  | Rifeña      | Bética |
| <b>ESCAMAS</b><br>Elípticas o reniformes con bordes inferiores llanos subhorizontales.    | X           |        |
| Flabelformes con bordes rectos u ondulados.    |             | X      |
| <b>BRÁCTEAS TECTRICES MUCRONULADAS</b><br>Epatuladas enteras.   | X           |        |
| Orbiculares enteras  , retusas  o muy hendidas  . |             | X      |
| <b>PIÑONES</b><br>Longitud $\geq 14$ mm.<br>Longitud $\leq 12,5$ mm.<br>Relación A/P $\leq 1,85$<br> $\geq 2,30$  | X           | X      |
| Peso de cien piñones con ala $\geq 10,5$ gr.<br>$\leq 6,5$ gr.   | X           | X      |
| <b>NUMERO COTILEDONAR</b><br>Máxima frecuencia: 6<br>Máxima frecuencia: 7  | X           | X      |

Subespecies provisionales. D. Soto

Subespecie rifeña: Escamas elípticas o reniformes con bordes inferiores llanos. Brácteas tectrices mucronuladas espatuladas enteras. Piñones con longitud  $\geq 14$  mm. Relación A/P  $\leq 1,85$ . Peso de cien piñones con ala  $\geq 10,5$  gr. Número cotiledonar de máxima frecuencia: 6.

Subespecie bética: Escamas flabelformes con bordes rectos u ondulados. Brácteas tectrices mucronuladas orbiculares enteras, retusas o muy hendidas. Piñones con longitud  $\leq 12,5$  mm. Relación A/P  $\geq 2,30$ . Peso de cien piñones con ala  $\leq 6,5$  gr. Número cotiledonar de máxima frecuencia: 7.

deberían haber tenido la prioridad nominativa. Sin embargo el Código Internacional de Nomenclatura Botánica de 1993 (Yokohama Code) sanciona la vigencia de estas situaciones.

Recientemente GARCÍA *et al.* (1993) hicieron un ensayo mediante electroforesis de isoenzimas en gel de almidón aplicado a megagametófitos de semillas procedentes de los cinco estenótopos de *A. pinsapo*, que confirma la existencia de dos poblaciones sólo a nivel de subespecie: *maroccana* en el Rif y *pinsapo* en la Bética. Sin embargo, descartan dos variedades para *maroccana*. Me parece discutible esta última aserción porque la variedad se basa en la diferenciación de caracteres muy secundarios que sí se aprecian: número

máximo de 8 cotiledones en Talasentán y de 9 en Tazaot, entre otros. Dejo la discusión de esta cuestión para posterior estudio y admito, provisionalmente, las dos variedades marroquíes y las tres españolas; estas últimas basadas en la diferenciación morfológica de escamas y brácteas.

#### Acrostenoenecia del pinsapo en el Cuaternario reciente

Veremos más adelante que la entrada de *Abies*, desde el centro de Europa en las nuevas tierras emergidas del mar de Tetis ocurre en el Mioceno y que, probablemente, una especie protomediterránea fue la antecesora de *A. numidica* Lannoy y de *A. pinsapo*.

La Geología y la Paleoclimatología durante el Holoceno, cuando estaban fijados definitivamente los relieves topográficos de la Tierra, nos permiten conocer, con buena aproximación, los vaivenes geográficos de nuestras masas de pinsapo.

El Dr. Jacobo Ruiz del Castillo, investigador del INIA y autor de varios sondeos palinológicos en España y de interesantes estudios sobre las variaciones climáticas en los últimos 5.000 años, ha

compuesto, con datos de Labeyrie y Duplessi, un diagrama de acontecimientos climáticos en el S.O. europeo, con las variaciones térmicas estivales de la superficie del Golfo de Vizcaya y los flujos de nivel del Mediterráneo durante los últimos 18.000 años (RUIZ DEL CASTILLO, 1995). Le agradezco su permiso para reproducirlo y para ampliarlo con una última columna mía aplicada a la migración de los pinsapares. Figura 5.

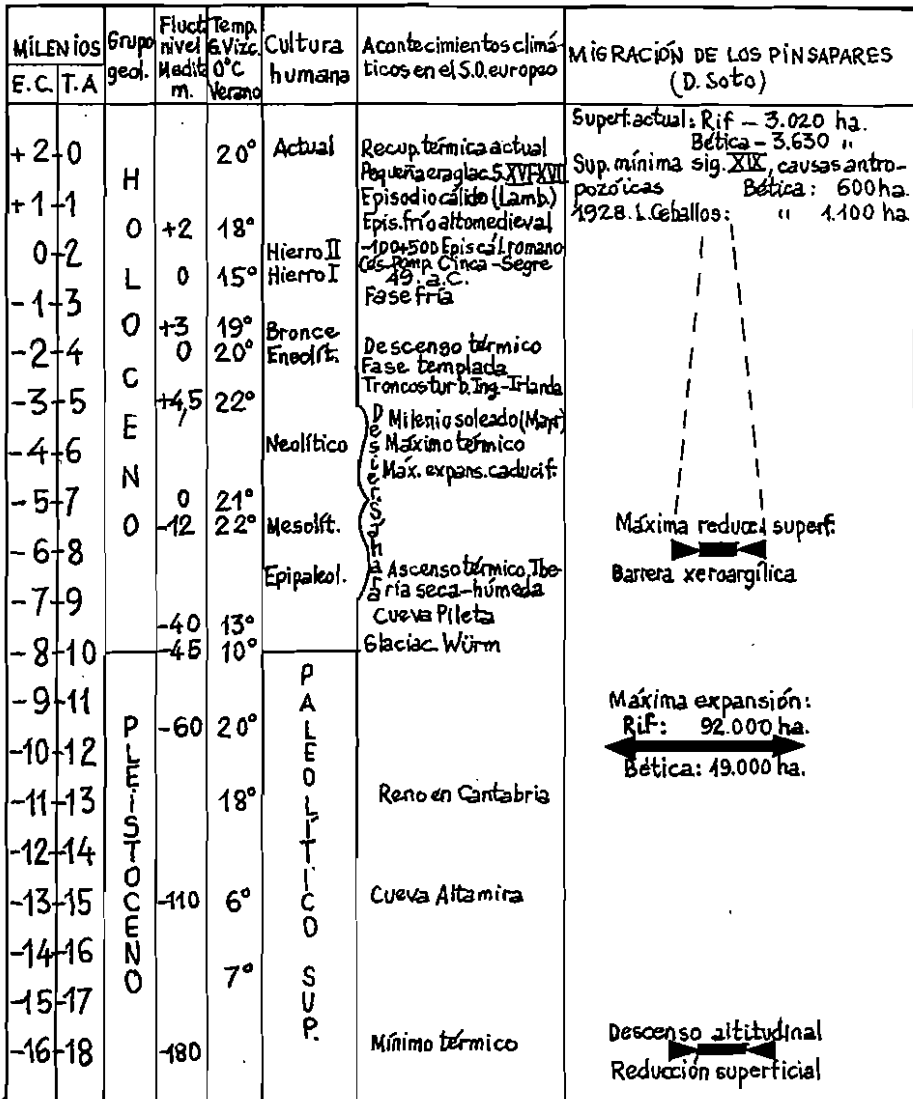


Fig. 5. Diagrama geoclimofitológico del pinsapo en el Cuaternario reciente. (Labeyrie, Duplessi, RUIZ DEL CASTILLO, 1995 y D. Soto).

Mi hipótesis sobre la dispersión en áreas reducidas y culminantes se basa en estos argumentos:

1. esta especie, después de los avatares mesolíticos soportados con anterioridad al mínimo térmico registrado entre -18.000 y -15.000 años y de la posterior y fuerte subida de la temperatura entre -13.000 y -11.000 años, adquirió su actual temperamento higrófilo y mesotérmico frío junto con su amplitud altitudinal de 1.400 a 1.900 m s.n.m. en los estenótopos rifeños y de 1.000 a 1.700 m s.n.m. en los béticos;

2. con los límites anteriores, la máxima expansión posible durante la última glaciación würmense, hacia -11.000 a -9.000 años que aunque no llegó al área de estos pinsapares, hizo descender su temperatura media anual en unos 4 °C con un régimen abundante de lluvias durante todo el año, ocupó la extensión comprendida en altitudes superiores a 1.000 m en la Bética y a 1.400 m en el Rif con lluvia superior a 1.000 mm, según puede verse en las Figuras 6 y 7, con un máximo de unas 19.000 y de 92.000 ha respectivamente comprendidas en las orientaciones septentrionales de las áreas que cumplen las dos condiciones de altitud y pluviometría;

3. entre -8.000 y -5.000 años, el clima mediterráneo sufre un fuerte cambio con subida importante de la temperatura y notable descenso de la lluvia y, en esos 3.000 años, se origina el desierto del Sahara, se establecen las Iberias seca y húme-



Fig. 7. Hipótesis del dominio del pinsapo sobre la cota 1.400 m. En la última glaciación (Würm) a comienzos del Holoceno, hace 10.000 años.

da y las caducifolias adquieren su máxima expansión en detrimento de las pináceas que se refugian en alturas superiores. Desaparecen varias especies vegetales en la Bética pero no *Rhododendron ponticum* como creen todavía algunos paleontólogos.

