

LA VIDA EN EL LÍMITE, O CÓMO LAS PLANTAS DE LOS "CANUTOS" NOS ENSEÑAN SOBRE CLIMAS PASADOS Y CÓMO PREVENIR EL FUTURO

Juan Arroyo / Arndt Hampe / José Antonio Mejías

Dpto. de Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla

Resumen

El Parque Natural Los Alcornocales es singular por muchos motivos, pero especialmente por la vegetación riparia de los "canutos", que ha atraído a botánicos y naturalistas desde antiguo. Por mera intuición, muchos naturalistas han propuesto, con bastante lógica, que estos lugares de un microclima temperado en claro contraste con el clima mediterráneo circundante, representan refugios para especies que mostraron su esplendor en otras épocas y/o lugares, templados o cálidos, pero siempre húmedos. Sin embargo, desde un punto de vista científico, no basta con proponer tal escenario hipotético, sino que debe comprobarse, tanto con estudios correlativos y comparados con otras zonas, como mediante estudios experimentales que midan el ajuste del ciclo biológico de tales plantas a estos microclimas. Además de pteridófitos y briófitos, ciertas especies vasculares leñosas representan oportunidades únicas para estudiar el proceso de restricción de áreas ligado a cambios climáticos a escala geológica (extinción diferencial). En estas plantas el proceso de diferenciación (especiación) es aparentemente incipiente y permite compararlas con otras áreas donde tales restricciones no ocurren. El ojaranzo (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*), el avellanillo (*Frangula alnus* subsp. *baetica*), el laurel (*Laurus nobilis*) y el acebo (*Ilex aquifolium*) son muy buenos ejemplos para abordar el estudio de estos procesos y por eso estamos llevando a cabo un programa de investigación a medio plazo sobre ellos. Adicionalmente, el estudio de los factores limitantes para estas especies nos permite indagar sobre los efectos de otros cambios climáticos, más cercanos a nosotros en el tiempo y en las causas, es decir el calentamiento global de la atmósfera como consecuencia de la actividad industrial. Más aun, otros causas de perturbación más directa, como las captaciones de agua o la presión de herbívoros, pueden tener efectos negativos mucho más inmediatos.

Palabras clave: conservación, microhábitat, perturbación, regeneración, vegetación relictas

Introducción

Que las especies no son entes estáticos en un área de distribución es un hecho reconocido por la comunidad científica desde antiguo, incluso desde antes del reconocimiento de su naturaleza cambiante por efecto de la evolución (i.e., Darwin 1859). De este modo, las especies amplían y reducen su distribución como consecuencia de los cambios sufridos por sus ambientes bióticos y abióticos a lo largo de su historia. El área de distribución que se suele detallar en las floras o que el naturalista deduce de sus viajes es una "foto fija" o último "fotograma" de una película que registra los avances y retrocesos del área de las especies. Lamentablemente, no podemos rebobinar esta película y verla de nuevo para comprobar cuáles han sido los cambios ocurridos. Por ello tenemos que interpretar los patrones a partir de los datos paleoecológicos y filogeográficos (reconstrucción de las relaciones histórico-evolutivas entre poblaciones de una especie). Esto debe resaltarse porque con frecuencia se tiende a asignar, incluso en ámbitos académicos, a las poblaciones aisladas el carácter relictivo, y, a priori, no puede descartarse el proceso contrario: la colonización reciente. El haya (*Fagus sylvatica*) en la Península Ibérica representa un buen ejemplo: a pesar de su distribución restringida en relación con Europa central y oriental, buena parte de las poblaciones más aisladas son bastante recientes (Comps et al. 2001).

Aunque este dinamismo de las áreas de distribución afecta potencialmente a todas las especies y zonas geográficas, es más palpable en aquéllas que están más cerca de los límites de regiones naturales y/o han sufrido más recientemente los efectos de cambios ambientales profundos. La flora de Europa y el Mediterráneo es precisamente uno de los sistemas naturales en que el fenómeno de la relictualidad es más patente. En Europa las glaciaciones del Cuaternario han supuesto un cambio ambiental lo suficientemente fuerte como para que los efectos producidos en la distribución de las especies sea perceptible en numerosas especies (Hewitt 2000). El Mediterráneo es hoy una región de transición entre el clima templado y el tropical cuya heterogeneidad ambiental interna y su carácter de zona de paso hace que sea muy biodiversa y propicia para albergar actualmente especies relictas (Blanco et al. 1997).

En este punto es conveniente precisar que el concepto de relictivo (o reliquia) que se usa aquí es el corológico o geográfico: plantas (especies o poblaciones) de otras épocas que han pasado de ocupar una gran extensión a tener un área muy limitada en la actualidad (Font Quer 1979). Hay plantas cuyo origen es muy antiguo pero que no han sufrido procesos de restricción de área, sino que incluso en ocasiones sus rasgos han sido más convenientes en condiciones ambientales nuevas (exaptación o preadaptación) y hasta han ampliado su distribución, como por ejemplo ha ocurrido con el lentisco (*Pistacia lentiscus*), de origen paleotropical Terciario, y en la actualidad de distribución circunmediterránea, perfectamente en sintonía con el régimen climático mediterráneo (cf. Herrera 1992).

