

Escasa correspondencia entre diversidad genética neutral y demografía en una planta a escala continental

J. Vilellas^{1,2,*}, R. Berjano³, A. Terrab³, M. B. García¹

(1) Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC), E-28006 Madrid, España.

(2) Dirección actual: School of Natural Sciences, Trinity College Dublin, Dublín 2, Irlanda.

(3) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apdo. 1095, 41080 Sevilla, España.

* Autor de correspondencia: J. Vilellas [jesus.vilellas@gmail.com]

> Recibido el 10 de septiembre de 2017 - Aceptado el 16 de abril de 2018

Vilellas, J., Berjano, R., Terrab, A., García, M.B. 2019. Escasa correspondencia entre diversidad genética neutral y demografía en una planta a escala continental. *Ecosistemas* 28(1): 4-14. Doi.: 10.7818/ECOS.1497

El comportamiento demográfico de las poblaciones resulta determinante para la abundancia y distribución de las especies, por lo que identificar las causas de su variación permite una mejor gestión de la biodiversidad. Además del efecto de las condiciones ambientales, la diversidad genética puede tener consecuencias demográficas importantes, pero existe un mayor conocimiento de tales efectos en especies amenazadas que en organismos comunes. En el presente estudio se analizaron los efectos de las condiciones ambientales en la demografía de una planta de amplia distribución, *Plantago coronopus*, a lo largo de su rango latitudinal europeo, considerando las diferencias en diversidad genética neutral. La diversidad genética sólo mostró relación con uno de los parámetros demográficos analizados, el crecimiento individual, y no mostró ninguna influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional. En cambio, diversos factores ambientales abióticos (clima, suelo) y bióticos (densidad poblacional) tuvieron una mayor influencia en los componentes del ciclo vital (supervivencia, crecimiento, reproducción). Estas tasas individuales presentaron respuestas opuestas entre ellas a los factores ambientales, fenómeno conocido como compensación demográfica, lo que resultó en una ausencia de patrón en la tasa de crecimiento poblacional a lo largo del gradiente ambiental. Estos resultados destacan la importancia de considerar múltiples parámetros demográficos individuales y poblacionales para evaluar de manera consistente la relación entre genética, condiciones ambientales y demografía en una especie. Nuestro estudio también sugiere que, en especies de distribución amplia, los factores genéticos pueden resultar menos útiles que las variables ambientales para predecir su comportamiento y futura distribución ante nuevos escenarios ecológicos.

Palabras clave: especies comunes; gradiente ambiental; heterocigosidad; macroecología; tasa de crecimiento poblacional; tasas vitales

Vilellas, J., Berjano, R., Terrab, A., García, M.B. 2019. Weak relationship between neutral genetic diversity and demography in a plant at continental scale. *Ecosistemas* 28(1): 4-14 Doi.: 10.7818/ECOS.1497

Population performance is determinant for the abundance and distribution of species and identifying the causes of its variation allows a better management of biodiversity. Besides the effect of environmental conditions, genetic diversity may also have significant demographic consequences, but there is greater knowledge of such effects in threatened species than in common organisms. In the present study, the influence of environmental conditions on the demography of a widespread herbaceous plant, *Plantago coronopus*, was analyzed throughout its European latitudinal range, considering also differences in neutral genetic diversity. Genetic diversity was only related to one of the demographic parameters analyzed, individual growth, and showed no influence on the population growth rate. In contrast, several abiotic (climate, soil) and biotic (population density) environmental factors had a greater influence on the life cycle components (survival, growth, reproduction). These individual rates showed opposite responses to environmental factors, a phenomenon known as demographic compensation, which resulted in an absence of pattern in the population growth rate along the environmental gradient. Our results highlight the importance of considering multiple individual and population demographic parameters to evaluate the relationship between a species genetics, environmental conditions, and demography. This study also suggests that, in organisms with wider distribution ranges, genetic factors may be less useful than environmental variables to predict population trends and future distribution in new ecological scenarios.

Key words: common species; environmental gradient; heterozygosity; macroecology; population growth rate; vital rates

Introducción

El comportamiento demográfico de las poblaciones constituye un factor determinante para la abundancia y distribución de las especies (Hutchinson 1978; Schurr et al. 2012). Las tasas individuales que componen el ciclo vital de cada especie (supervivencia, crecimiento y reproducción) determinan en su conjunto la tasa de crecimiento poblacional, y sólo en el caso de poblaciones estables o crecientes podrán las especies permanecer en el tiempo (Birch 1953). Por lo

tanto, para analizar y gestionar mejor la biodiversidad, resulta de gran valor conocer la demografía de las especies y los principales factores que la determinan. Identificar las causas de su variación nos puede ayudar a predecir el comportamiento de los organismos ante escenarios ecológicos diferentes, tanto en nuevos territorios como en tiempos futuros (Normand et al. 2014; Ehrlén y Morris 2015). El contexto actual de cambio global y climático proporciona un ejemplo claro de la utilidad de este tipo de información para evaluar de manera más precisa el futuro de las especies en el planeta.

Las condiciones ambientales tienen un papel esencial en la dinámica de las poblaciones (Woodward y Williams 1987; Caswell 2001; Morris y Doak 2002). Numerosos estudios en plantas han encontrado efectos de diversas variables bióticas y abióticas (clima, suelo, competencia, herbivoría) en parámetros como la germinación, la supervivencia, el crecimiento individual, o la reproducción (Jonas y Geber 1999; Wright y Westoby 1999; Joshi et al. 2001; Villemas y García 2013), y con menor frecuencia en las tasas de crecimiento poblacional (Doak 1992; García y Ehrlén 2002; Doak y Morris 2010). Estos estudios reflejan el grado de sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a dichos factores, y el grado de adaptación de los individuos a su entorno, como mecanismo para maximizar su éxito biológico. Por otra parte, la variabilidad temporal en los factores ambientales también puede ser importante a nivel demográfico, reduciendo a largo plazo las tasas de crecimiento poblacional (Lewontin y Cohen 1969; Tuljapurkar et al. 2003). Este efecto tiene lugar a través de correlaciones entre tasas vitales individuales, aunque se han encontrado ejemplos donde los efectos son muy pequeños (Compagnoni et al. 2016). Por lo tanto, resulta necesario considerar diferentes factores ambientales (locales y globales, bióticos y abióticos), y si es posible la variabilidad espacio-temporal en los mismos, a la hora de interpretar el comportamiento demográfico de las especies.

Además de la evidente relación entre las condiciones ambientales y las tasas vitales, la relación entre los factores genéticos y la demografía de las especies ha sido ampliamente reconocida (Frankham y Ralls 1998; Spielman et al. 2004; Picó y Quintana-Ascencio 2005; Hughes et al. 2008). La diversidad genética constituye un componente principal de la biodiversidad (Noss 1990; Hughes et al. 2008), por lo que resulta muy útil considerar sus implicaciones a la hora de analizar el comportamiento de las poblaciones. Por ejemplo, un excesivo nivel de homocigosidad puede tener consecuencias negativas en el *fitness*, principalmente debido a la expresión de alelos recesivos deletéreos (Charlesworth y Charlesworth 1999). Además, estos efectos sobre el *fitness* pueden tener lugar en diferentes fases del ciclo vital, como la germinación, supervivencia, o producción de semillas (Keller y Weller 2002), aunque también se han encontrado resultados contradictorios dentro de una misma población, en función del linaje genético (Picó et al. 2004). Algunos experimentos han mostrado que la diversidad genética poblacional puede aumentar la biomasa de los individuos (Oostermeijer et al. 1994; Reusch et al. 2005; Crutsinger et al. 2006), debido quizás a un aumento en la complementariedad de nicho entre individuos que llevaría a una optimización en la obtención de recursos (Hooper et al. 2005; Crutsinger et al. 2006). Otros experimentos han encontrado que la diversidad genética también puede favorecer la capacidad de colonización medida como reclutamiento y reproducción (Crawford y Whitney 2010). También se ha encontrado que la relación entre la diversidad genética y el *fitness* puede variar según la edad de los individuos (Charpentier et al. 2008). Finalmente, algunos estudios han resaltado una correlación positiva entre la diversidad genética y la abundancia de individuos (Newman y Pilon 1997; Hughes y Stachowicz 2004), aunque no existen análisis específicos con la tasa de crecimiento poblacional.