No es difícil basar ahora la hipótesis del movimiento migratorio horizontal y altitudinal del pinsapo para adaptarse a estos importantes cambios climáticos si consideramos las dos barreras que los condicionaron:

- a) imposibilidad de la supervivencia del piñón germinado sobre suelos arcillosos con veranos secos, «barrera xeroargílica», y
- b) nichos altitudinales ya mencionados, «barrera barotérmica».

El pinsapo que anteriormente y con lluvias abundantes, se había reproducido bien sobre suelos calcáreos paleozóicos, secundarios y terciarios, encuentra ahora una insalvable dificultad debida a la sequía estival para seguir haciéndolo sobre las arcillas y margas que forman un cinturón infrayacente alrededor de las masas calcáreas secundarias y peridotíticas culminantes. Se ha establecido así la máxima reducción superficial del pinsapo, confinado a las máximas alturas montañosas que, empleando un nuevo vocablo científico —etimológico, denomino estenoacrocia del pinsapo (στενός = estrecho; ακρως = cumbre; οικω = habito). El pinsapo es estenoacroico y se codea con las rapaces de altura y con los vértices de la red geodésica que se encuentran en todos sus estenótopos.

La barrera altitudinal está siendo infrarrebasada, de hecho, por al adaptación termófila del pinsapo

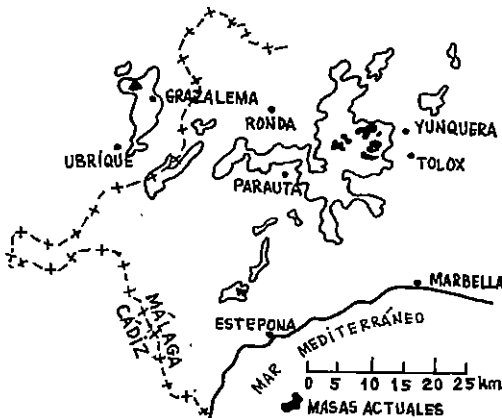


Fig. 6. Nudo de Ronda y Sierra Bermeja. Hipótesis del área del pinsapo hace 10.000 años. D. SOTO.



y, si encuentra suelo y humedad adecuadas, puede bajar a los 600 o 500 m (Monda e Istán, en Málaga).

En cuanto a su capacidad migratoria y a la forma en que se desarrolló y sigue desarrollándose, figuran los medios siguientes:

1. difusión anemócora. Traslado de las semillas por el viento, aunque las del pinsapo tienen poca aptitud anemócora por su elevado peso, sobre todo en la subespecie de la Yebala. La función del ala es de orientación del piñón en posición de mínima resistencia a través de los filetes de viento y, principalmente, para posicionar la semilla sobre el suelo en sentido geotrópico facilitando su germinación y arraigo;

2. difusión ornítica. Aunque desconocemos la apetencia de las aves por este piñón, sabemos que es casi nula, pero no podemos desechar la posibilidad de que algunas rapaces y carroñeras que anidan en los pinsapares lo traguen y regurgiten posteriormente sin daño en su testa y sin menoscabo de su poder germinativo y, a pesar de que este medio sea infrecuente, bastaría que se diera pocas veces para conseguir el traslado de la especie a bastantes kilómetros de distancia.

Pero hay otra facultad de migración ornítica del piñón, basada en la particularidad de la existencia de resina pegajosa en las escamas de la piña y, al desintegrarse, pueden quedar adheridas junto con el piñón, al pico, patas, y plumas de las aves y ser fácilmente trasladadas a grandes distancias hasta su desprendimiento. Conozco bastantes pinsapos a distancias de 5 y 10 km de los pinsapares con fuertes barreras orográficas interpuestas cuya presencia abona este medio difusivo. Un caso bien próximo es el de un ejemplar que ahora puede tener unos treinta o treinta y cinco años, descubierto por mí hace unos 25 vegetando normalmente debajo y al pie de un alcornoque adulto en las proximidades del cortijo de Monte Higuerón, Grazalema, a unos cinco km del pinsapar. Opino que la difusión ornítica ha sido y seguirá siendo un medio de expansión esporádica de la especie;

3. difusión pluviofluvial. Las semillas depositadas a fines de octubre o primeros de noviembre al pie de cada pinsapo, suelen ser arrastradas por

las lluvias a las vaguadas y arroyos más próximos en cuyas orillas pueden quedar depositadas, sin daño en la testa ni mengua de su poder germinativo, en suelos húmedos y con abrigo térmico entrando a formar parte de las galerías de ribera.

A las causas estenoacroicas, barreras xeroargílica y altitudinal, hay que añadir los motivos de su escasa difusión. Aunque se trata de una especie monoica, los amentos femeninos situados en la cima del árbol suelen ocupar escasa superficie y su fecundación por el polen de los abundantes amentos masculinos que ocupan la mayor parte de la fronda media e inferior, puede llegar a impedirse por los fuertes vientos de Levante y por las abundantes lluvias de la borrasca de Las Azores en Andalucía en abril y comienzos de mayo. Por otra parte la fructificación es vecera, nula algunos años y, en otros, son escasos los piñones fértiles no dañados por insectos.

Hasta el siglo pasado contaba con el poco aprecio de los nativos que, con un criterio erróneo de función alternativa de utilidad, cortaban y desmochaban los pinsapos y sólo prestaban alguna vigilancia y cuidado a sus consocios alcornoques, quejigos y encinas, tal como lo manifestaba el guarda del duque de Osuna a Clemente en su visita a Grazalema en 1807.

Sin embargo, el pinsapo tiene una vitalidad y una resistencia a la adversidad puestas de manifiesto en su difícil colonización de rocas diaclasadas, canchales y coluvios y cimas de sierras expuestas a fuertes vendavales y tempestades, como acreditan los pies atormentados y con extravagantes figuras que habitan en Sierra Bermeja, Las Nieves y El Pinar. En Talasentán y Tazaot, este efecto es poco intenso; hay pequeños valles o navas con suelos bien nutridos que reciben, además, lluvias horizontales de nieblas mediterráneas frecuentes en verano como ocurre en Tazaot y todo esto da como resultado una subespecie de desarrollo y porte superiores a la española.

La superficie del pinsapo es, actualmente, de 3.024 ha en Marruecos y de 3.363 en España.

En la Tabla III se contienen los datos geográficos y de variabilidad métrica de *A. pinsapo*.

TABLA III  
DATOS GEOGRAFICOS Y DE VARIABILIDAD MERISTICA DE *A. PINSAPO* BOISS (1973)

| Variables                     | Talasantán | Tazaor  | S. Bermeja | S. Las Nieves | Grazalema |
|-------------------------------|------------|---------|------------|---------------|-----------|
| Latitud geográfica N          | 35° 09'    | 35° 15' | 36° 29'    | 36° 42'       | 36° 46'   |
| Longitud geográfica W.G.      | 5° 08'     | 5° 06'  | 5° 12'     | 5° 00'        | 5° 25'    |
| Altitud máxima (m)            | 1.900      | 1.890   | 1.440      | 1.700         | 1.605     |
| Altitud mínima (m)            | 1.450      | 1.400   | 1.030      | 1.100         | 900       |
| Temperatura máxima (°C)       | 34         | 33      | 35         | 36            | 35        |
| Temperatura mínima (°C)       | -4         | -2      | -2         | -6            | -7        |
| Temperatura media (°C)        | 14         | 16      | 15         | 13            | 12        |
| Amplitud térmica              | 38         | 35      | 37         | 42            | 42        |
| Superficie (ha)               | 2.531      | 493     | 35         | 2.871         | 418       |
| Dim. máxima estróbilos (cm)   | 20 × 5,5   | 22 × 6  | 19 × 4,5   | 18 × 4,5      | 19 × 4,5  |
| Dim. mínima estróbilos (cm)   | 11 × 4     | 11 × 4  | 10 × 3,5   | 10 × 3        | 8 × 3     |
| Peso mil piñones con ala (gr) | 115        | 106     | 65         | 61            | 59        |
| Peso mil piñones sin ala (gr) | 103        | 95      | 54         | 50            | 50        |
| Dim. máxima amento ♂ (mm)     | 15 × 5     | 18 × 6  | 16 × 5     | 15 × 4,5      | 16 × 5    |
| Dim. mínima amento ♂ (mm)     | 10 × 3     | 12 × 4  | 12 × 4     | 10 × 3        | 11 × 4    |
| Dim. máxima amento ♀ (mm)     | 30 × 8     | 37 × 10 | 28 × 8     | 28 × 8        | 30 × 8    |
| Dim. mínima amento ♀ (mm)     | 19 × 7     | 25 × 7  | 19 × 7     | 18 × 7        | 18 × 6    |
| Nº cotiledonar máximo         | 8          | 9       | 9          | 9             | 9         |
| Nº cotiledonar medio          | 6          | 6       | 7          | 7             | 7         |
| Nº cotiledonar mínimo         | 5          | 5       | 5          | 5             | 5         |