En la región del estrecho de Gibraltar, y en particular en su orilla gaditana, las condiciones ambientales han sido y son propias para que el fenómeno de la relictualidad se exprese de forma notable. La posición geográfica, alejada de zonas septentrionales de extinción glacial, y su clima mediterráneo temperado han jugado la mayor parte del papel. Sin embargo, otras condiciones ambientales, las edáficas, plantean ciertas complicaciones para el análisis de la relictualidad. En ambas orillas del Estrecho y de nuevo especialmente en Cádiz, el sustrato dominante es de areniscas, muy ácido, e impone presiones selectivas muy fuertes sobre las plantas provocando la diferenciación taxonómica (i.e., especiación) y consiguiente endemismo, particularmente en los brezales sobre los suelos más ácidos y pobres ("herrizas", véase Ojeda en este volumen; Arroyo 1997, Ojeda et al. 2000). En estos casos la asignación de un proceso de relictualidad es compleja y pasa por la reconstrucción fiable de la filogenia (relaciones de parentesco) del grupo taxonómico completo para a su vez poder reconstruir la historia de movimiento de las especies a medida que fueron apareciendo (biogeografía cladística). Esta información no suele estar disponible para la flora del territorio que nos ocupa.

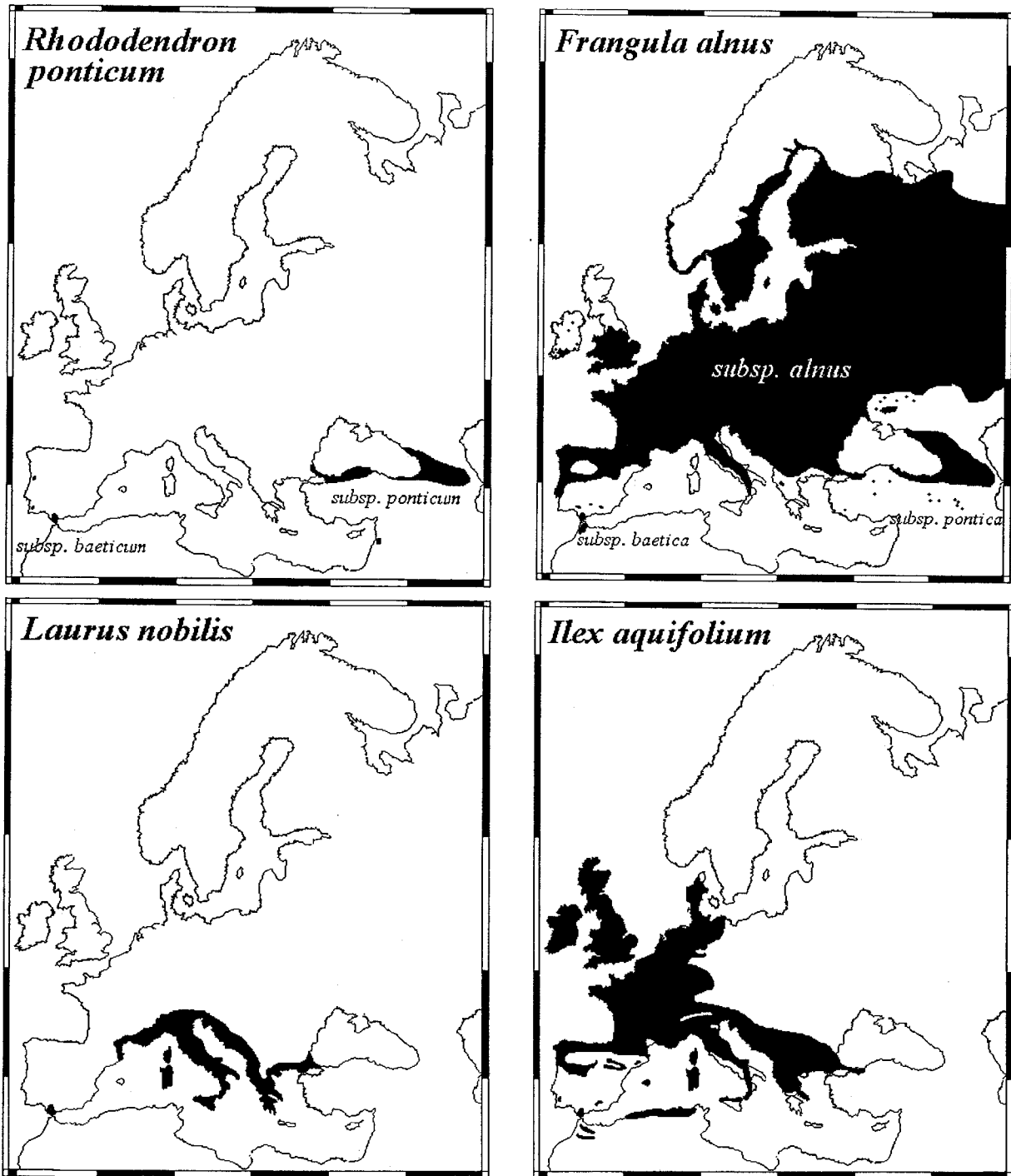


Figura 1. Distribución geográfica de ojaranzo (*Rhododendrom ponticum*), avellanillo (*Frangula alnus*), laurel (*Laurus nobilis*) y acebo (*Ilex aquifolium*). Las poblaciones de laurel del noroeste ibérico y del oeste frances son supuestamente introducidas, como ocurre también con las abundantes poblaciones de ojaranzo en las Islas Británicas.

Sin embargo, en el sur de Cádiz existen también otros hábitats en los que el factor evolutivo determinante no es edáfico, sino (micro)climático. Es lo que ocurre en los bosques en galería de los arroyos permanentes más encajados ("canutos"). La disponibilidad permanente de agua y el microclima aún más suave determinan zonas de refugio en las que las condiciones no son estresantes y, por tanto, menos provocadoras de diferenciación. Muchas de las especies presentes son las mismas que en lugares templados mucho más al norte (Centroeuropa) o al este (los Balcanes), sin ninguna o con escasa diferenciación taxonómica (véase más abajo). Los posibles estudios comparados entre poblaciones relictas y no relictas son potencialmente ilustrativos y están libres de restricciones filogenéticas.