Junto a los trabajos que evidencian efectos genéticos en el *fitness*, también han existido voces cuestionando la importancia real de la diversidad genética en las poblaciones en comparación con los factores ambientales (Lande 1988; Schemske et al. 1994). En primer lugar, conviene diferenciar entre la diversidad genética "funcional", que afectaría a caracteres relacionados más o menos directamente con el *fitness*, y la diversidad genética neutral. Esta última, basada en marcadores moleculares, refleja en mayor grado las consecuencias de procesos históricos como el flujo génico, la deriva génica y el efecto fundador (Knapp y Rice 1998; Holderegger et al. 2006; Mitchell-Olds y Schmitt 2006), y podría estar poco relacionada con la demografía actual de las poblaciones. Existe información sobre diversidad genética neutral para un gran número de especies (Van Tienderen et al. 2002), por lo que resulta muy útil analizar dicha correlación entre diversidad genética y demografía. Por otra parte, los estudios empíricos y teóricos sobre la relación

entre la diversidad genética y el comportamiento demográfico se han basado con frecuencia -y de manera justificada- en especies raras y amenazadas o en poblaciones fragmentadas y pequeñas (e.g., Oostermeijer et al. 1994; Fischer y Matthies 1998; Vergeer et al. 2003; Ouborg et al. 2006). Sin embargo, existe muy poca información sobre la relación entre los factores ambientales, la demografía y la diversidad genética en organismos más comunes, a pesar de su papel fundamental en la estructura y función de los ecosistemas (Gaston 2010).

En este estudio se analizan los efectos de diversos factores ambientales (clima, suelo, competencia) en la demografía de la hierba común *Plantago coronopus*, a lo largo de su rango de distribución latitudinal. Mediante la estimación durante 4 años del reclutamiento, supervivencia, crecimiento y fecundidad en centenares de individuos en múltiples poblaciones desde el sur de España hasta el norte de Europa, y la caracterización ambiental de las poblaciones, se pretende dilucidar la relación entre las variables ambientales y los parámetros demográficos de la especie a nivel individual (supervivencia, crecimiento, reproducción y reclutamiento) y poblacional (tasa de crecimiento poblacional). La diversidad genética neutral, calculada a partir de marcadores moleculares, se incluye como covariable en los modelos para controlar sus posibles efectos. Sin embargo, nuestra hipótesis es que la demografía de la especie está más correlacionada con los factores ambientales que con la diversidad genética neutral.

Material y métodos

Especie y poblaciones de estudio

Plantago coronopus L. (Plantaginaceae) es una planta anual o perenne de vida corta, (generalmente inferior a 5 años), pero para este estudio sólo se consideraron poblaciones de poblaciones perennes. Los individuos presentan una o varias rosetas basales, y producen numerosas inflorescencias de polinización anemófila. Su rango de distribución va desde el norte de África hasta el suroeste asiático, y hasta el norte de Europa, principalmente por la costa (Hultén y Fries 1986). En este estudio se trabajó únicamente con la subespecie más abundante *coronopus* (referida en adelante como *P. coronopus* por simplicidad). La especie está presente en una gran variedad de ambientes, como dunas, praderas, marismas y zonas antrópicas. Para este trabajo se estudiaron 12 poblaciones de *P. coronopus* desde el sur de España hasta el norte de Europa (Fig. 1, Tabla 1, Apéndices 1, 2 y 3), utilizando información demográfica y genética obtenida en estudios previos (Villemas et al. 2013; Berjano et al. 2015). Las poblaciones estudiadas abarcan la práctica totalidad del rango latitudinal de la especie (a excepción del norte de África), constituyendo una muestra representativa del gradiente ambiental que ocupa. Se puede encontrar información detallada de las características de las poblaciones en dichos estudios.

Información demográfica, ambiental y genética

Todas las poblaciones fueron visitadas durante 4 años, dando lugar a 3 transiciones demográficas anuales (2007-2010, excepto en las poblaciones F, de 2003 a 2006, y BN, de 2004 a 2007). En cada población se establecieron transectos de longitud variable en función de la densidad de individuos de cada población, y se hizo un seguimiento anual de entre 100 y 400 individuos marcados con etiquetas o sobre mapa. Cada año se registró la supervivencia de los individuos, y en las plantas que sobrevivieron se registró el número de hojas y la longitud de una hoja media. En los individuos reproductores se registró además el número de inflorescencias y la longitud de una inflorescencia media. A partir de estos datos se estimó la supervivencia, el crecimiento y la producción de semillas anual de cada individuo (ver detalles en Villemas et al. 2013). También se marcaron cada año las plántulas (individuos de menos de 1 año de vida) aparecidas en los transectos. Para calcular el reclutamiento anual de semillas a plántulas en cada localidad, se estimó el número total de semillas producidas cada año por todos los individuos reproductores, y el número total de plántulas encontradas el año siguiente.

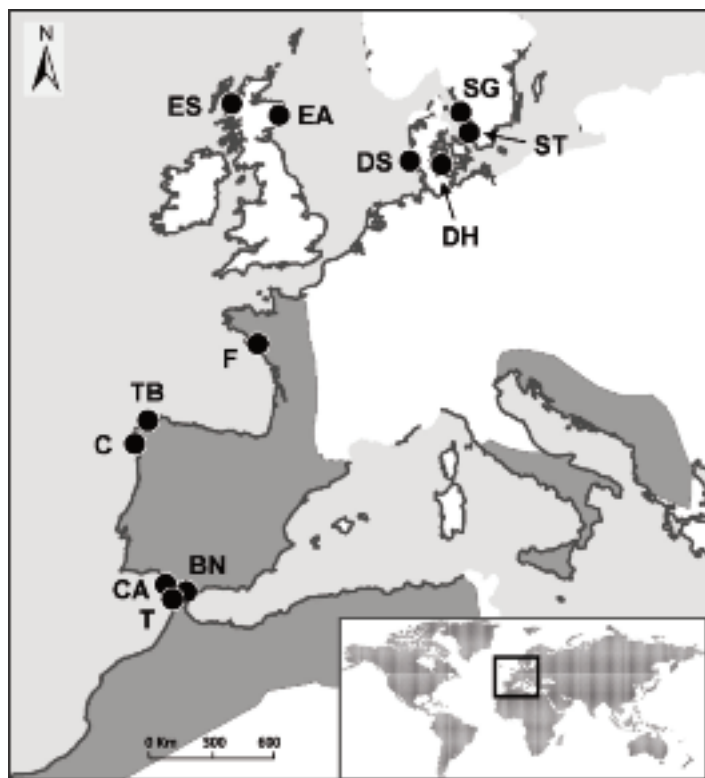


Figura 1. Localización de las poblaciones de *Plantago coronopus* estudiadas (círculos negros). El área de distribución de la especie, de acuerdo a Hultén y Fries (1986), está indicada en gris (incluyendo las líneas costeras). Consultar la [Tabla 1](#) para más información de las poblaciones.

Figure 1. Location of study populations of *Plantago coronopus* (black dots). The species distribution area, according to Hultén and Fries (1986), is indicated in grey (including coastal line). See [Table 1](#) for more information of populations.

Para obtener una estima del comportamiento global de las poblaciones se utilizaron modelos matriciales (Caswell 2001). Para ello, se agruparon los individuos de cada población en cuatro estadios vitales (plántulas de menos de 1 año de vida, y 3 categorías de adultos basadas en tamaño). Para cada población y año se calcularon todas las posibles transiciones entre los diferentes estadios. La tasa de crecimiento poblacional para cada una de las tres transiciones estudiadas se estimó a partir del autovalor (*eigenvalue*) de la matriz de transición. Finalmente, mediante proyecciones al futuro de 50 000 años eligiendo aleatoriamente una de las matrices de transición cada año, se obtuvieron las tasas de crecimiento estocástico, que predicen mejor el comportamiento de las poblaciones a largo plazo que las tasas anuales (Caswell 2001; Tuljapurkar et al. 2003; consultar detalles sobre los análisis en Vilellas et al. 2013).