### Aplicación al género *Abies* del marcador filogenético y vectorial

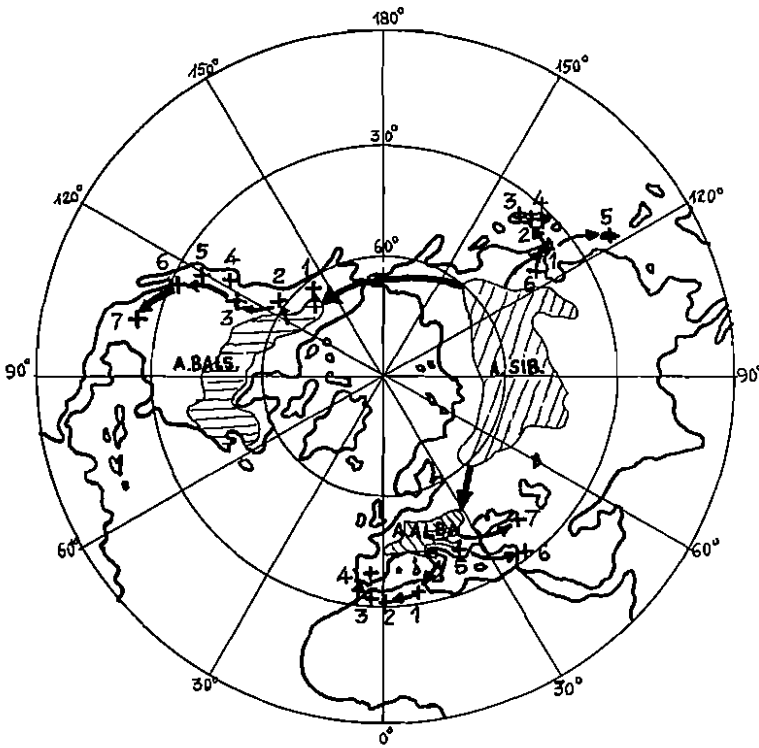
El método inductivo me estimuló a pasar de lo particular, resultados obtenidos con el ensayo de *Abies pinsapo*, a lo general, restantes especies mundiales del género *Abies*. Sin embargo, por la dificultad de disponer de tan numerosas semillas y su vasta extensión, simplifiqué el ensayo reduciéndolo a calcular la media aritmética de los números cotiledonares máximo y mínimo de las especies en que nos son conocidos y a ordenarla vectorialmente para verificar, a continuación, su contraste con la historia geológica de las regiones concernidas y con la edad de los depósitos fosilíferos —rafótopos— de *Abies* conocidos hasta hoy. Hay información suficiente para 23 de estas especies en los trabajos de GAUSSEN (1943-1979), DEBAZAC (1964), MARTÍNEZ (1963) y SOTO (1967-1974), con la ventaja de cubrir la mayor parte de las situadas en áreas afectadas intensamente por la orogénesis alpina.

La carta de la Figura 8 en proyección gnomónica polar boreal representa las áreas de las tres especies principales de máxima extensión, *sibirica*, *balsamea* y *alba*, con sus respectivas proles colate-

rales; estas últimas dentro de la orogenia alpina en Kamtchacka, Manchuria, Corea, Hokaido y Japón, Montañas Rocosas y Apalaches, y costas e islas mediterráneas, respectivamente. En esta carta aparece, también, la lista de las 23 especies con sus números cotiledonares y la suma de máximo y mínimo, para evitar los decimales que resultarían para su medias en caso de un sumando impar, equivalentes a otros tantos marcadores geofiléticos que ordenan la evolución en el tiempo y el espacio: (11) *A. alba* ← (7) *A. sibirica* → (9) *A. balsamea*, e indican el origen siberiano del género *Abies* con un vector filogenético hacia el Este, *A. balsamea*, y otro, posterior en el tiempo, hacia el Oeste, *A. alba*.

De cada una de estas grandes especies se desgajan sus proles cuyos números cotiledonares definen los vectores:

- a) (7) *sibirica* → (8) *firma* →  
 → (8) *veitchii* ↗ (9) *kawakami*  
 ↘ (11) *holophylla*
- b) (9) *balsamea* → (10) *lasiocarpa* → (10) *amabilis* →  
 (11) *concolor* → (11) *procera* → (12) *bracteata* →  
 → (12) *religiosa*



- 0. *A. SIBIRICA* 3-4. (7)
- 1. *A. firma* 3-5. (8)
- 2. *A. veitchii* 3-5. (8)
- 3. *A. mariesii* 4-5. (9)
- 4. *A. homolepis* 4-5. (9)
- 5. *A. kawakami* 4-5. (9)
- 6. *A. holophylla* 5-6. (11)
- 0. *A. BALSAMEA* 4-5. (9)
- 1. *A. lasiocarpa* 4-6. (10)
- 2. *A. amabilis* 4-6. (10)
- 3. *A. grandis* 5-6. (11)
- 4. *A. concolor* 5-6. (11)
- 5. *A. procera* 4-7. (11)
- 6. *A. bracteata* 5-7. (12)
- 7. *A. religiosa* (12)?
- 0. *A. ALBA* 4-7. (11)
- 1. *A. numidica* 4-8. (12)
- 2. *A. pinsapo, tal.* 5-8. (13)
- 3. *A. pinsapo, taz.* 5-9. (14)
- 4. *A. pinsapo, pins.* 5-9. (14)
- 5. *A. cephalonica* 5-9. (14)
- 6. *A. cilicica* 7-9. (16)
- 7. *A. nordmanniana* 5-7. (12)

Fig. 8. Distribución actual del género *Abies* y vectores geofiléticos.

c) (11) *alba* → (12) *nordmanniana*  
 → (14) *cephalonica* → (16) *cilicica*  
 → (12) *numidica* → (13) *pinsapo*  
 Talasentán → (14) *pinsapo* bético

A pesar del empeño puesto en la búsqueda del número cotiledonar de *A. religiosa* en Méjico sólo he podido lograr la referencia de MARTÍNEZ (1963) que lo cifra en 6, sin conteo de máximo ni mínimo. Con esta reserva debe aceptarse el número 12 con que figura.

Las secuencias vectoriales actuales recogidas en este estudio responden como marcadores ordinales y algunos de sus saltos, poco graduales, pueden justificarse con ancestros intermedios desaparecidos o por intensos cambios mesológicos.

Sobre los límites meridionales contemporáneos de las tres especies más importantes presento las causas más destacadas: isoterma de enero  $-7^{\circ}\text{C}$  y de  $+16^{\circ}\text{C}$  en julio para *A. balsamea*; cadena

montañosa de los Pirineos, Alpes y Cárpatos para *A. alba*, e isoterma de julio  $+21^{\circ}\text{C}$  para *A. sibirica*.

### Concordancia paleogeográfica

La Figura 9 reproduce la tabla de tiempos de KULP (1960), y de MELÉNDEZ (1964), para que el lector pueda situar las fechas de la evolución geológica de la tierra y su relación con el género *Abies*.

El diagrama de la Figura 10 de FIRBAS y EHRENDORFER (1994), relaciona filogenéticamente a los principales grupos sistemáticos espermafíto en los diferentes tiempos geológicos. El mayor abultamiento de la barra *Pinidae* coincide también con la máxima expansión del protogénero *Abies*.

La carta paleogeográfica de Europa durante el Lías y el Dogger, Figura 11 (AUBOUIN, 1967),

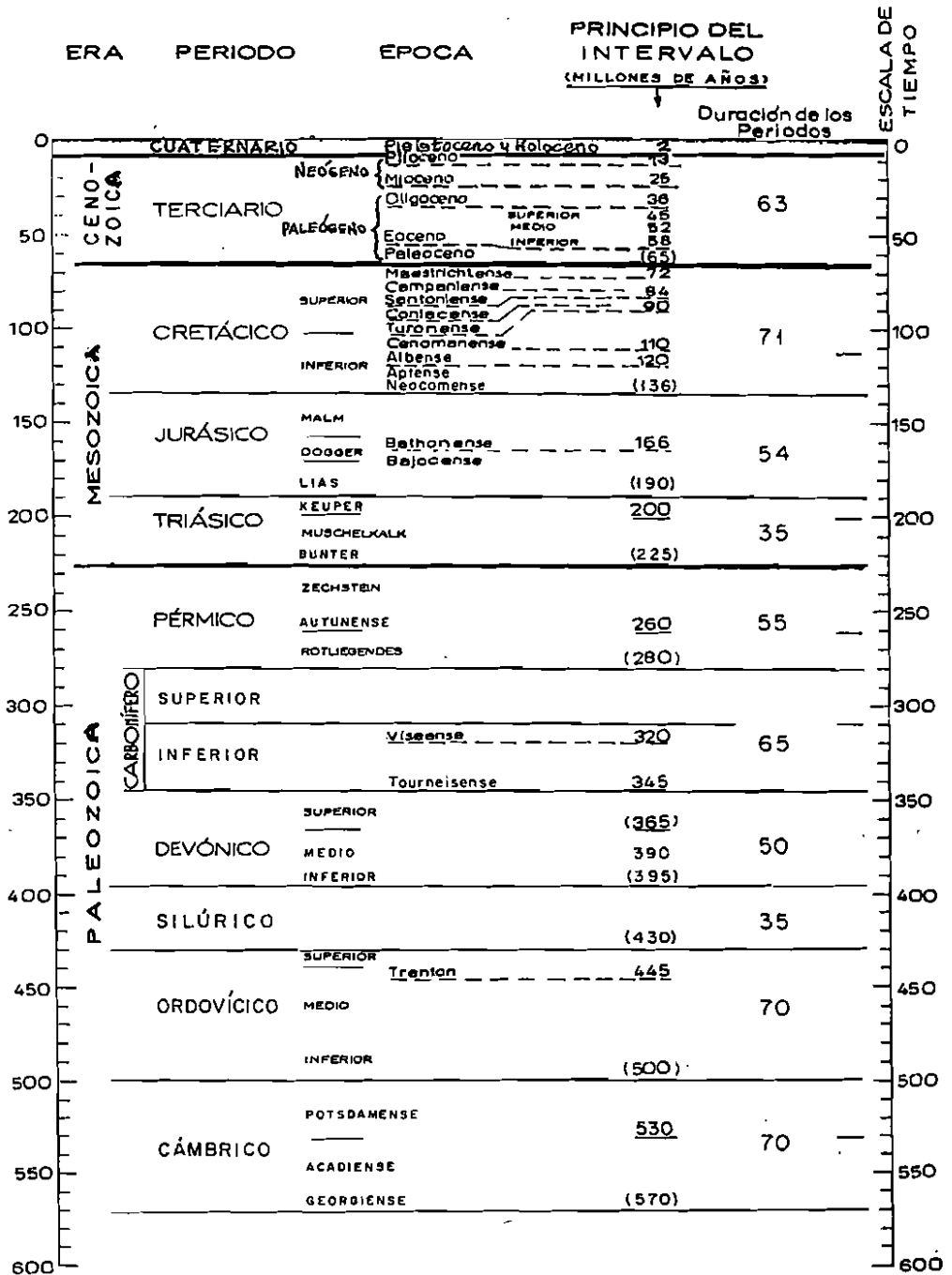


Fig. 9. Tabla de tiempos de los periodos geológicos (KULP, 1966 y MELÉNDEZ, 1994)