Sujetos de estudio

Con las anteriores premisas (i.e., distribución fragmentada, microhábitat temperado) existen varios grupos de plantas potencialmente útiles para analizar el proceso de la restricción de área. Dos de estos grupos son taxonómicos (los briófitos y los pteridófitos) y uno ecológico (los árboles y arbustos grandes que forman el bosque en galería de los canutos).

Aunque desde antiguo se ha reconocido la singularidad de la flora briofítica de la región y su pronunciado carácter relictivo (e.g., Allorge & Allorge 1945), sólo muy recientemente se ha emprendido una exploración sistemática de este territorio, descubriéndose progresivamente el potencial de este grupo como caso de estudio (Cabezudo *et al.* 2000).

La flora pteridofítica del sur de Cádiz es mucho mejor conocida entre los botánicos y objeto de numerosos trabajos florísticos, biogeográficos y de evaluación del estado de conservación (Díez Garretas & Salvo Tierra 1981, Salvo Tierra 1994). Sin embargo, ciertas peculiaridades de su biología han limitado hasta ahora los estudios sobre los factores ambientales limitantes en poblaciones relictas (véase, no obstante, Vogel *et al.* 1999 para algunas especies).

El tercer grupo de plantas sólo tiene en común su ecología actual (aparte de su historia biogeográfica). Se trata de plantas leñosas de porte elevado, llegando en el área a ser árboles de hasta 15 m de altura que en ocasiones forman parte dominante del bosque en galería de los canutos. Cuatro especies son especialmente destacables por estar además incluidas en el *Catálogo Andaluz de Especies de Flora Amenazada*: el avellanillo (*Frangula alnus* subsp. *baetica*), el ojaranzo (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*), el laurel (*Laurus nobilis*) y el acebo (*Ilex aquifolium*). En nuestro estudio hemos elegido estas especies como sistemas modelo idóneos para analizar el proceso e implicaciones de la restricción del área geográfica por varios hechos. Existe información paleoecológica que muestra que estas especies tenían una distribución más amplia en el pasado (véase Fig. 1 para la distribución actual). Nos motivan además consideraciones de tipo conservacionista; aparte de planteamientos profundos, tanto en el plano científico como en el filosófico (véase Delibes 2001, para un tratamiento reciente), en estos casos de estudio existe la obligación adicional de conocer la biología de la conservación al estar oficialmente reconocido su estado de amenaza.

Aproximación metodológica

El estudio de la relictualidad tiene mucho en común con la biología de la conservación, aunque esta última tenga más frecuentemente como objeto de estudio las especies endémicas, que no son necesariamente relictas.

Existe una considerable controversia sobre qué tipo de información es más sustancial para conocer la vulnerabilidad de las especies amenazadas. Partiendo del hecho de que es necesario conocer los datos básicos de la historia natural de las especies, el debate se ha centrado sobre si son más críticos los datos genéticos o los ecológicos y demográficos. En EE.UU. llevan casi 30 años aplicando el "Acta de Especies Amenazadas" y se ha elaborado un elevado número de planes de recuperación. Una

revisión reciente de éstos (Schemske et al. 1994) ha mostrado que la principal necesidad estriba en el conocimiento preciso de la ecología y demografía de las poblaciones amenazadas, más que la variabilidad genética de éstas. Con demasiada frecuencia se han gastado grandes cantidades de recursos financieros en la aplicación de modernas técnicas moleculares, que por sí solas sólo nos suelen informar de la cantidad y estructuración de la variabilidad genética, pero que no implican necesariamente conocimiento sobre la viabilidad de las poblaciones. No obstante, una vez estudiada la ecología y demografía, sí pueden ser necesarios estudios genéticos para implementar planes realistas de recuperación. Esto ocurre fundamentalmente cuando se necesita conservar material biológico (in situ o *ex situ*) y hay sospechas de que hay poca variabilidad genética (por ejemplo debido al sistema de reproducción) o su distribución es muy contagiosa (agregada, por ejemplo debido a una intensa multiplicación vegetativa).

Por todas estas consideraciones nuestra aproximación al estudio de estas especies leñosas de los canutos ha sido en pasos sucesivos, unos necesarios a priori y otros dependientes de los resultados de los primeros. Así, el primer y necesario paso previo consiste en la descripción cuantitativa y precisa del hábitat de las especies. Por cuantitativa se entiende que se pueda relacionar de forma numérica la abundancia de las plantas en las poblaciones con variables del medio físico y biótico. A pesar de la popularidad e interés científico de estas plantas, nuestro conocimiento previo se basaba en descripciones muy preliminares, aunque útiles por su oportunidad (Rivas Goday 1968). El problema radica en que prácticamente desde entonces no ha habido incremento en el conocimiento biológico de estas especies. Por tanto, la metodología que hemos utilizado para ello incluye muestreo de campo con técnicas cuantitativas apropiadas (basadas en las leyes de la probabilidad) que permitan después el uso de análisis estadístico, tanto univariante como multivariante (Bullock 1996).

El siguiente paso, también necesario, consiste en conocer los parámetros básicos de la biología de la reproducción de las poblaciones (polinización, sistema de cruzamiento, dispersión, germinación, multiplicación vegetativa), de la que no se conocía prácticamente nada, excepto algunas inferencias basadas en los síndromes morfológicos de las estructuras reproductoras (flores, frutos, semillas). Cuando estas inferencias se someten a prueba, con frecuencia no se muestran realistas (e.g., Hampe, este volumen, para la dispersión de semillas). La metodología para esta parte del estudio es estándar y ampliamente difundida (e.g., Kearns & Inouye 1993, para la polinización).