La información de las variables ambientales bióticas y abióticas se obtuvo de diferentes fuentes. La competencia intraespecífica se estimó a partir de la densidad de *P. coronopus* (número total de individuos registrados dividido por el área total muestreada). Para estimar la fertilidad del suelo, se recogieron muestras de 10 cm de profundidad en cada población y se estimó en laboratorio el porcentaje de materia orgánica a partir del carbono orgánico (Heanes 1984). Finalmente, los datos climáticos se obtuvieron de diversas bases de datos (Agencia Estatal de Meteorología, MeteoGalicia, MeteoFrance, Danish Meteorological Institute, Swedish Meteorological and Hydrological Institute, Met Office), extrayéndose la precipitación anual media, precipitación estival media (junio-septiembre), coeficiente de variación en precipitación anual, temperatura media y variación anual de temperatura. Para evitar problemas de colinealidad entre las variables ambientales, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA; R Core Team 2017). El primer componente principal (Amb1) explicó un 60.2 % de la variabilidad,

Tabla 1. Localización y diversidad genética de las poblaciones de *Plantago coronopus* estudiadas.

Table 1. Location and genetic diversity of study populations of *Plantago coronopus*

Población	Localidad	Coordenadas	DivGen
T	Tarifa, España	36°02' N, 05°38' W	0.119
BN	Bosque Niebla, España	36°06' N, 05°32' W	0.136
CA	Camposoto, España	36°25' N, 06°13' W	0.111
C	Corrubedo, España	42°33' N, 09°01' W	0.110
TB	Traba, España	43°11' N, 09°03' W	0.100
F	Pen Bron, Francia	47°18' N, 02°30' W	0.080
DH	Helnaes, Dinamarca	55°08' N, 09°59' E	0.069
DS	Skallingen, Dinamarca	55°29' N, 08°15' E	0.092
ST	Torekov, Suecia	56°23' N, 12°38' E	0.063
SG	Glommen, Suecia	56°55' N, 12°21' E	0.060
EA	Aberdeen, Escocia	57°20' N, 01°55' W	0.068
ES	Skye, Escocia	57°30' N, 06°26' W	0.058

y las variables que más contribuyeron fueron la fertilidad del suelo, la precipitación en verano y la competencia (positivamente), y la temperatura y la variabilidad en la precipitación (negativamente). El segundo componente principal (Amb2) explicó un 20 % de la variabilidad, y las variables que más contribuyeron fueron la precipitación anual (positivamente) y la variabilidad en temperatura (negativamente). Aunque ambos componentes reflejan la acción conjunta de diversos factores ambientales, fueron utilizados para los análisis posteriores debido a que el objetivo de este estudio reside en la comparación general de los efectos ambientales vs. genéticos, más que en el análisis detallado de cada variable ambiental por separado.

Para estimar la diversidad genética, se recolectaron hojas en un promedio de 10 individuos por población (6-12), y se conservaron en silica gel hasta su análisis en laboratorio. El ADN genómico de cada planta se extrajo usando el kit Qiagen DNeasy Plant. Se utilizó la técnica AFLP (Amplified Fragment Length Polimorfism; polimorfismo de longitud en fragmentos amplificados) siguiendo protocolos establecidos (Vos et al. 1995). Esta técnica no requiere de un conocimiento previo del genoma y posee un alto poder de detección de variabilidad genética (Mueller y Wolfenbarger 1999). Inicialmente se realizó una búsqueda de aquellos cebadores más variables usando 72 combinaciones de cebadores en 8 individuos de poblaciones diferentes. Se usaron las 6 combinaciones que presentaron más variabilidad, que fueron las siguientes (EcoRI/MseI): ACT/CAA, AGG/CTA, ACC/CTG, ACT/CTA, AAG/CAT, AGC/CAG. Los productos resultantes de las PCRs se analizaron en un secuenciador automatizado de capilares (3730 DNA Analyzer, PE Applied Biosystems) en la Unidad de Genómica de la Universidad Complutense de Madrid. Los electroferogramas resultantes se exportaron al programa GeneMarker 1.8 (Soft-Genetics) para el análisis de los fragmentos. Se consideró un fragmento presente cuando la intensidad del electroferograma fue superior a 100 unidades relativas de fluorescencia, dentro de un tamaño de 100 a 500 pb. Los resultados del análisis de fragmentos se exportaron a una matriz de presencia/ausencia (1/0). La diversidad genética se calculó para cada locus a partir de la heterocigosidad esperada, mediante la fórmula: $H_D = 1 - \sum(x_i^2)$, donde x_i constituye la frecuencia de cada alelo en el locus i (programa Arlequin 3.01; Excoffier et al. 2005; ver también Nei 1973). Para su uso en análisis posteriores, se calculó el valor medio de H_D para todos los loci (Lowe et al 2004).

Análisis estadísticos

Para evaluar los efectos de las condiciones ambientales en el comportamiento demográfico de *P. coronopus*, se utilizaron diferentes análisis según el parámetro demográfico. La tasa de crecimiento poblacional estocástica se analizó mediante un Modelo Lineal (LM). El reclutamiento de semillas a plántulas, la supervivencia de plántulas y de adultos, y la probabilidad de los individuos de entrar en fase reproductiva se analizaron mediante Modelos Lineales Mixtos Generalizados (GLMM) con distribución binomial. Finalmente, para analizar el crecimiento individual anual y la cantidad de semillas en los individuos reproductores (fecundidad) se usaron Modelos Lineales Mixtos (LMM). Para conseguir normalidad en la distribución de los errores, se realizó una transformación logarítmica de las tasas de crecimiento poblacional, crecimiento individual y fecundidad. En todos los análisis, se consideraron como variables explicativas las variables ambientales Amb1 y Amb2, y se incluyó la diversidad genética como covariable. Además, en los análisis de tasas de individuos mayores de 1 año (supervivencia, crecimiento, probabilidad de reproducción y fecundidad) se introdujo también el tamaño del individuo al comienzo de la transición anual como covariable (logaritmo), para corregir por las posibles diferencias en comportamiento en función del tamaño. En los modelos LMM y GLMM, se incluyeron como efectos aleatorios la población y el año anidado dentro de población. Todas las variables continuas (respuesta y explicativas) incluidas en los análisis se estandarizaron por la media y la desviación estándar, para una mayor comparabilidad de efectos. Para el diseño de estos análisis, se utilizaron los paquetes *stats* y *lme4* del programa R.

Una vez diseñados los modelos completos, se procedió a buscar el mejor modelo según la metodología de Selección de Modelos e Inferencia de Modelos Múltiples (Burnham y Anderson 2002; Johnson y Omland 2004), usando el Criterio de Información de Akaike corregido para tamaños muestrales reducidos (AICc). Para cada parámetro demográfico, se seleccionaron los modelos con valor de $AIC_c < 2$, y se calculó su peso Akaike, que da una medida de la plausibilidad de los modelos. Para cada modelo, se extrajeron los efectos de las variables explicativas y sus intervalos de confianza ($1.96 \times$ desviación estándar). Finalmente, se calculó para cada variable explicativa su importancia relativa, mediante la suma de los pesos Akaike de los modelos en los que aparecía (Burnham y Anderson 2002). Se evitó calcular el valor medio del efecto de cada factor para los modelos óptimo y subóptimos, ya que puede dar lugar a errores en la interpretación (Freckleton 2011; Hegyi y Garamszegi 2011). También se obtuvo el valor de R^2 condicional (Nakagawa y Schielzeth 2013), que permite estimar la varianza explicada en modelos más complejos con factores aleatorios. Estos análisis fueron realizados con el paquete *MuMIn* del programa R.