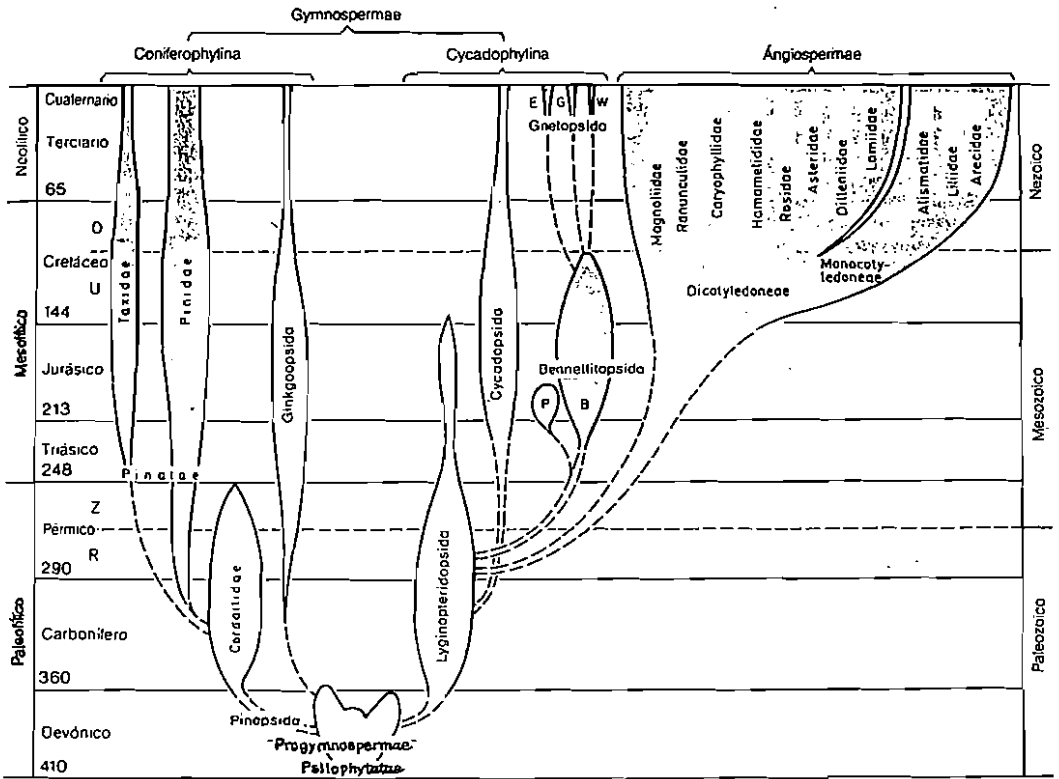


Fig. 10. Relaciones filogenéticas probables de los grupos espermatófitos. FIBRAS y ERENDORFER (1994).

muestra el Mar de Tetis (Mesogea) ocupando la totalidad o la mayor parte de las penínsulas e

islas mediterráneas actuales y las costas norteafricanas. En la siguiente, del mismo autor, Figura 12, aparecen las tierras emergidas y los mares europeos con una barrera marina que impedía la expansión de *A. alba*, ya existente en Centroeuropa, al macizo seco galo-ibérico y a las cordilleras béticas.

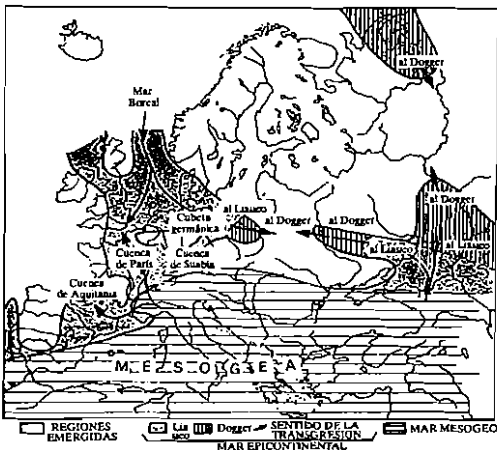


Fig. 11. Paleografía europea, Liásico y Dogger, AUBOUIN (1967).

En la Figura 13, también de Aubouin, correspondiente al Mioceno europeo, se muestra el corredor terrestre emergido en Viena que puso en comunicación a Centroeuropa con los Alpes Dináricos y los Balcanes al Este, y con los Apeninos, la costa norteafricana y las cordilleras béticas hasta las Islas Baleares al Sur, dando lugar a la extensión de *A. alba* por los Apeninos y Alpes Dináricos hasta los Balcanes y, en sucesivas etapas geológicas y mediante mutación específica, a Córcega, Cerdeña, Norte de África y cordilleras béticas hasta Baleares. Por esta causa, la presencia de *Abies* en toda la ribera surmediterránea y en la cadena bética

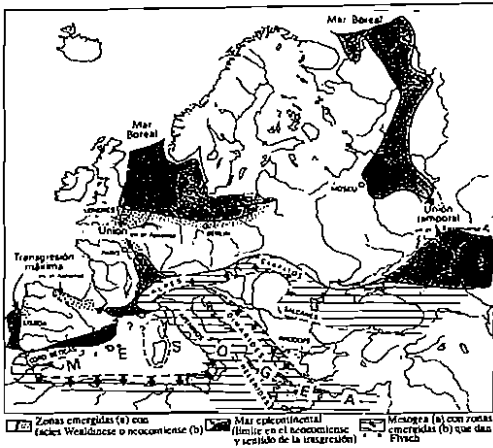


Fig. 12. Paleografía europea. Cretáceo inferior, AUBOUIN (1967).

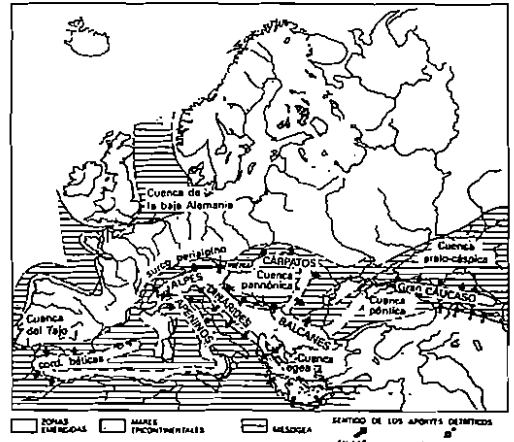


Fig. 13. Paleogeografía europea en el mioceno, AUBOUIN (1967).

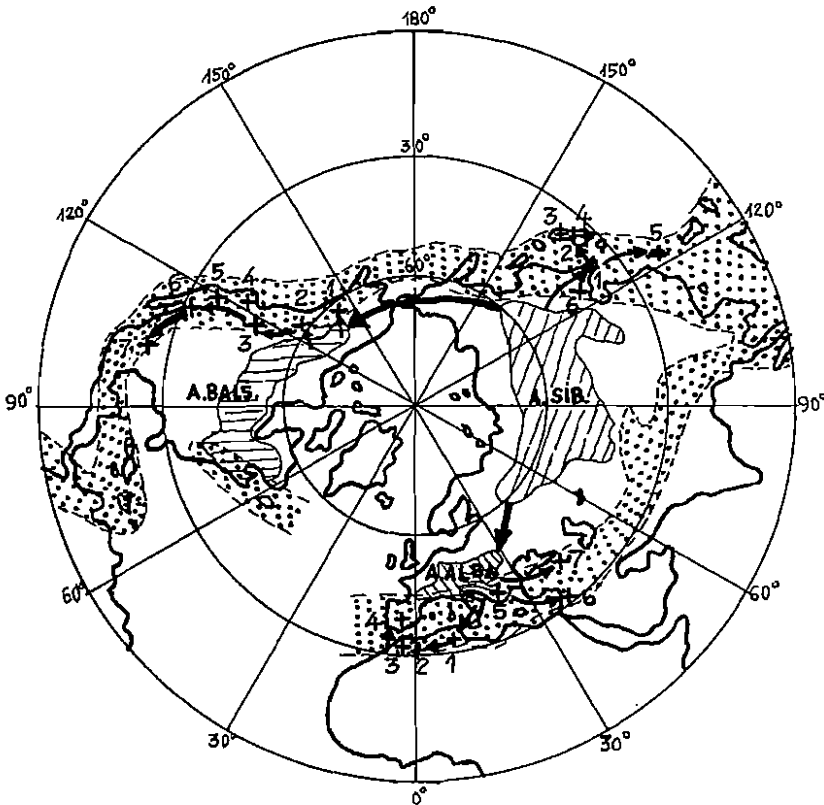


Fig. 14. Area de los abetos afectada por la orogénesis alpina. (.....). D. SOTO.

ca data del Mioceno, mientras que en Centroeuro-  
pa es anterior, y existen depósitos de microfósiles  
en Mallorca y palinológicos con más de 50.000  
años en El Padul (Granada) probablemente proceden-  
tes de Sierra Tejeda. La antigüedad máxima de  
*Abies* mediterránea puede situarse entre -25 y -13  
millones de años con una especie protomediterrá-  
nea de la que derivarían *A. numidica* y *A. pinsapo*.  
El vector *alba* → *nordmanniana* entre Bulgaria y  
Turquía pudo discurrir por el sur del Mar Negro y,  
finalmente, *alba* → *cephalonica* → *cilicica* avanzó  
también durante el Mioceno desde Cefalonia hasta  
El Líbano (Ehden) y Siria. En relación con las  
migraciones de floras del Cuaternario, según  
EHRENDORFER (1994), se originó en los Balcanes  
orientales el abeto *A. Borisii-regis* debido al con-  
tacto e hibridación entre *A. alba* y *A. cephalonica*.