Ampliando la escala, el siguiente y también necesario paso es conocer la estructura demográfica de las poblaciones. La metodología demográfica también está estandarizada y tiene como objeto conocer la distribución en clases de edades (o de tamaño cuando éstas son indescifrables, como ocurre en el ojaranzo) en distintas condiciones ambientales para detectar posibles "cuellos de botella" demográficos. En último extremo, el objetivo es conocer la tasa de crecimiento poblacional (λ) y la proyección en el tiempo que permita predecir la estructura poblacional futura mediante modelos matriciales (e.g., Caswell 1989). Esta última aproximación, aunque poderosa, presenta problemas técnicos importantes en nuestras plantas, especialmente el ojaranzo, debido a su multiplicación vegetativa intensa que hace muy difícil reconocer individuos para separarlos en clases, incluso de tamaño. Más aún, el intenso rebrotamiento que muestran todas estas especies, excepto el avellanillo, hace que el tamaño no sirva como estimador de la edad y para terminar de complicar las cosas, la aparente larga vida y crecimiento lento de estas plantas hace improbable observar transiciones entre estados (de edad o de tamaño). La utilización de estas herramientas matemáticas resulta factible sólo en el avellanillo para un futuro inmediato. En nuestros estudios, la aproximación demográfica ha consistido sólo en cuantificar las proporciones de clases, cuando éstas son reconocibles, en diferentes condiciones.

Finalmente, tras los pasos metodológicos anteriores puede plantearse que en aquellas especies o poblaciones donde haya "cuellos de botella" demográficos, la estructura genética de las poblaciones se vea afectada, de forma que la recuperación de la variabilidad sea imposible, tanto en procesos naturales de regeneración como en artificiales de restauración. Los análisis

genéticos precisan de la puesta a punto de técnicas ad hoc para las especies y procesos que se quieran analizar. Básicamente hay dos grandes grupos de técnicas, basadas respectivamente en análisis isoenzimáticos o de ADN (nuclear o citoplásmico), las segundas con mayor poder resolutorio pero también mayor coste. Debido a limitaciones presupuestarias y a las premisas teóricas reseñadas más arriba, hemos utilizado algunas de estas técnicas sólo para cuestiones muy particulares. Así, el análisis isoenzimático se ha usado para estimar la variabilidad genética y sobre todo su estructuración espacial dentro de las poblaciones de ojaranzo, pues existían protocolos previos para esta especie (Krebs 1996). Este tipo de análisis también se ha puesto a punto preliminarmente para el avellanillo pero, en este caso, para conocer la tasa de cruzamiento, que puede ser un factor limitante importante en la reproducción de esta especie (véase A. Hampe en este volumen). Dada la escasa variabilidad isoenzimática observada en el ojaranzo, para esta especie también se ha puesto a punto la técnica de RAPD (*random amplified polymorphic DNA*), de forma que el número de bandas polimórficas encontradas se pueda usar para estimar el número relativo de clones en las poblaciones y consiguientemente su nivel de multiplicación vegetativa.

Resumen de resultados obtenidos y prospecciones futuras

En este volumen aparecen otros artículos en que se muestran con mayor detalle aspectos particularmente importantes de la biología de la conservación de estas especies relictas. Los datos son más completos en el caso del avellanillo (A. Hampe) y del ojaranzo (J.A. Mejías y cols.) y preliminares en el acebo y laurel (R. Berjano y cols., A. Rivas y cols.). Es decir, en las distintas especies se ha llegado a distintas fases del proceso metodológico descrito más arriba, aunque esperamos ir completando el análisis en un futuro próximo.

El medio ambiente en las comunidades y poblaciones de los canutos

Mucho se ha escrito sobre la particularidad de la flora y vegetación de los canutos y sobre su microclima y geomorfología como factores determinantes. Sin embargo, siempre se ha hecho a partir de observaciones y apreciaciones personales, sin mediciones cuantitativas. Nosotros hemos analizado la singularidad ambiental de estas formaciones vegetales a partir de factores geomorfológicos y de su correlación con variables relacionadas con el estado de las poblaciones de especies de interés; es decir, de manera indirecta pero utilizando medidas cuantitativas. En la actualidad se está registrando de forma automatizada el microclima en varios puntos de un canuto (temperatura y humedad relativa cada hora desde principio de 2001), pero esta serie temporal todavía es muy corta para extraer conclusiones.

En cuanto a las especies objeto de este estudio, casi siempre se las ha mencionado como típicas de canutos sin más, asumiendo implícitamente que tienen comportamientos ecológicos similares. En nuestros estudios se ha puesto de manifiesto *cuantitativamente* una abundancia diferencial de las especies. El ojaranzo y el avellanillo son todavía relativamente frecuentes y están más asociados a los canutos, mientras que el laurel y el acebo son mucho más escasos y, especialmente el último, no están potencialmente asociados a los canutos, por lo que su presencia hoy tan restringida a éstos (pero no exclusiva) debe asumirse que sea debida a una intensa presión (e. g. acción humana directa, herbivoría por ganado o por especies cinegéticas) sobre ellos. Los canutos, por su relativa inaccesibilidad, deben representar zonas de refugio, no necesariamente climático, para estas dos especies.