Resultados

Los parámetros demográficos analizados resultaron ser influidos de forma diversa por las variables ambientales en los modelos óptimos, y la diversidad genética tuvo una influencia moderada, mostrando una amplia heterogeneidad en los factores que determinan las diferentes fases del ciclo vital de *P. coronopus* (Fig. 2). La supervivencia de individuos adultos mostró una correlación positiva con la variable ambiental Amb2, y en menor medida con la Amb1 (Fig. 2a,b). La probabilidad de reproducción y la fecundidad disminuyeron con la variable Amb1, aunque el efecto fue menos claro en el primer caso (Fig. 2c,e). Por su parte, el efecto de Amb1 sobre la probabilidad de reclutamiento fue diferente según la diversidad genética, siendo positivo en poblaciones con menor diversidad genética y prácticamente inexistente en poblaciones con mayor diversidad (Fig. 2g). El crecimiento individual se vio afectado negativamente por la variable Amb2 independientemente de la diversidad genética, aunque el crecimiento fue mayor en las poblaciones genéticamente más diversas (Fig. 2d). Finalmente, las tasas de supervivencia de plántulas y de crecimiento poblacional no incluyeron en sus modelos óptimos ninguna de las variables explicativas analizadas (Fig. 2f,h), lo que sugiere que otros factores no incluidos en este estudio son responsables de su variación.

Los efectos presentes en los modelos óptimos fueron en general consistentes en los modelos subóptimos, siendo su importancia relativa de 0.85 sobre 1 en promedio. Por otra parte, los modelos subóptimos mostraron algunos efectos ausentes en los modelos óptimos (ver Apéndice 4). Sin embargo, estos efectos mostraron una importancia relativa promedio de 0.33 y con intervalos de confianza que traspasaron ampliamente el valor de cero, reforzando de nuevo la validez general de los modelos óptimos.

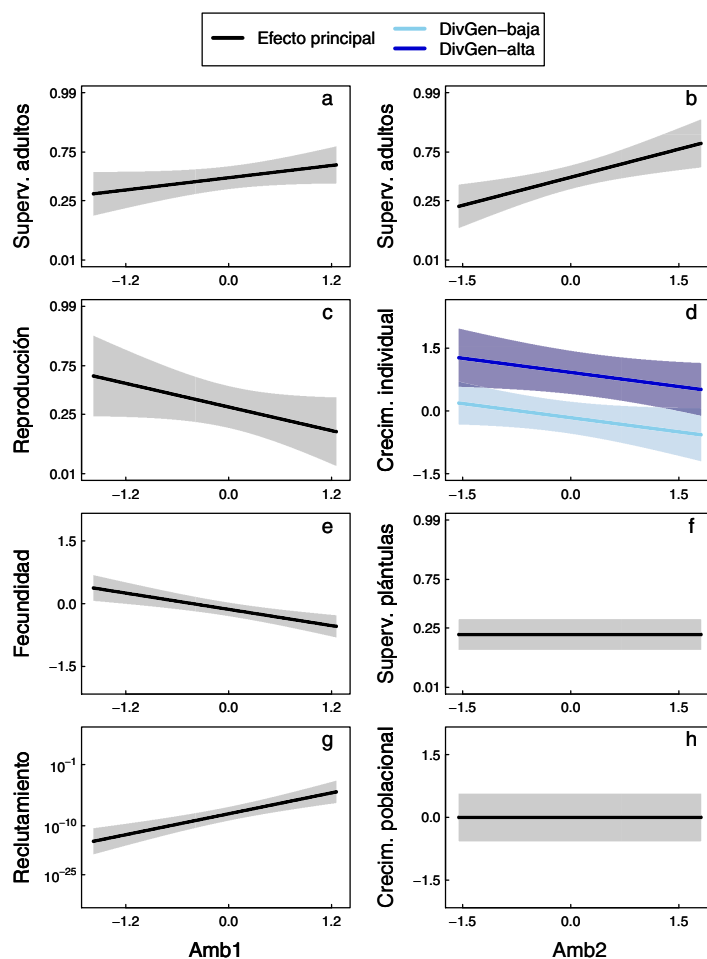


Figura 2. Efectos de las condiciones ambientales (Amb1 y Amb2) en diversos parámetros demográficos de *Plantago coronopus* en un gradiente latitudinal en Europa. Amb1 y Amb2 corresponden a los dos primeros componentes de una PCA con las variables ambientales bióticas y abióticas. Para cada parámetro demográfico, sólo se muestran los efectos presentes en los modelos óptimos según el Criterio de Información de Akaike (\pm intervalo de confianza del 95%). El efecto de Amb1 y Amb2 se presenta para poblaciones con diversidad genética baja (azul claro) y alta (azul oscuro) si la diversidad genética está presente en el modelo óptimo. Consultar detalles en la Tabla 2. El eje vertical está en escala logit para las probabilidades de supervivencia (de adultos y plántulas), reproducción y reclutamiento. El crecimiento (individual y poblacional), la fecundidad y las variables ambientales están estandarizadas por la media y la desviación estándar. La supervivencia de plántulas y el crecimiento poblacional no fueron afectados ni por Amb1 ni por Amb2.

Figure 2. Effects of environmental factors (Amb1, Amb2) on demographic parameters of *Plantago coronopus* in a latitudinal gradient in Europe. Amb1 and Amb2 correspond to the first two principal components of a PCA with biotic and abiotic environmental factors. For each demographic parameter, only the effects present in the best models according to Akaike Information Criteria (\pm 95% confidence interval) are shown. The effects of Amb1 and Amb2 are shown for populations with low (light blue) and high (dark blue) genetic diversity if genetic diversity is present in the best model. See details in Table 2. The vertical axis is shown in logit scale for the probabilities of survival (for adults and seedlings), reproduction and recruitment. Individual and population growth, fecundity and the environmental drivers are scale by the mean and standard deviation. Seedling survival and population growth are unaffected by either Amb1 or Amb2.

Tabla 2. Modelos completos y óptimos para los factores ambientales que afectan a siete parámetros demográficos de *Plantago coronopus* (Criterio de Información de Akaike para tamaños muestrales reducidos, AICc). La diversidad genética y el tamaño de planta se incluyeron como covariables. Para cada efecto se presenta en paréntesis la importancia relativa de Akaike (de 0 a 1). Para cada modelo se muestra el valor de R^2 condicional, que representa el porcentaje de variación total explicada por los efectos fijos y aleatorios juntos (el componente aleatorio se ha omitido por simplicidad). Efectos: Amb1 = Componente Principal Ambiental 1; Amb2 = Componente Principal Ambiental 2; DivGen = Diversidad Genética; Tamaño = Tamaño de planta (ver detalles en Material y Métodos).

Table 2. Full and optimum models for the environmental factors affecting seven demographic parameters of *Plantago coronopus* (Akaike Information Criteria for limited sample sizes, AICc). Genetic diversity and plant size were included as covariates. Akaike relative importance is shown in parenthesis for each effect. Conditional R^2 , which represents the percentage of total variation explained by random and fixed effects together, is shown for each model (random effects were omitted for simplicity). Effects: Amb1 = Environmental Principal Component 1; Amb2 = Environmental Principal Component 2; DivGen = Genetic Diversity; Tamaño = Plant size (see details in Materials and Methods).

Parámetro demográfico	Modelo óptimo	R^2
(Modelo completo)	(Amb1 + Amb2 + DivGen + Tamaño*)	
Prob. Supervivencia adultos	Amb1 (0.55) + Amb2 (1) + Tamaño (1)	0.250
Crecimiento individual	Amb2 (0.64) + DivGen (0.54) + Tamaño (1)	0.467
Prob. Reproducción	Amb1 (0.61) + Tamaño (1)	0.616
Fecundidad	Amb1 (1) + Tamaño (1)	0.532
Prob. Reclutamiento	Amb1 (1)	0.353
Prob. Supervivencia plántulas	-	-
Crecimiento poblacional	-	-

*Covariable para todos los parámetros excepto probabilidad de reclutamiento, de supervivencia de plántulas y crecimiento poblacional.