El mapa de la Figura 14 sitúa las áreas principales  
de *Abies* bordeadas por la faja de mayor actividad  
orogénica alpina en el hemisferio Norte que dis-  
locó y elevó notablemente con fuertes alteraciones  
climáticas todos los terrenos ocupados inicialmen-  
te por sus progenies entre -100 y -50 millones de  
años durante el Cretáceo superior y el Eoceno, y  
fue la causa de las variaciones y mutaciones especí-  
ficas acordes con los números cotiledonares.

### Yacimientos fosilíferos

Mi indagación sobre los tafótopos fosilíferos de  
*Abies* queda documentada y datada en la Tabla  
IV con 69 depósitos distribuidos entre Asia,  
América y Europa que he situado en las Figuras  
15, 16 y 17. La escasez de fósiles vegetales com-  
parada con la presencia de fósiles animales se  
debe a la fácil descomposición de los primeros  
que no tienen esqueletos duros como los segun-  
dos; además en Siberia, región originaria, por su  
vasta extensión y reducida población con baja  
densidad de vías de comunicación, se realizan  
muy pocos sondeos y excavaciones de perfiles de  
instalaciones industriales y de obras públicas,  
razón que la sitúa en evidente inferioridad en  
parangón con Canadá, U.S.A., Europa y Japón.  
Parece seguro que un mayor elenco de tafótopos,  
proporcional a las tres especies más antiguas y  
extendidas de *Abies*, reflejaría mejor su historia  
geológica.

El carácter de inclusión o exclusión de las brácteas  
rectrices de los estróbilos de *Abies* llegó a relacio-

narse por algunos botánicos con la antigüedad  
con escaso fundamento, porque la presencia de  
especies diferentes con una u otra característica  
en áreas muy próximas invalidaba el aserto.  
Como información añadimos el estado de posi-  
ción de brácteas, tomado de GAUSSEN, DEBAZAC  
y MARTÍNEZ. I = insertas; E = exertas.

|                               |                               |   |
|-------------------------------|-------------------------------|---|
| Europa                        | <i>A. alba</i> .....          | E |
|                               | <i>A. cephalonica</i> .....   | E |
|                               | <i>A. nordmanniana</i> .....  | E |
|                               | <i>A. cilicica</i> .....      | I |
|                               | <i>A. numidica</i> .....      | I |
|                               | <i>A. maroccana</i> .....     | I |
| Asia                          | <i>A. pinsapo</i> .....       | I |
|                               | <i>A. spectabilis</i> .....   | I |
|                               | <i>A. pindrow</i> .....       | I |
|                               | <i>A. sibirica</i> .....      | I |
|                               | <i>A. nephrolepis</i> .....   | E |
|                               | <i>A. sachalinensis</i> ..... | E |
| Japón                         | <i>A. holophylla</i> .....    | I |
|                               | <i>A. koreana</i> .....       | E |
|                               | <i>A. firma</i> .....         | E |
|                               | <i>A. homolepis</i> .....     | I |
| China                         | <i>A. mariesii</i> .....      | I |
|                               | <i>A. veitchii</i> .....      | E |
|                               | <i>A. ernestii</i> .....      | I |
|                               | <i>A. chensiensis</i> .....   | I |
|                               | <i>A. recurvata</i> .....     | I |
|                               | <i>A. squamata</i> .....      | E |
|                               | <i>A. delavayi</i> .....      | E |
|                               | <i>A. georgei</i> .....       | E |
| Formosa<br>América<br>Norte   | <i>A. sutchuenensis</i> ..... | E |
|                               | <i>A. kawakami</i> .....      | I |
|                               | <i>A. balsamea</i> .....      | I |
|                               | <i>A. fraseri</i> .....       | E |
|                               | <i>A. concolor</i> .....      | I |
|                               | <i>A. lowiana</i> .....       | I |
|                               | <i>A. grandis</i> .....       | I |
|                               | <i>A. amabilis</i> .....      | I |
|                               | <i>A. lasiocarpa</i> .....    | I |
|                               | <i>A. bracteata</i> .....     | E |
|                               | <i>A. magnifica</i> .....     | I |
|                               | <i>A. procera</i> .....       | E |
| <i>A. religiosa</i> .....     | E                             |   |
| <i>A. hickeli</i> .....       | E                             |   |
| <i>A. guatemalensis</i> ..... | I                             |   |
| <i>A. durangensis</i> .....   | I                             |   |
| <i>A. vejari</i> .....        | E                             |   |
| <i>A. mexicana</i> .....      | I                             |   |

TABLA IV  
YACIMIENTOS FOSILIFEROS MUNDIALES DE ABIES. D. Soto

| GÉNERO O ESPECIE                                 | PERÍODO GEOLOGÍCO Y UBICACIÓN DEL DEPÓSITO.                          | COLECTOR-IDENTIFICADOR                                  | AÑO  |
|--|--|---|------|
| I. ABIETACEAE.                                   | TRIÁS SUP. ARIZONA. U.S.A.   | DAUGBERTY, CARN. INST.                                  | 1941 |
| II. ABIETINEAE POLLENIT.                         | JURÁSICO Y CRETÁC. INF. INGLATERRA                                   | COUPER. PALEONTOGRAPH                                   | 1958 |
| 1. ABIETINEAE.                                   | JURÁSICO EN REGIONES BOREALES, VESTIGIOS RECONOCIBLES                | LEON MORET. PALEONTOLOGIE VEGETALE UNIV. GRENOBLE       | 1964 |
| 2. ABIETINEAE                                    | CRETÁCEO INFERIOR  | A.C. SEWARD. FOSSIL PLANTS UNIV. CAMBRIDGE              | 1963 |
| 3. ABIES   | CRETÁCEO INFERIOR. Cenomanense.                                      | LEON MORET. PALEONTOLOGIE VEGETALE UNIV. GRENOBLE       | 1964 |
| 4. ABIUCAULIS VERTICILLATUS                      | CRETÁCEO. BÉLGICA.   | ALVIN, 1960, citado por MILLER UNIV. MONTANA, U.S.A.    | 1990 |
| 5. A. CHURCHLENSIS, VELENOSKY                    | CRETÁCEO, BOHEMIA, CHECOSLOVAQUIA                                    | VELENOSKY. INTERNET                                     | 1985 |
| 6. A. sp. CREWINGK                               | EOCENO. KODIAK ISLAND. ALASKA. U.S.A.                                | GREWINGK, CITADO POR H. GAUSSEN UNIV. TOULOUSE.         | 1850 |
| 7. A. sp. HOLLICK                                | " " " " "  | CITADO POR H. GAUSSEN UNIV. TOULOUSE.                   | -    |
| 8. A. CONCOLIPITES, WODEH.                       | EOCENO. ROCKY MOUNTAINS, GREEN RIVER, COLORADO. U.S.A.               | "   | 1933 |
| 9. A. TIGILENSIS, CHELEBAEVA                     | EOCENO. OESTE DE KAMCHATKA, RUSIA                                    | A. GLADENKOV. INTERNET                                  | 1991 |
| 10. A. MILLERI.                                  | EOCENO MEDIO. KLONDIKE, YUKON, CANADA.                               | SCHORN Y WEHR, INTERNET.                                | 1992 |
| 11. ABIES.                                       | OLIGOCENO INFERIOR. STA. COLOMA DE GUERALT, TARRAGONA, ESPAÑA.       | C. CAVANETTO Y P. ANTON UNIV. MONTPELLIER.              | 1996 |
| 12. A. ssp.                                      | OLIGOCENO. AIX EN PROVENCE, BOUCHES DU RHONE, FRANCIA.               | DUBOIS-LADURANTIE, CITADA POR H. GAUSSEN UNIV. TOULOUSE | 1944 |
| 13. A. ssp.                                      | OLIGOCENO. SAN JUAN MOUNTAINS, SOUTH-CENTRAL COLORADO.               | KNOWLTON, CITADO POR H. GAUSSEN. UNIV. TOULOUSE         | 1923 |
| 14. A. sp.                                       | OLIGOCENO. GRAY RANCH, OREGON, U.S.A.                                | MASON, CITADO POR H. GAUSSEN UNIV. TOULOUSE.            | 1927 |
| 15. A. sp.                                       | OLIGOCENO. VANCOUVER ISLAND, CANADA.                                 | SCOTT, CITADO POR H. GAUSSEN UNIV. TOULOUSE             | 1927 |
| 16. ABIES.                                       | MIOCENO INFERIOR, MEDIO Y SUPERIOR. REGIONES DE ASIA CENTRAL, RUSIA. | R.Y. ABUZAROVA. R.P.P., V5                              | 1967 |
| 17. A. PRISCAPECTINATA, Ssp. RAMESI, DEBAPÉ.     | MIOCENO INFERIOR. MALLORCA, ESPAÑA.                                  | DUBOIS - LA DURANTIE, CITADA POR GAUSSEN. U. TOULOUSE   | 1944 |
| 18. A. PRISCAPECTINATA, Ssp. SAPORTANA, REROLLE. | MIOCENO SUPERIOR, Cerdana, LERIDA, ESPAÑA.                           | DUBOIS - LADURANTIE, CITADA POR GAUSSEN. U. TOULOUSE    | 1944 |
| 19. A. MARIESIFORMIS, AKHMETJEV.                 | MIOCENO. PRIMORSKY, ULADIVOSTOK, MAR DEL JAPÓN, RUSIA.               | M.A. AKHMETJEV. INTERNET                                | 1973 |
| 20. A. SICHOTA-ALINENSIS, AKHMETJEV              | " " " " "  | " " " "   | 1973 |
| 21. ABIES  | MIOCENO. NÉNITA, ISLA DE KIOS, GRECIA. IORONENSE.                    | E. VEUTZELIS Y H.J. GREGOR, R.P.P. UNIV. DE ATENAS.     | 1970 |
| 22. A. POLLENITES MAXIMUS W.KR.                  | MIOCENO. HUNGRÍA   | NAGY, CIT. POR E. BARRON, UNIV. COMPL. MADRID           | 1985 |
| 23. ABIES, Sp.                                   | MIOCENO, CERDANA, LERIDA, ESPAÑA                                     | E. BARRON. TESIS CC. BIOLOGICAS. U. COMPL. MADRID       | 1995 |
| 24. A. ALVORDENSIS, AXELROD.                     | MIOCENO, SUR DE IDAHO, U.S.A.  | D. AXELROD, THE MIOCENE FLORA. U. CALIFORNIA            | 1964 |
| 25. A. CONCOLOROIDES, BROWN                      | " " " " "  | " " " "   | 1964 |
| 26. A. KLA MATHENSIS, AXELROD                    | " " " " "  | " " " "   | 1964 |
| 27. A. SONOMENSIS, AXELROD                       | " " " " "  | " " " "   | 1964 |
| 28. A. TOXIVIVUS, GH. Y AX.                      | " " " " "  | " " " "   | 1964 |
| 29. ABIES POLLENITES ABSOLUTUS, THIÉRGART        | MIOCENO, ALEMANIA.   | THIÉRGART. INTERNET                                     | 1988 |
| 30. A. AIBURAIENSIS, TANAI.                      | NEÓGENO DEL JAPÓN  | TANAI, CITADO POR GAUSSEN UNIV. DE TOULOUSE.            | 1970 |
| 31. A. NONSHUENSIS, TANAI.                       | " " " " "  | " " " "   | 1970 |
| 32. A. PROTOFIRMA, TANAI.                        | " " " " "  | " " " "   | 1970 |