La estructura de las poblaciones de árboles y arbustos

El ojaranzo es sin duda una especie abundante en el Parque Natural Los Alcornocales. Aunque esto pueda resultar contradictorio con su aparición en el *Catálogo Andaluz de Flora Amenazada*, ciertos aspectos de su ecología y biología lo corroboran. Uno de los hechos más llamativos es que las plantas adultas y las plántulas muestran requerimientos ecológicos diferentes. Éstas últimas aparecen sólo donde la humedad es alta todo el año, pero sin encharcamiento (e.g., superficies cubiertas por musgos y hepáticas, bordes de fuentes permanentes). Dada la escasez de estos microhábitats, su presencia es escasísima y su tasa de mortalidad cercana al 100%; como consecuencia la mayoría de las poblaciones están constituidas exclusivamente por individuos adultos, presentan densidades muy bajas de plántulas y la presencia de juveniles es virtualmente nula. En la actualidad se están llevando a cabo estudios experimentales de campo sobre los factores limitantes para la germinación, establecimiento de plántulas, y multiplicación y crecimiento vegetativo (J.A. Mejías y cols., este volumen). No obstante, para ojaranzos de cierto tamaño el potencial efecto negativo de la falta de humedad es menor debido a la resistencia que le otorga el lignotubérculo de gran tamaño, al permitir un rebrote vigoroso. Las observaciones sobre estructura poblacional y sobre la biología de la reproducción (ver más adelante) en el ojaranzo permiten suponer que la regeneración de las poblaciones tiene básicamente lugar mediante multiplicación vegetativa por acodo de ramas postradas, estando dichas poblaciones constituidas por unos pocos clones.

Al contrario que el ojaranzo, el avellanillo depende exclusivamente del reclutamiento de nuevos individuos para su establecimiento, ya que no experimenta regeneración vegetativa. Esta especie muestra una abundante germinación pero también una mortalidad de plántulas muy alta. Sin embargo, la tasa de mortalidad es menor que en el ojaranzo y de hecho se observa una estructura de tamaños y edades más equilibrada y concordante con una cierta tasa de regeneración de las poblaciones (A. Hampe, este volumen).

Este estudio ha revelado que tanto el acebo como el laurel poseen mayores o menores poblaciones en todos los canutos estudiados, estando ambas especies más ampliamente distribuidas de lo que se esperaba al principio del estudio. Una causa limitante de su regeneración y por lo tanto determinante de su estructura poblacional parece ser la baja tasa de germinación, porque se observa fructificación (especialmente intensa en el acebo) pero pocas plántulas. La difícil y retardada germinación de las dos especies (cf. Baskin y Baskin 1998) debería ser un aspecto central en posibles estudios futuros de su biología. Adicionalmente, la escasa producción de frutos (observ. pers.) en el laurel podría constituir un segundo factor limitante para la reproducción.

Las fases descritas parecen ser las más determinantes para la reproducción y regeneración de cada una de las especies estudiadas. Sin embargo, no explican por qué en tres especies (avellanillo, laurel y acebo) la regeneración parece descender continuamente desde hace varios años. El factor que más fácilmente explicaría esta creciente falta de plantas jóvenes es el aumento de densidad de venados (y en menor medida, el ganado) que se observa en ciertas zonas del Parque Natural desde hace años. Los daños por herbivoría están en consonancia con ello. En cualquier caso, para comprobar estos efectos en la actualidad es necesario abordar estas cuestiones con una metodología experimental.

La biología de la reproducción

El ojaranzo no parece tener una limitación por la polinización en su reproducción sexual. Aunque es cierto que los experimentos de adición de polen incrementan el número de semillas producidas, en condiciones naturales este número puede ser extremadamente elevado y las semillas son viables (Garrido y Mejías 2000). La presencia de un sistema de cruzamiento autocompatible y la gran diversidad y número de insectos polinizadores favorecen esta alta producción de semillas y la hace

independiente de la existencia de muchos o pocos clones y su disposición espacial (véase más abajo). No cabe esperar que la lluvia de semillas sea una fase crítica (no hay un mecanismo especial de dispersión), al menos en comparación con la fase de establecimiento de plántulas y juveniles. Tampoco debe serlo el potencial de germinación (cerca del 90% en condiciones favorables de laboratorio)

La biología de la polinización del avellanillo fue preliminarmente estudiada por Medán (1994). En este estudio se han asumido los datos básicos aportados por este autor, mientras que otros aspectos más variables temporal y espacialmente (e.g., tasa e identidad de polinizadores, sistema sexual de las plantas) deben ser estudiados a más largo plazo. Mucho más interesante para la ecología de la regeneración de la especie es la biología de la dispersión de frutos y semillas. La mayoría de los frutos son producidos por una pequeña fracción de los árboles (A. Hampe, este volumen). El avellanillo es una de las especies ornitócoras con fructificación más temprana dentro de su entorno. La producción de semillas es abundante y no limita la reproducción, aunque existe cierta variabilidad en la calidad de los frutos analizados (Hampe & Bairlein 2000). Éstos son comidos casi exclusivamente por pájaros nidificantes de la zona. Tres de las doce especies observadas - petirrojo, curruca capirotada y mirlo- realizan prácticamente toda la dispersión de semillas. Los frutos del avellanillo parecen formar una parte importante de la dieta juvenil en estas especies (especialmente en el petirrojo, Hampe 2001), pero el porcentaje de semillas depositadas lejos de árboles fructificantes es muy bajo. Esta situación aparentemente paradójica se debe a un comportamiento sedentario de los frugívoros, que defecan muchas semillas bajo el mismo árbol. La ineficiente dispersión primaria por los pájaros está mejorada por un transporte secundario de las semillas por la corriente invernal de agua, que aleja un considerable porcentaje de las semillas de sus árboles madres (A. Hampe, este volumen, Hampe & Arroyo, inédito). Sin embargo, esta dispersión secundaria origina una deposición concentrada de las semillas en un microhábitat muy expuesto a la sequía veraniega (bancos de arena), lo que resulta en una elevada mortalidad de las plántulas emergentes. Consecuentemente, las plantas jóvenes son relativamente escasas. Las plantas subadultas se ven más afectadas por la falta de luz del sotobosque; éstas y las plantas ya adultas presentan con frecuencia daños físicos por la corriente invernal de agua. En general, el estudio muestra que la reproducción del avellanillo -al menos en grandes poblaciones- no parece padecer factores negativos inherentes a las plantas como una reducida vitalidad o posibles "cuellos de botella" demográficos. Por ello cabe esperar que el potencial regenerativo del avellanillo se vea positivamente afectado por medidas de conservación que pretendan mejorar las condiciones de su entorno, protegiendo o restaurando en primer lugar la vegetación asociada a los canutos.