Discusión

Analizar los factores que determinan el comportamiento demográfico de las poblaciones resulta necesario para predecir la abundancia y distribución de las especies en el futuro (Hutchinson 1978; Schurr et al. 2012; Ehrén y Morris 2015). En el presente estudio se evalúan los efectos de las condiciones ambientales en la demografía de una planta a lo largo de su rango latitudinal, teniendo en cuenta también la posible relación con la diversidad genética neutral. La combinación de diversas variables ambientales bióticas y abióticas tuvo influencia en la variación geográfica de la mayoría de componentes del ciclo vital de *P. coronopus*, aunque dichas condiciones ambientales no mostraron efectos significativos en la tasa de crecimiento poblacional. Por su parte, la inclusión de la diversidad genética en los modelos analizados tuvo una influencia pequeña, mostrando únicamente una relación con la tasa de crecimiento individual. En los próximos párrafos se discuten en mayor profundidad dichos resultados.

El gradiente ambiental al que está expuesto *P. coronopus* desde el norte al sur de Europa muestra una marcada influencia sobre los diversos parámetros demográficos analizados. Los pocos estudios demográficos previos abarcando el rango geográfico de las especies también han podido hallar patrones de variación en respuesta a diferentes factores medioambientales (e.g., Doak y Morris 2010; Eckhart et al. 2011). En nuestro estudio, el primer componente principal ambiental, que representa zonas con mayor densidad de individuos, relativamente frías y con una disponibilidad hídrica más constante (en oposición a ambientes más mediterráneos), tiene un efecto opuesto sobre las tasas de reproducción y la de reclutamiento de nuevos individuos. De manera equivalente, el segundo componente principal, que representa un gradiente desde entornos más húmedos con temperaturas estables a ambientes más secos con temperaturas variables, muestra efectos contrarios sobre la supervivencia y el crecimiento de adultos. Estos patrones opuestos entre tasas del ciclo vital de una especie en respuesta a gradientes ambientales, conocidos como compensación demográfica (Doak y Morris 2010; Vilellas et al. 2015), concuerdan con resultados anteriores (Vilellas et al. 2013). Precisamente, la ausencia de efectos ambientales netos sobre la tasa de crecimiento poblacional puede atribuirse a esta compensación entre tasas vitales individuales, que se neutralizan al combinarse. Los patrones encontrados en las tasas vitales individuales podrían ser el resultado de la adaptación

de las poblaciones a las condiciones ambientales locales, pero también a plasticidad fenotípica, aunque para diferenciar entre ambas sería necesario un experimento de jardín común (*common garden*). Con frecuencia, se ha encontrado una combinación de ambos fenómenos en plantas de amplia distribución, incluida *P. coronopus* (Wolff 1991a,b; Joshi et al. 2001).

La única muestra de relación entre genética y demografía en el presente estudio fue un mayor crecimiento individual en las poblaciones con mayor diversidad genética. Este resultado concuerda con estudios previos en otras especies, tanto con rangos de distribución restringidos (Oostermeijer et al. 1994) como más comunes (Reusch et al. 2005; Crutsinger et al. 2006). Dicho hallazgo podría tener su explicación en una mayor complementariedad de nicho entre los individuos de las poblaciones con mayor diversidad genética, lo que llevaría a un mejor aprovechamiento y optimización de los recursos disponibles (Hooper et al. 2005; Crutsinger et al. 2006). Por otra parte, la diversidad genética no mostró ningún efecto en otros componentes del *fitness* de las poblaciones como la reproducción o la supervivencia, en contraste con numerosos estudios previos (Oostermeijer et al. 1994; Fischer y Matthies 1998; Reusch et al. 2005; Crawford y Whitney 2010). De hecho, la tasa de crecimiento poblacional no resultó afectada por la diversidad genética, lo que indica la ausencia de un efecto global sobre la demografía de *P. coronopus* a lo largo del gradiente latitudinal europeo. Diversos factores pueden explicar esta falta de correspondencia general entre genética y demografía. En primer lugar, en nuestro estudio hemos utilizado diversidad genética neutral, la cual podría ser consecuencia de procesos históricos como el flujo génico, la deriva génica y el efecto fundador (Knapp y Rice 1998; Holderegger et al. 2006; Mitchell-Olds y Schmitt 2006), y podría estar poco relacionada en cambio con la demografía actual de las poblaciones. Por otra parte, los efectos negativos de una baja diversidad genética podrían aparecer sólo por debajo de determinados umbrales, típicos de poblaciones pequeñas y aisladas, mientras que, en las poblaciones analizadas en este estudio, con abundancia de individuos y conectadas, la variabilidad local ambiental tiene una mayor influencia que los factores genéticos (Lande 1988; Holsinger y Gottlieb 1991). Finalmente, para una especie de vida corta que suele formar poblaciones transitorias en zonas con alta probabilidad de perturbación, un exceso de variación genética podría ser incluso negativo, debido a una selección excesiva en contra de cualquier fenotipo diferente al óptimo (Lande 1988).

La relación entre genética y demografía analizada en estudios previos ha correspondido en mayor medida a especies raras y amenazadas, o a poblaciones pequeñas y fragmentadas (Oostermeijer et al. 1996; Frankham y Ralls 1998; Vergeer et al. 2003; Hughes y Stachowicz 2004; Picó y Quintana-Ascencio 2005; pero ver, e.g., Spielman et al. 2004). Nuestro estudio en la especie común *P. coronopus*, abarcando la práctica totalidad de su rango latitudinal, complementa por lo tanto dichas investigaciones previas a escalas menores. En cualquier caso, un estudio experimental con poblaciones artificiales con diferentes niveles de diversidad genética permitiría confirmar las conclusiones de este trabajo observacional (Picó y Quintana-Ascencio 2005; Reusch et al. 2005; Crutsinger et al. 2006). Si bien es cierto que resultaría complicado replicar la misma escala geográfica, ya existen estudios globales previos (Crawford y Whitney 2010). Por otra parte, el grado de autocompatibilidad en los individuos constituye otro aspecto de la biología reproductiva de las poblaciones que se podría evaluar a lo largo del área de distribución de la especie, dada su esperable influencia negativa en la diversidad genética poblacional (Schoen y Brown 1991).

La diversidad genética constituye un componente esencial de la biodiversidad (Noss 1990), y puede tener efectos importantes a nivel ecológico y demográfico, sobre todo en especies y poblaciones amenazadas (Oostermeijer et al. 1994; Fischer y Matthies 1998; Vergeer et al. 2003). Sin embargo, en este estudio de una planta de amplia distribución, se ha encontrado que los patrones demográficos a nivel continental están más relacionados con las condiciones ambientales que con la diversidad genética neutral, excepto en términos de crecimiento individual. Nuestros resultados se restringen a una única especie y deben ser confirmados con casos de estudio adicionales, pero sugieren que la diversidad genética resulta menos útil que los parámetros ambientales para predecir el comportamiento y futura distribución de las especies comunes ante nuevos escenarios ecológicos. Las diferentes respuestas de las tasas vitales individuales, y la ausencia de un patrón claro en la tasa de crecimiento poblacional, resaltan la importancia de considerar un amplio espectro de parámetros demográficos en este tipo de estudios, para predecir con mayor solidez las respuestas de la biodiversidad al cambio global actual.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación mediante dos Proyectos Nacionales (CGL2006-08507; CGL2010-21642) a M.B.G. y una beca de doctorado FPU a J.V. También queremos agradecer el trabajo de numerosos ayudantes de campo y laboratorio en todos estos años. Xavier Picó y un revisor anónimo contribuyeron a mejorar el manuscrito.