TABLA IV (Continuación)  
YACIMIENTOS FOSILIFEROS MUNDIALES DE ABIES. D. Soto

| GÉNERO O ESPECIE                         | PERÍODO GEOLÓGICO Y UBICACIÓN DEL DEPÓSITO.                    | COLECTOR-IDENTIFICADOR                                      | AÑO   |
|--|--|---|-------|
| 33. A. N. SISKI, TANAI                   | MIOCENO DEL JAPÓN  | TANAI, CITADO POR GAUSSEN. UNIV. DE TOULOUSE                | 1970  |
| 34. A. CONCOLOROIDES, BROWN.             | MIOCENO. WEST CENTRAL NEVADA, COAL VALLEY. OREGÓN. U.S.A.      | AXELROD, CITADO POR GAUSSEN. U. DE TOULOUSE                 | 1956  |
| 35. A. ALBULA. LUDW.                     | MIOCENO. DERNBACH-FRANKFURT, M. ALEMANIA.                      | CITADO POR GAUSSEN UNIV. DE TOULOUSE                        | 1964  |
| 36. A. PARVISENINIS, LA MOTTE            | MIOCENO. MEDOC CO. CANYAT PIT RIVER. N. CALIFORNIA. U.S.A.     | " " "   | "     |
| 37. A. sp. BECK.                         | MIOCENO. RUSSEL FORESTS. WASHINGTON. U.S.A.                    | " " "   | "     |
| 38. A. sp. BECK                          | MIOCENO. VANTAGE. WASHINGTON. U.S.A.                           | " " "   | "     |
| 39. A. MAGNIFICA, VAKSHAS TENBIS. MASON. | MIOCENO. DAYVILLE. OREGÓN. U.S.A.                              | " " "   | "     |
| 40. A. SCLEROIDES WAS.                   | MIOCENO. GLIWICE. ALTA SILEZIA. POLONIA.                       | " " "   | "     |
| 41. A. ALBA FOSSILIS.                    | MIOCENO. GABBRIO. LIVORNO. ITALIA.                             | MARTINOLI. " "  | "     |
| 42. A. ALBA FOSSILIS.                    | MIOCENO. SILEZIA. POLONIA.                                     | W. SZAFER " "   | 1961  |
| 43. A. LATICARPUS. MAC GINTIE.           | MIOCENO. S.W. OREGÓN. U.S.A. NEVADA.                           | CITADO POR GAUSSEN UNIV. DE TOULOUSE.                       | 1964  |
| 44. A. SCLEREIDA, MADL.                  | MIOCENO. SILEZIA. POLONIA                                      | W. SZAFER. " " "  | 1961  |
| 45. ABIES                                | PLIOCENO. JAPÓN.   | L. EMBERGER. LES PLANTES FOSSILES. UNIV. MONTPELLIER        | 1968  |
| 46. A. sp. MART. y ROUSSE                | MIOCENO-PLIOCENO. QUEEN CHARLOTTE ISLANDS. CANADA.             | CITADO POR GAUSSEN UNIV. DE TOULOUSE                        | 1970  |
| 47. A. CONCOLOROIDES. AXEL               | PLIOCENO. NAPA. CALIFORNIA. U.S.A.                             | " " "   | 1964  |
| 48. A. ALBULA. LUDW.                     | PLIOCENO. FRANKFURT MAIN. ALEMANIA                             | " " "   | "     |
| 49. A. PECTINATA. ENGEL. Y KINKELIN.     | PLIOCENO. FRANKFURT MAIN. ALEMANIA.                            | " " "   | "     |
| 50. A. sp. SZAFER                        | PLIOCENO. CARPATOS OCCIDENTALES, CZORSZTIN. POLONIA.           | " " "   | "     |
| 51. A. FIRMA. MIKI.                      | PLIOCENO. JAPÓN  | " " "   | "     |
| 51bis. A. VEITCHII                       | PLIOCENO. JAPÓN.   | MIKI. BOT. MAG. TOKYO                                       | 1939  |
| 52. ABIES sp. STOL. y STEF.              | PLIOCENO. KURILA. SOFIA. BULGARIA                              | " " "   | "     |
| 53. A. sp. SZAFER                        | PLIOCENO. KROSCZENKO, CARPATOS OCC. POLONIA                    | " " "   | "     |
| 54. A. sp. ENDO YOKITSU                  | PLIOCENO. SENDAI, JAPÓN.                                       | " " "   | "     |
| 55. A. VEITCHII, LINDL.                  | PLEISTOCENO. KAKUTO. JAPÓN                                     | " " "   | "     |
| 56. A. FIRMA, S. y Z.                    | PLEISTOCENO. JAPÓN   | " " "   | "     |
| 57. A. SACHALINENSIS. MAST.              | PLEISTOCENO. JAPÓN   | " " "   | "     |
| 58. A. BALSAMEA (L.) MILL.               | PLEISTOCENO. MINNESOTA. ONTARIO                                | " " "   | "     |
| 59. A. LATICARPUS. MAC G.                | PLEISTOCENO. UPPER CEDARVILLE. N.W. NEVADA. CALIFORNIA. U.S.A. | " " "   | 1936  |
| 60. ABIES.                               | PLEISTOCENO MEDIO. MACEDONIA. YUGOSLAVIA                       | A. M. WIELAND Y T. A. WUNDERA R. P. V. 52. UNIV. AMSTERDAM  | 1987  |
| 62. ABIES                                | PLEISTOCENO SU PERIOD. 750.000 AÑOS PADUL. GRANADA. ESPAÑA.    | J. MENÉNDEZ ANOR. y F. FLORESCHUTZ PALAEOGEOGR. PHY.        | 1964  |
| 63. A. ALBA. MILL.                       | HOLOCENO. LUNEBURG. HAMBURGO. ALEMANIA.                        | MATTELD. CITADO POR GAUSSEN. UNIV. TOULOUSE.                | 1926  |
| 64. ABIES                                | HOLOCENO. MANITOBA. CANADA                                     | J. C. RITCHIE y K. A. HADDEN REP. Y 19 UNIV. DE TORONTO     | 1975  |
| 65. ABIES                                | HOLOCENO. HAGUAI. ATO. CANADA DEL HOYO CUESCA ESPAÑA           | F. BURJARCHS. ESTUDIOS PALEONOLÓGICOS. UNIV. ALCALÁ DE HEN. | 1994  |
| 61. ABIES                                | PLEISTOCENO. INGLATERRA.                                       | R. G. WEST. CAMBRIDGE                                       | 1979  |
| 66. ABIETITES, Ludw.                     | MIOCENO. Sta. Eulalia. Totana. (Murcia)                        | ARETIO-E. CANOVAS.  | 1874. |