El acebo y el laurel no han sido estudiados desde el punto de vista de la biología de la reproducción. Ambas especies son dioicas y por tanto de fecundación cruzada obligada, con lo que el efecto potencial de la disminución del tamaño de las poblaciones puede ser más intenso. Aunque éste es un aspecto interesante desde el punto de vista teórico y práctico, su aproximación rigurosa depende de una exhaustiva catalogación de las poblaciones y de su tamaño. Debido a la escasez de datos previos en este sentido y a lo limitado del período de estudio, se ha puesto más énfasis en esta catalogación y en la cuantificación de su nivel de regeneración a través del reclutamiento de plántulas (véase más arriba).

Diversidad genética: causas, consecuencias y potencial para futuros estudios

La utilización de marcadores génicos en ojaranzo ha constituido un éxito, por lo que se espera que su uso en el futuro sirva para dilucidar las cuestiones de importancia en la biología de la regeneración de esta especie. Con los marcadores isoenzimáticos se ha puesto de manifiesto una baja variabilidad intra e interpoblacional y una agregación espacial clara de los fenotipos enzimáticos (Fig. 2). Parece bastante claro que en las poblaciones hay un menor número de genotipos ("genets") que de plantas funcionalmente independientes pero idénticas genéticamente (clones o "ramets"), debido a una multiplicación vegetativa intensa (Fig. 2). También para esta especie se ha puesto a punto la técnica de RAPD, obteniéndose un número alto

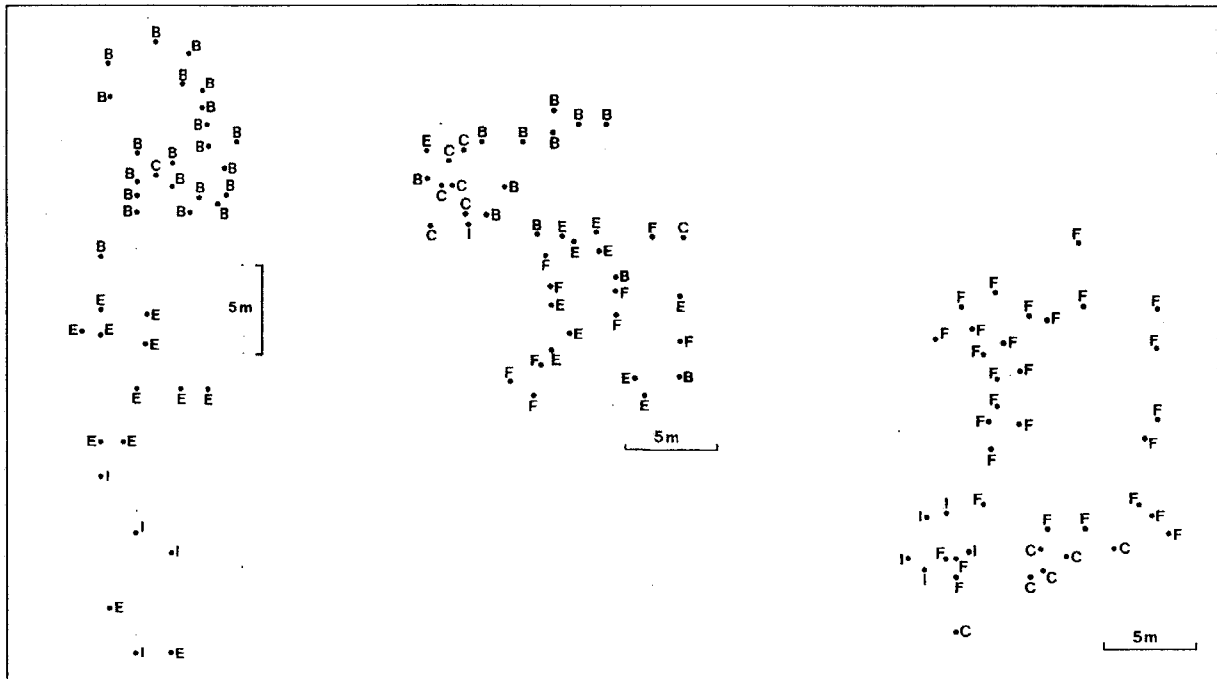


Figura 2. Distribución espacial de los genotipos multilocus caracterizados por los enzimas polimórficos en tres poblaciones de ojaranzo (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*)

de marcadores (23 bandas polimórficas con 9 cebadores, Fig.3) que permitirá asegurar con elevada fiabilidad la pertenencia de los individuos a "genets" o a "ramets" en función del genotipo expresado. La baja variabilidad observada tiene un efecto práctico notable que ha de tenerse en cuenta cuando se desarrollan planes de conservación *ex situ*, ya que la estrategia en la recolección del material debe maximizar la variabilidad genética recogida. Esto puede suponer un problema en una planta con elevada multiplicación vegetativa.

En contra de lo que ocurre para el ojaranzo, no existían protocolos disponibles para análisis isoenzimáticos en el avellanillo. Por eso decidimos concentrarnos en un estudio exploratorio que otorgase las bases metodológicas para futuros estudios en la especie. Los análisis exploratorios de 13 sistemas enzimáticos revelaron tres loci polimórficos y cinco monomórficos (el resto no pudo resolverse claramente) dentro de y entre poblaciones cercanas. Puede deducirse por tanto una baja variabilidad genética. El mejor uso que puede darse a estos marcadores polimórficos disponibles es para estimar la tasa real de cruzamiento en situaciones contrastadas, que podría explicar las fuertes diferencias en la producción relativa de frutos.