Referencias

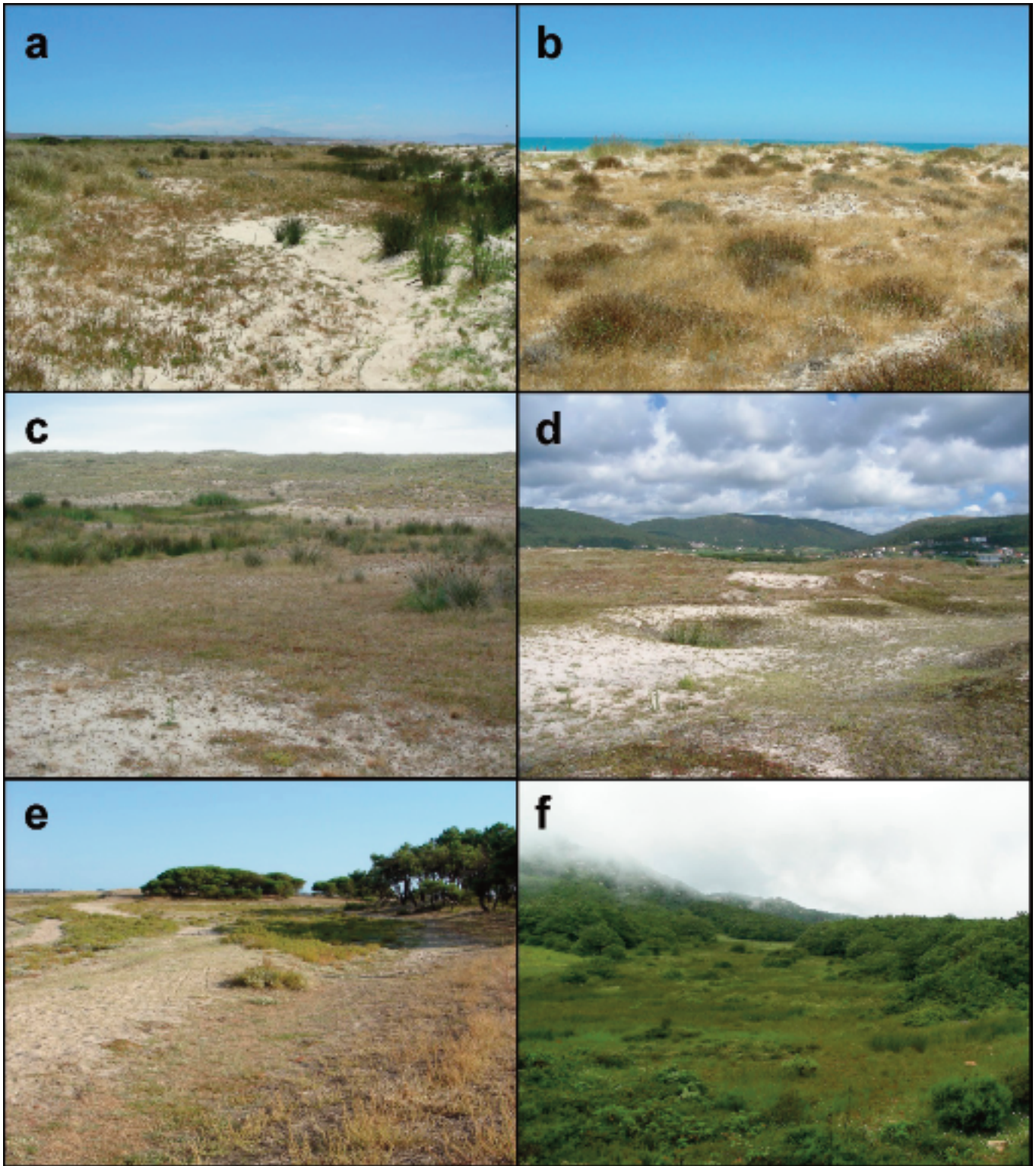
- Berjano, R., Villemas, J., García, M.B., Terrab, A. 2015. Phylogeography reveals latitudinal population structure in the common herb *Plantago coronopus*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 179:618-634.
- Birch, L.C. 1953. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects: I. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology* 34:698-711.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science and Business Media.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2003. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, Springer-Verlag, New York, Estados Unidos; Berlín y Heidelberg, Alemania.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models. Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer, Sunderland, MA, Estados Unidos.
- Charlesworth, B., Charlesworth, D. 1999. The genetic basis of inbreeding depression. *Genetics Research* 74:329-340.
- Charpentier, M.J.E., Williams, C.V., Drea, C.M. 2008. Inbreeding depression in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): genetic diversity predicts parasitism, immunocompetence, and survivorship. *Conservation Genetics* 9:1605-1615.
- Compagnoni, A., Bibian, A.J., Ochocki, B.M., Rogers, H.S., Schultz, E.L., Sneek, M.E., Elder, B.D., Iler, A.M., Inouye, D.W., Jacquemyn, H. 2016. The effect of demographic correlations on the stochastic population dynamics of perennial plants. *Ecological Monographs* 86:480-494.
- Crawford, K.M., Whitney, K.D. 2010. Population genetic diversity influences colonization success. *Molecular Ecology* 19:1253-1263.
- Crutsinger, G.M., Collins, M.D., Fordyce, J.A., Gompert, Z., Nice, C.C., Sanders, N.J. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313:966-968.
- Doak, D.F. 1992. Lifetime impacts of herbivory for a perennial plant. *Ecology* 73:2086-2099.
- Doak, D.F., Morris, W.F. 2010. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467:959-962.
- Eckhart, V.M., Geber, M.A., Morris, W.F., Fabio, E.S., Tiffin, P., Moeller, D.A. 2011. The geography of demography: long-term demographic studies and species distribution models reveal a species border limited by adaptation. *American Naturalist* 178:S26-S43.
- Ehrlén, J., Morris, W.F. 2015. Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecology Letters* 18:303-314.
- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S. 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics* 1:47-50.
- Fischer, M., Matthies, D. 1998. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 85:811-811.
- Frankham, R., Ralls, K. 1998. Conservation biology: inbreeding leads to extinction. *Nature* 392:441-442.
- Freckleton, R.P. 2011. Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:91-101.
- García, M.B., Ehrlén, J. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89:1295-1302.
- Gaston, K.J. 2010. Valuing Common Species. *Science* 327:154-155.
- Heanes, D.L. 1984. Determination of total organic-C in soils by an improved chromic acid digestion and spectrophotometric procedure. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 15:1191-1213.
- Hegyí, G., Garamszegi, L.Z. 2011. Using information theory as a substitute for stepwise regression in ecology and behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:69-76.
- Holderegger, R., Kamm, U., Gugerli, F. 2006. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology* 21:797-807.
- Holsinger, K.E., Gottlieb, L.D. 1991. Conservation of rare and endangered plants: principles and prospects. En: Falk, D.A., Holsinger, K.E., (eds.). *Genetics and conservation of rare plants*, pp. 195-208. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Hughes, A.R., Stachowicz, J.J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:8998-9002.
- Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N., Vellend, M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11:609-623.
- Hultén, E., Fries, M. 1986. *Atlas of North European vascular plants. North of the Tropic of Cancer. Maps 1-996*. Koeltz Scientific Books, Königstein, Alemania.
- Hutchinson, G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven, CT, Estados Unidos.
- Johnson, J.B., Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:101-108.
- Jonas, C.S., Geber, M.A. 1999. Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany* 86:333-343.
- Joshi, J., Schmid, B., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Good, J., Harris, R., et al. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 4:536-544.