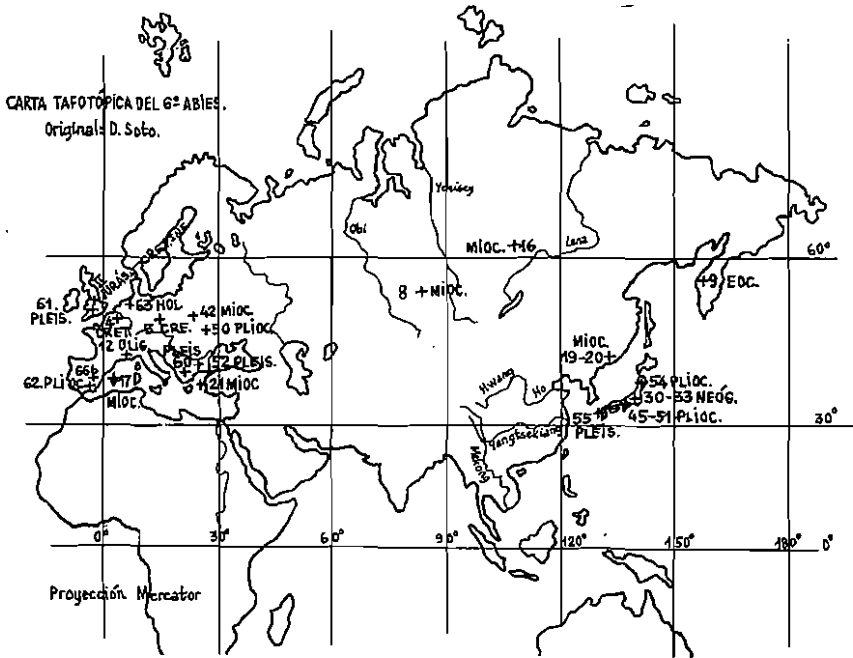


Fig. 15. Carta tafotópica del género *Abies*. (Original: D. Soro).

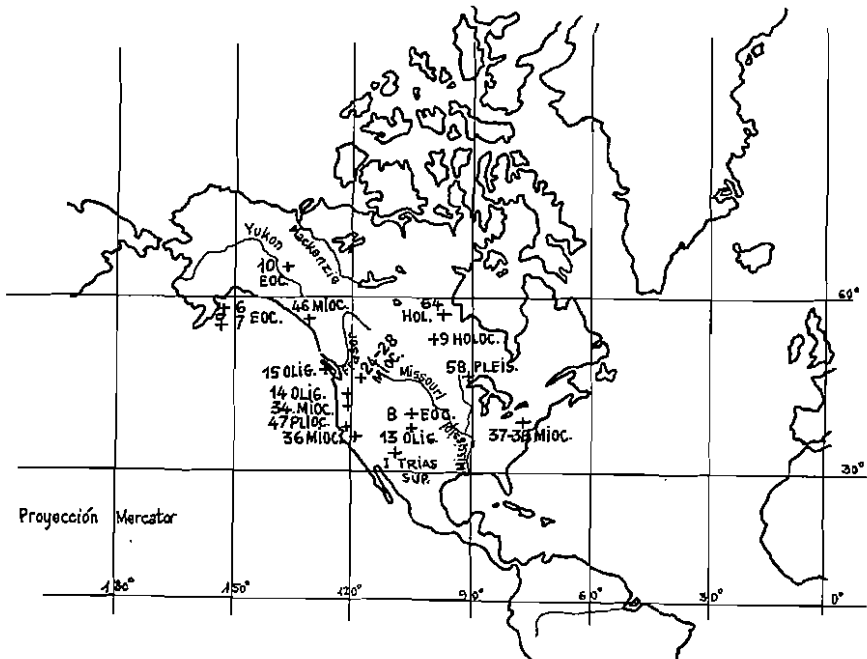


Fig. 16. Carta tafotópica del género *Abies*. (Original: D. Soro).

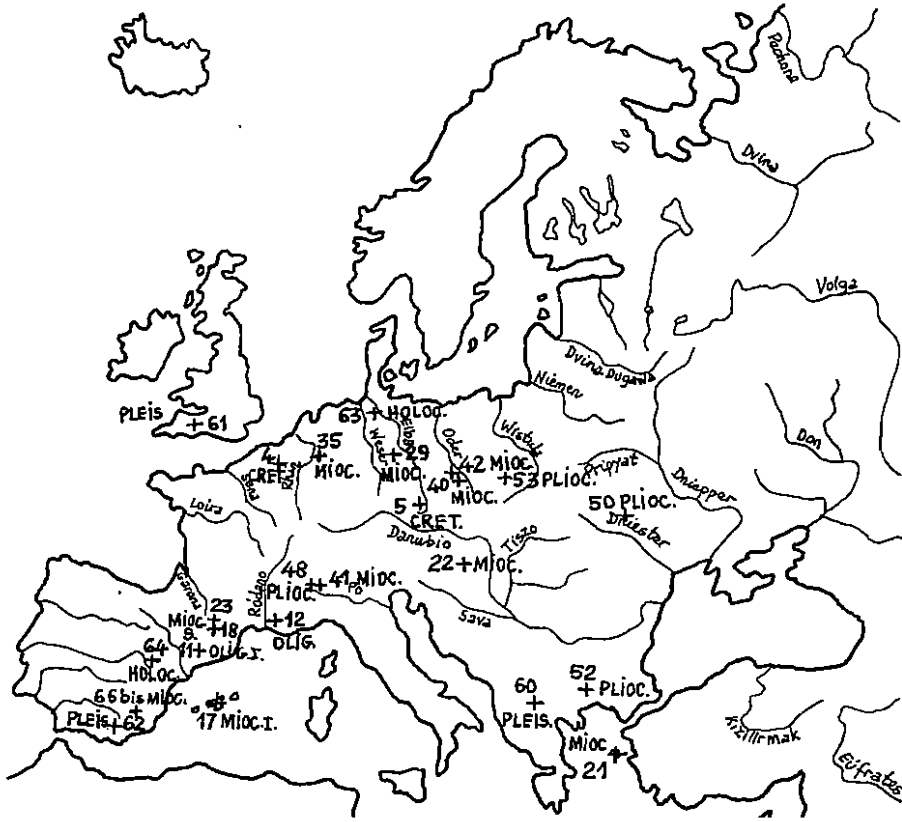


Fig. 17. Carta tafotópica del género *Abies* en Europa. (Original: D. Soro).

En la Figura 18 se representa el esquema geofilo-genético del género *Abies* bajo dos hipótesis, monotópica y politópica, cuya disyuntiva quedará resuelta cuando se descubran suficientes tafótopos fosilíferos sobre todo en Siberia. El origen único (monotopismo) parece por ahora el más probable.

### DISCUSION DE LOS RESULTADOS

#### Principios básicos en Paleontología (Smith, Darwin, Willis, Gaussen, Briquet)

1. Ley de Willis: cuanto mayor es la superficie natural de una especie, más antigua es ésta.
2. Ley de pureza de línea: la pureza de línea es un carácter de antigüedad; todas las formas mutantes naturales indican juventud.

3. El endemismo es activo en países montañosos; indica aislamiento.

4. Ley de ortogénesis: cuando un órgano se transforma por evolución lo hace siempre en el mismo sentido creciente o decreciente a través de sus descendientes, nunca vuelve atrás. Ejemplo: el caballo antiguo de 5 dedos evolucionó hasta la pezuña actual. Todos sus descendientes fueron reduciendo este número paulatinamente y ninguno de 3 pudo tener descendientes de 4.

5. El origen monotópico de los taxones tiene la máxima probabilidad, pero no excluye el politopismo.

6. Los vegetales, con una estructura fácilmente alterable y descomponible, dejan pocas huellas

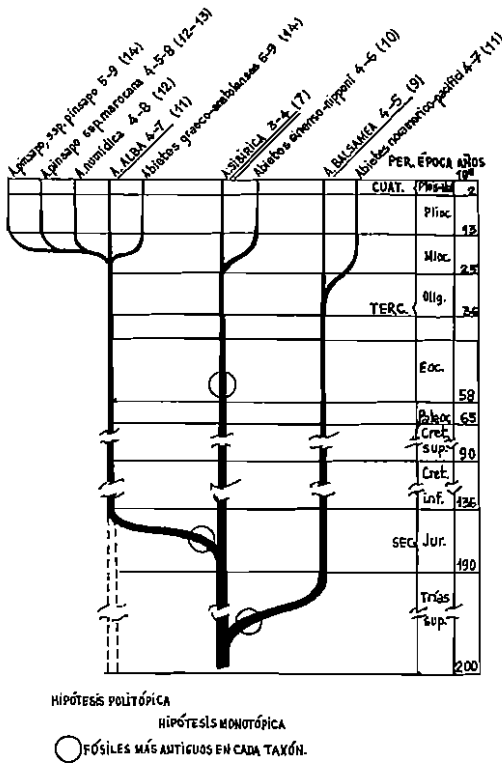


Fig. 18. Árbol geofilogenético del género *Abies*. (Original: D. SOTO, 1996).

fósiles; por el contrario, los animales de esqueleto óseo duro, se fosilizan en abundancia.