Mientras que recientemente se ha puesto de manifiesto la clara separación genética entre el ojaranzo (*R. ponticum* subsp. *baeticum*) y su pariente de la cuenca del Mar Negro (*R. ponticum* subsp. *ponticum*) (Milne y Abbott 2000), la cuestión no está tan clara en el caso del avellanillo (*F. alnus* subsp. *baetica*) y la subespecie europea (*F. alnus* subsp. *alnus*); estas dos subespecies parecen formar un conjunto diferenciado a través de las colonizaciones y extinciones ligadas a las épocas glaciales (Hampe & Bairlein 2000). Se desconoce el grado de diferenciación genética de nuestra subespecie, que podría ser suficientemente grande como para separarla como especie, e incluso podría mostrar una mayor proximidad con *Frangula atlantica*, de Azores. Un análisis filogeográfico de poblaciones en un gradiente geográfico amplio y utilizando marcadores apropiados (AFLP, ADNcp) puede ponerlo de manifiesto.

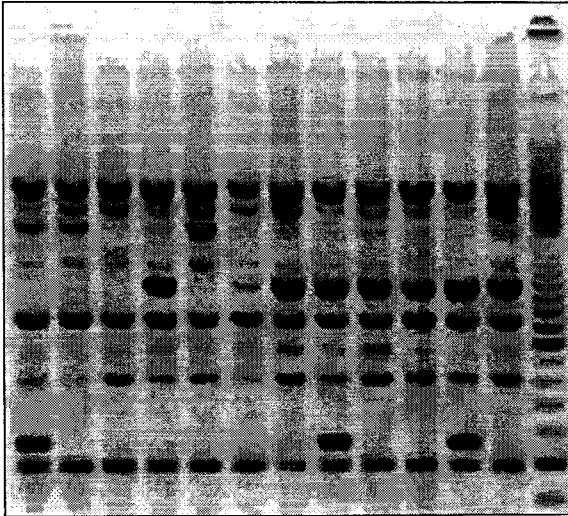


Figura 3. Gel de agarosa que muestra el resultado de las electroforesis de PCR realizadas con uno de los cebadores en 12 plantas de ojaranzo (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*). Cada columna corresponde a una planta y la final de la derecha a un marcador de peso molecular. Pueden observarse bandas polimórficas y monomórficas para este pequeño conjunto de plantas.

Implicaciones para la conservación

1. Protección de la vegetación adyacente a los bosques de galería de los canutos y mantenimiento de los recursos hídricos

Nuestros estudios de la estructura de poblaciones y de la biología reproductiva de ojaranzo y avellanillo revelan que las condiciones microclimáticas - sobre todo la disponibilidad de agua - influyen mucho en la reproducción, y por lo tanto en el potencial de regeneración de las especies estudiadas. Adicionalmente, la elevada corriente invernal de agua constituye un destacado factor de mortalidad para individuos juveniles de avellanillo y para otras especies (A. Hampe, datos inéditos). Las estrategias de conservación deberían intentar crear un entorno que suavice estos efectos extremos (sequía veraniega, exceso de agua en invierno) y reduzca la mortalidad resultante. La medida más importante sería, sin duda, la estricta conservación de un ancho cinturón intacto de la vegetación que rodea los bosques de galería en el fondo de los canutos. En zonas donde la roza selvícola ha llegado hasta la misma vegetación del canuto y existen fronteras muy marcadas con el

alcornocal/quejigal, se observa una regeneración reducida. En el caso del ojaranzo, especie "bandera" del Parque Natural Los Alcornocales y declarada "en peligro de extinción", el uso racional de los recursos hídricos del Parque es aún más necesario. Pequeñas sequías ya causan una mortalidad acusada de las escasas plántulas; si el caudal del canuto se reduce aún más, o si oscila de forma no natural debido a necesidades exclusivamente relacionadas con el uso humano del agua, incluso la regeneración de los individuos adultos se hace difícil. Adicionalmente, esta regeneración de la biomasa vegetativa es también muy dependiente del mantenimiento del dosel arbóreo en los canutos. A una escala temporal mas amplia pero también relacionada con la actividad humana, los efectos del cambio climático pueden ser también drásticos (véase Rodó & Comín 2001, para el clima mediterráneo). Las especies relictas deben estar entre las principales sufridoras de estos cambios (McCarty 2001).

2. Herbivoría

El marco del presente estudio no permitió investigar experimentalmente si la herbivoría por ungulados es realmente el factor que causa la falta de regeneración en avellanillo, laurel y acebo, pero después de nuestras observaciones nos parece de vital importancia que futuros proyectos profundicen en sus efectos en estas especies. Es conveniente que se evalúe este impacto que puede incidir especialmente en algunas de las especies objeto del presente estudio y que, dada su inclusión en el *Catálogo Andaluz de la Flora Amenazada*, deben ser protegidas.

3. Semillas para siembra

En el caso del avellanillo, la variación encontrada entre frutos de este estudio y un estudio anterior (Medán 1994) muestra ciertas diferencias en la calidad de frutos entre diferentes poblaciones. Teniendo en cuenta que la polinización entre individuos estrechamente relacionados parece causar una reducida producción de semillas (Medán 1994), el menor número

de semillas encontrado por este estudio indica posiblemente una reducida diversidad genética dentro de sus poblaciones más pequeñas y marginales que las estudiadas en nuestro proyecto (A. Hampe, este estudio). Por ello recomendamos que las posibles recolecciones de frutos para el cultivo de plantas debería ser siempre realizada en niveles encajados: en varias regiones del Parque Natural, en varias poblaciones grandes con regeneración visible y en varios árboles. Este procedimiento prevendrá posibles problemas de endogamia en el desarrollo en los individuos cultivados. Aunque siempre será biológicamente preferible usar semillas antes que estaquillas, las mismas consideraciones sobre recolección son aplicables para éstas.