- Keller, L.F., Waller, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17:230-241.
- Knapp, E.E., Rice, K.J. 1998. Comparison of isozymes and quantitative traits for evaluating patterns of genetic variation in purple needlegrass (*Nassella pulchra*). *Conservation Biology* 12:1031-1041.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- Lewontin, R.C., Cohen, D. 1969. On population growth in a randomly varying environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 62:1056-1060.
- Lowe, A., Harris, S., Ashton, P. 2004. *Ecological genetics: design, analysis, and application*. Blackwell. Oxford, Reino Unido.
- Mitchell-Olds, T., Schmitt, J. 2006. Genetic mechanisms and evolutionary significance of natural variation in *Arabidopsis*. *Nature* 441:947-952.
- Morris, W.F., Doak, D.F. 2002. Quantitative conservation biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.
- Mueller, U.G., Wolfenbarger, L.L. 1999. AFLP genotyping and fingerprinting. *Trends in Ecology and Evolution* 14:389-394.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133-142.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 70:3321-3323.
- Newman, D., Pilson, D. 1997. Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution* 51:354-362.
- Normand, S., Zimmermann, N.E., Schurr, F.M., Lischke, H. 2014. Demography as the basis for understanding and predicting range dynamics. *Ecography* 37:1149-1154.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4:355-364.
- Schurr, F.M., Pagel, J.r., Cabral, J.S., Groeneveld, J.r., Bykova, O., O'Hara, R.B., Hartig, F., Kissling, W.D., Linder, H.P., Midgley, G.F. 2012. How to understand species' niches and range dynamics: a demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography* 39:2146-2162.
- Oostermeijer, J.G.B., Van Eijck, M.W., Den Nijs, J.C.M. 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia* 97:289-296.
- Oostermeijer, J.G.B., Brugman, M.L., DeBoer, E.R., DenNijs, H.C.M. 1996. Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *Journal of Ecology* 84:153-166.
- Ouborg, N.J., Vergeer, P., Mix, C. 2006. The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants. *Journal of Ecology* 94:1233-1248.
- Picó, F.X., Quintana-Ascencio, P.F. 2005. Análisis de factores demográficos y genéticos para la conservación de poblaciones de plantas en un hábitat fragmentado. *Ecosistemas* 14:109-115.
- Picó, F.X., Ouborg, N.J., Van Groenendael, J.M. 2004. Evaluation of the extent of among-family variation in inbreeding depression in the perennial herb *Scabiosa columbaria* (Dipsacaceae). *American Journal of Botany* 91:1183-1189.
- R Core Team. 2017. *R: A language for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reusch, T.B.H., Ehlers, A., Hämmerli, A., Worm, B. 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:2826-2831.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75:584-606.
- Schoen, D.J., Brown, A.H. 1991. Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating system in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88:4494-4497.
- Spielman, D., Brook, B.W., Frankham, R. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:15261-15264.
- Tuljapurkar, S., Horvitz, C.C., Pascarella, J.B. 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. *American Naturalist* 162:489-502.
- van Tienderen, P.H., de Haan, A.A., van der Linden, C.G., Vosman, B. 2002. Biodiversity assessment using markers for ecologically important traits. *Trends in Ecology and Evolution* 17:577-582.
- Vergeer, P., Rengelink, R., Copal, A., Ouborg, N. 2003. The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology* 91:18-26.
- Villemas, J., García, M.B. 2013. The role of the tolerance-fecundity trade-off in maintaining intraspecific seed trait variation in a widespread dimorphic herb. *Plant Biology* 15:899-909.
- Villemas, J., Doak, D.F., García, M.B., Morris, W.F. 2015. Demographic compensation among populations: what is it, how does it arise and what are its implications? *Ecology Letters* 18:1139-1152.
- Villemas, J., Morris, W.F., García, M.B. 2013. Variation in stochastic demography between and within central and peripheral regions in a widespread short-lived herb. *Ecology* 94:1378-1388.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijmans, M., Vandeleee, T., Hornes, M., Fritjers, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M., Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23:4407-4414.
- Wolff, K. 1991a. Genetic analysis of morphological variability in three *Plantago* species with different mating systems. *Theoretical and Applied Genetics* 81:111-118.
- Wolff, K. 1991b. Analysis of allozyme variability in three *Plantago* species and a comparison to morphological variability. *Theoretical and Applied Genetics* 81:119-126.
- Woodward, F.I., Williams, B.G. 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69:189-197.
- Wright, I.J., Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87:85-97.

Apéndices

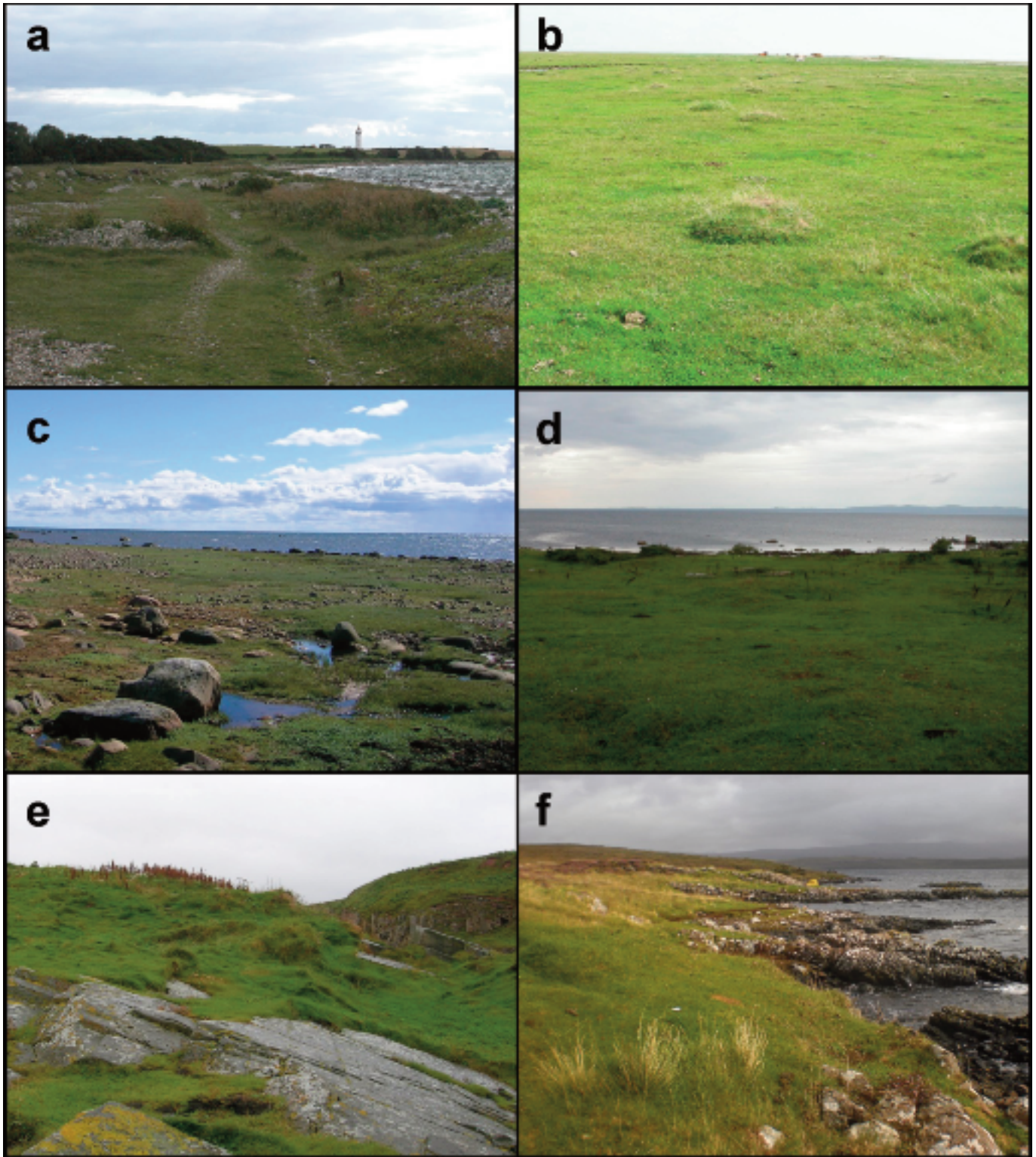
Apéndice 1. Aspecto general de las poblaciones de *Plantago coronopus* monitorizadas más al sur: a) T (Tarifa, España); b) CA (Camposoto, España); c) C (Corrubedo, España); d) TB (Traba, España); e) F (Pen Bron, Francia); f) BN (Bosque Niebla, España).

Appendix 1. General view of the southernmost monitored populations of *Plantago coronopus*: a) T (Tarifa, Spain); b) CA (Camposoto, Spain); c) C (Corrubedo, Spain); d) TB (Traba, Spain); e) F (Pen Bron, France); f) BN (Bosque Niebla, Spain).