7. Los órganos reproductores evolucionan más lentamente que los vegetativos.
8. La madurez sexual es más tardía en los grupos más evolucionados.
9. Las especies poco evolucionadas, poco especializadas, ocupan grandes extensiones, más fácilmente que las más evolucionadas adaptadas a condiciones edafoclimáticas estrictamente determinadas.

**Test de ordenación cronofilética de los tres taxones; *A. sibirica*, *A. balsamea*, *A. alba***

El test que aparece en la Tabla V justifica el orden cronofilético objetivo: 1 sibirica, 2 balsamea y 3 alba, en 6 de las 7 causas consideradas.

La causa 6 como hemos visto anteriormente es incompleta.

**CONCLUSIONES PROVISIONALES**

1. Los números cotiledonares de las especies del género *Abies* tienen categoría de Marcadores filogenéticos y vectoriales tanto tratados estadísticamente y transformados en polígonos de frecuencias con aplicación intraespecífica como, simplemente, tomados en el valor medio de cada especie, en estudios interespecíficos.
2. Con la información geológica y paleobotánica disponible hasta hoy y el número cotiledonar, el orden de antigüedad y la vectación del *phylum* de las tres especies principales de *Abies* es: (3) *alba* ← (1) *sibirica* → (2) *balsamea*.
3. Cada una de las tres especies principales del género *Abies*: *sibirica*, *balsamea* y *alba*, tiene varias estirpes colaterales en las zonas costeras e islas asiáticas del Pacífico; en las Montañas Rocosas americanas, y en las zonas costeras e islas mediterráneas, respectivamente, cuyas áreas sufrieron graves trastornos geológicos durante la orogénesis alpina, con importantes cambios ecológicos causantes de sus migraciones, hibridaciones y de sus microevolución específica.
4. *Abies maroccana* solo tiene categoría taxonómica de subespecie dentro de la especie *A. pinsapo*, Boiss., a pesar de ser antecesora filogenética de esta última.
5. En los ecotipos o razas ecológicas de *A. pinsapo*, el paleótoto corresponde a Talasentán, el mesótoto a sierra Bermeja y el neótoto a Graza- lema, siendo este último el más reciente de todos los mediterráneos.
6. Es conveniente reproducir estos ensayos con aplicación intraespecífica en las poblaciones de *A. sibirica* (Montes Stanovoy, Meridiano 135°; Lago Baikal, M. 110°; Urales, M. 60°); *A. balsamea* (Yukon Territory, M. 135°; Alberta, M. 115°; Quebec, M. 75°) y *A. alba* (Cárpatos ucranianos, M. 24°; Montes Tatra (Polonia), M. 20°; Tirol (Austria), M. 12° 30' y Cevennes (Francia) M. 4°) y en las especies derivadas de las anteriores en las costas e islas asiáticas, en el Oeste americano y en Méjico, y en el Mediterráneo Este y Mar Negro, respectivamente.

TABLA V  
TEST DE ORDENACION CRONOFILETICA DE LOS TRES TAXONES

| Justificación  | Orden cronofilético |          |          |
|--|---------------------|----------|----------|
|  | A. sibir.           | A. bals. | A. alba. |
| 1. Tamaño de sus áreas naturales. Ley de Willis  | 1                   | 2        | 3        |
| 2. Ortogénesis del número cotiledonar  | 1                   | 2        | 3        |
| 3. Testificación geocronológica de la ortogénesis cotiledonar en la cadena filética vectorial N.-S. de las especies descendientes de cada uno de los tres taxones                        | sí                  | sí       | sí       |
| 4. Probable origen monotópico siberiano: tamaño de áreas y ortogénesis cotiledonar   | 1                   | 2        | 3        |
| 5. Menos probable origen politópico: taxón europeo independiente del asiático-americano; tamaño de áreas y ortogénesis cotiledonar   | 1                   | 2        | 3        |
| 6. Antigüedad de los fósiles de cada taxón encontrados hasta la fecha. Dato provisional e insuficiente porque sólo se dispone de 4 tafótopos para Siberia y el resto de Asia continental | 3                   | 1        | 2        |
| 7. Concordancia del tiempo y paleogeografía con los corredores geológicos de expansión filética de los taxones   | sí                  | sí       | sí       |

## AGRADECIMIENTOS

La nómina de personas a quienes agradezco sus ayudas y facilidades en mis recorridos por los pinsapares, en los trabajos de laboratorio, en la indagación bibliográfica y en la adecuación tipográfica, figura a continuación por orden cronológico.

R. Ibarreta; F. Lobatón (†); M. Sánchez; F. Nieto (†); F. Jarillo (†); Ayuntamientos de Ronda, Grazalema y Zahara de la Sierra; Mohammed Al

Bouhali, (Maroc); A. Fernández de Castro; J. A. Carrera; J. Gallardo; M. Calvente; J. Ruiz del Castillo; Prof. F. Bellot (†); A. Soriano; E. Soto García; A. Ceballos; Ahmed Saber, (Maroc); Hassan Zeroual, (Maroc); E. Soto Ibarreta; Prof. Murray Strome, (Canadá); Prof. J. Ruiz de la Torre; V. Fürstenberg; J. Soto; F. Fernández, R. de Henestrosa; J. Navarro; Prof. J. I. García Viñas; Prof.<sup>a</sup> C. Diéguez; M. A. Catalina; J. López Quintanilla; M.<sup>a</sup> Victoria Romero; R. Montoya; M. Cueto y J. M.<sup>a</sup> Sánchez.

## SUMMARY

This work was developed between 1967 and 1974 with a profuse investigation on the phylogeny of *Abies pinsapo*, Boiss, in both the marrocco and spanish stenotopes by statistically studying their cotyledonals numbers as they act as indicators of the meristic subspecific and varieral variability and also they accredit one and only species: *Abies pinsapo*, Boiss., with two subspecies: *maroccana* and *pinsapo*.

After applying the test to the whole *Abies* genus by using the arithmetical mean of cotyledonal number of each and everyone of its main species I find that there is a qualified concordance among this indicator, the genus phylogeny and its geological history, already accredited by the fossiliferous taphotopes that have been located all over the world, so far.

**Key Words:** *Abies*. Phylogenetic indicator. Cotyledonal number. Meristic variation. Taphotope. Acrostenoecia. Mutation. Photonastia. Estomatic system.

## BIBLIOGRAFIA

- AREITIO A. 1874: «Enumeración de plantas fósiles españolas». *Anales de la Soc. Española de Historia Natural*, T. III. Madrid.
- ASSOCIATION FOR PLANT TAXONOMY 1993: *International Code of Botanical Nomenclature*. Utrech.
- AUBOUIN J., BROSE R. & LEHMAN J. P. 1967: *Precis de Geologie*. París.
- AXELROD D. 1964: *The Miocene Creek flora of Southern Idaho*. University of California.
- BAUMER M. 1977: «Le sapin de Maroc». *Revue forestière française*, v. XXIX.
- BECK C. B. 1988: *Origin and evolution of gymnosperms*. New York.
- BOISSIER E. 1837: *Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne*. París.
- BRINKMANN R. 1966: *Geología histórica*. Barcelona.
- CEBALLOS L. & BOLAÑOS M. 1928: «El abeto de Marruecos». *Anales I.N.I.E.A.F* Madrid.
- CEBALLOS L. & BOLAÑOS M. 1928: «El pinsapo y el abeto de Marruecos». *Anales I.N.I.E.A.F* Madrid.
- DEBAZAC E. F. 1964: *Manuel des conifères*. E.N.E.F., Nancy.
- ELSEVIER SCIENTIFIC PUBLISHING COMPANY 1975-1996: *Review of Palaeobotany and Palynology*. Amsterdam.
- FONT QUER P. 1953: *Diccionario de Botánica*. Labor, Barcelona.
- GAUSSEN H. 1937: *Jeunesse et évolution*. París.
- GAUSSEN H. 1954: *Géographie des plantes*. París.
- GAUSSEN H. 1943-1979: *Les gymnospermes actuelles et fossiles*. Toulouse.
- INTERNET. 1997: International Organisation of Palaeobotany, Descriptions and occurrences.
- MARTÍNEZ M. 1963: *Las pináceas mexicanas*. U.N.A.M.
- MORANDINI R. 1969: *Abies nebrodensis, Mattei*. Inst. sperimentale de Selvicoltura. Arezzo.
- MORET L. 1964: *Paléontologie végétale*. París.
- RUIZ DEL CASTILLO J. 1995: «Los cambios climáticos en la perspectiva de los últimos cinco milenios». *Seminario sobre deterioro de los montes y cambio climático*. S.É.C.F. Madrid.
- RUIZ ZAPATA B. *et al.*, 1996: *Estudios palinológicos*. Univ. de Alcalá.
- SANCHEZ COZAR S. 1946: «El Abies de Tazaot». *Revista Academia de Ciencias*. Madrid.
- SEWARD A. C. 1963: *Fossil plants*. University of Cambridge.
- STRASBURGER E. *et al.*, 1994: *Tratado de Botánica*. Omega. Barcelona.
- WEST R. G. 1970: *Studies in the vegetational history of the British Isles*. Univ. of Cambridge.