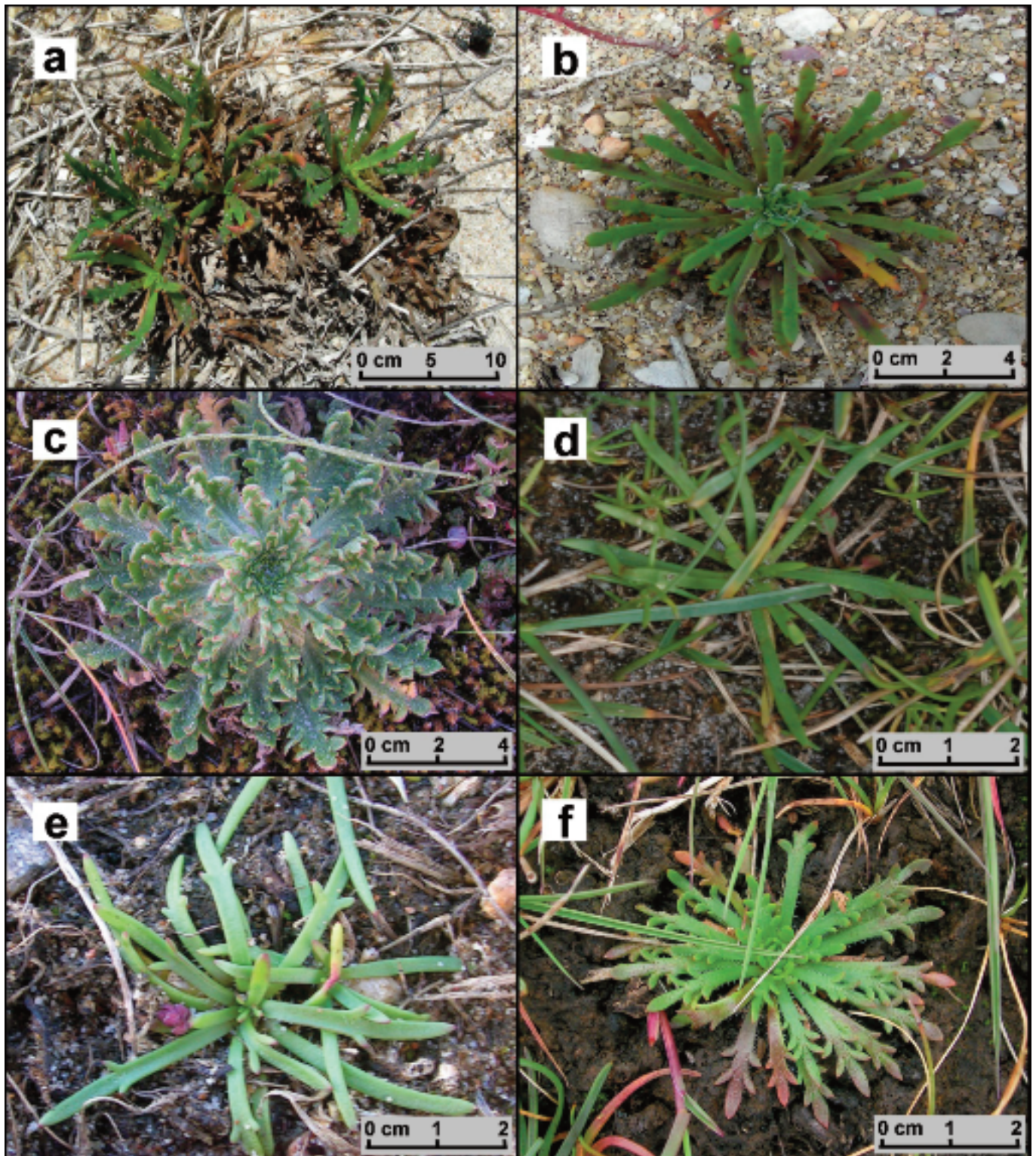
Apéndice 2. Aspecto general de las poblaciones de *Plantago coronopus* monitorizadas más al norte: a) DH (Helnaes, Dinamarca); b) DS (Skallingen, Dinamarca); c) SG (Glommen, Suecia); d) ST (Torekov, Suecia); e) EA (Aberdeen, Escocia); f) ES (Skye, Escocia).

Appendix 2. General view of the northernmost monitored populations of *Plantago coronopus*: a) DH (Helnaes, Denmark); b) DS (Skallingen, Denmark); c) SG (Glommen, Sweden); d) ST (Torekov, Sweden); e) EA (Aberdeen, Scotland); f) ES (Skye, Scotland).



Apéndice 3. Ejemplos de individuos de *Plantago coronopus* en varias de las poblaciones monitorizadas: a) CA (Camposoto, España; individuo con varias rosetas); b) C (Corrubedo, España); c) TB (Traba, España); d) DH (Helnaes, Dinamarca); e) SG (Glommen, Suecia); f) ES (Skye, Escocia).

Appendix 3. Examples of individuals of *Plantago coronopus* in several populations: a) CA (Camposoto, Spain; individual with several rosettes); b) C (Corrubedo, Spain); c) TB (Traba, Spain); d) DH (Helnaes, Denmark); e) SG (Glommen, Sweden); f) ES (Skye, Scotland).



Apéndice 4. Modelos óptimo (en negrita) y subóptimos para los factores ambientales que afectan a siete parámetros demográficos de *Plantago coronopus* (Criterio de Información de Akaike para tamaños muestrales reducidos, AICc). La diversidad genética y el tamaño de planta se incluyeron como covariables, y los factores aleatorios se han omitido por simplicidad. Para los factores y covariables presentes en cada modelo, se presenta el valor de su efecto (Amb1 = Componente Principal Ambiental 1; Amb2 = Componente Principal Ambiental 2; DivGen = Diversidad Genética; Tamaño = Tamaño de planta).

Appendix 4. Optimum model (in bold) and set of competing models ($\Delta AICc < 2$) for the environmental factors affecting seven demographic parameters of *Plantago coronopus* (Akaike Information Criteria for limited sample sizes, AICc). Genetic diversity and plant size were included as covariates, and random effects were omitted here for simplicity. For factors and covariates present in each model, an estimate of their effects is shown (Amb1 = Environmental Principal Component 1; Amb2 = Environmental Principal Component 2; DivGen = Genetic Diversity; Tamaño = Plant size).

Parámetro	Modelo	Amb1	Amb2	DivGen	Tamaño	$\Delta AICc$	Peso
Supervivencia adultos	1	0.28	0.52	-	0.22	0.00	0.391
	2	-	0.52	-	0.22	0.82	0.259
	3	-	0.56	-0.20	0.22	1.48	0.187
	4	0.42	0.49	0.16	0.22	1.75	0.163
Crecimiento individual	1	-	-0.22	0.37	-0.64	0.00	0.273
	2	-0.35	-	-	-0.64	0.31	0.234
	3	-0.36	-0.16	-	-0.64	0.41	0.223
	4	-0.17	-0.20	0.22	-0.64	1.33	0.140
	5	-	-	0.33	-0.64	1.51	0.128
Reproducción	1	-0.55	-	-	1.70	0.00	0.340
	2	-	-	-	1.71	0.79	0.228
	3	-	-	0.39	1.70	1.46	0.163
	4	-0.73	-	-0.22	1.70	1.84	0.135
	5	-0.55	-0.11	-	1.70	1.87	0.133
Fecundidad	1	-0.32	-	-	0.57	0.00	0.699
	2	-0.32	0.04	-	0.57	1.69	0.301
Reclutamiento	1	1.45	-	-		0.00	0.651
	2	1.45	0.35	-		1.25	0.349
Supervivencia plántulas	1	-	-	-		0.00	0.705
	2	-0.20	-	-		1.74	0.295
Crecimiento poblacional	1	-	-	-		0.00	0.661
	2	-	0.42	-		1.34	0.339