Agradecimientos

Este trabajo no hubiera sido posible sin la colaboración continua de todo el personal del Parque Natural Los Alcornocales, en particular de su Director-Conservador, Felipe Oliveros y de su predecesor Javier Sánchez. Los protocolos para el análisis isoenzimático de *Rhododendron* fueron proporcionados por S.L. Krebs (Holden Arboretum, Ohio) y para *Frangula* fueron adaptados a partir de los proporcionados por H. Rumpf (Forstliche Versuchsanstalt, Escherode, Alemania) para *Rhamnus cathartica*. El análisis de RAPD en *Rhododendron* fue posible gracias a los numerosos consejos de J.A. Godoy, P. Jordano y J. Muñoz, quienes también facilitaron el uso del Laboratorio de Ecología Molecular (EBD, CSIC); J. Muñoz realizó la mayor parte del trabajo de laboratorio para los análisis genéticos en *Frangula* y de RAPD en *Rhododendron*. Parte de los estudios de campo de estructura poblacional de *Rhododendron* (crecimiento vegetativo) fue posible gracias a la ayuda de M. Clavero y R. Gavira. La caracterización ambiental de las poblaciones fue realizada con la ayuda de M. Castro y R. Berjano. En el estudio de la biología de la reproducción del ojaranzo recibimos la ayuda de F. Ojeda, M. Garrido y M.A. Muñoz. Con F. Ojeda y T. Marañón (IRNA, CSIC, Sevilla) compartimos numerosas discusiones en el campo y en el laboratorio sobre los temas tratados en esta memoria. Estos estudios han sido posible gracias a la ayuda financiera de GIASA, del proyecto FEDER-CICYT IFD97-0743-C03-03 en colaboración con TRAGSA y del proyecto de la DGES PB95-0551.

Bibliografía

- ALLORGE, V. y P. Allorge: La végétation et les groupements muscinaux des montagnes d'Algerias, *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 21, 3 (1945).
- ARROYO, J.: Plant diversity in the region of the Strait of Gibraltar: a multilevel approach, *Lagascalia*, 19 (1997), pp. 393-404.
- BASKIN, C.C. y J.M. Baskin: *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*, Londres, Academic Press, 1998.
- BLANCO, E. y cols.: *Los Bosques Ibéricos, una Interpretación Geobotánica*, Madrid, Planeta, 1997.
- BULLOCK, J.: (ed. W.J. Sutherland: *Ecological census techniques: Plants*, Cambridge, Cambridge University Press, 1996.
- CABEZUDO, B., J. Guerra, A.V. Pérez-Latorre, M.J. Cano y R.M. Ros: *Estudio de los briófitos y pteridófitos presentes en los ecosistemas de canutos del Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz-Málaga)*. Convenio GIASA-Universidad de Málaga, programa "Medidas compensatorias autovía A-381 Jerez-Los Barrios", Málaga, informe inédito, 2000.
- CASWELL, H.: *Matrix population models*, Sunderland, Sinauer, 1989.
- COMPS, B., D. Gömöry, J. Letouzey, B. Thiébout y R.J. Petit: Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech, *Genetics*, 157 (2001), pp. 389-397.
- DARWIN, C.R.: *On the Origin of Species*, Londres, John Murray, 1859.
- DELIBES DE CASTRO, M.: *Vida, la naturaleza en peligro*, Madrid, Temas de Hoy, 2001.
- DÍEZ GARRETAS, B. y A.E. Salvo Tierra: "Ensayo biogeográfico de los pteridófitos de las Sierras de Algeciras", *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 37 (1981), pp. 455-462.
- FONT QUER, P.: *Diccionario de Botánica*, 1ª edición, 7ª reimpresión, Barcelona, Labor, 1979.
- GARRIDO, M.L. y J.A. Mejías: Éxito reproductivo de las poblaciones relictas de *Rhododendron ponticum* en el sur de la Península Ibérica, *Almoraima*, 23 (2000), pp. 123-132.
- HAMPE, A. y F. Bairlein: Modified dispersal-related traits in disjunct populations of *Frangula alnus* (Rhamnaceae): a result of its Quaternary distribution shifts? *Ecography*, 23 (2000), pp. 603-613.
- HAMPE, A.: The role of fruit diet within a temperate breeding bird community in Southern Spain, *Bird Study*, 48 (2001), pp. 116-123.
- HERRERA, C.M.: Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants, *American Naturalist*, 140 (1992), pp. 421-446.

- HEWITT, G.: The genetic legacy of the Quaternary ice ages, *Nature*, 405 (2000), pp. 909-913.
- KEARNS, C.A. y D.W. Inouye: *Techniques for pollination biologists*, Niwot, University of Colorado Press, 1993.
- KREBS, S.L.: Normal segregation of allozyme markers in complex *Rhododendron* hybrids, *Journal of Heredity*, 87 (1996), pp. 131-135.
- McCARTY, J.P.: Ecological consequences of recent climate change, *Conservation Biology*, 15 (2001), pp. 320-331.
- MEDÁN, D.: Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in Southern Spain. *Plant Systematics and Evolution*, 193 (1994), pp. 173-186.
- MILNE, R.I. y R.J. Abbott: Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles, *Molecular Ecology*, 9 (2000), pp. 541-556.
- OJEDA, F., T. Marañón y J. Arroyo: Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account, *Biodiversity and Conservation*, 9 (2000), pp. 1323-1343.
- RIVAS GODAY, S.: Algunas novedades fitosociológicas de España meridional, *Collectanea Botanica*, VII (1968), pp. 997-1031.
- RODÓ, X. y F. Comín (eds. R. Zamora y F. Pugnaire: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional: Fluctuaciones del clima mediterráneo: conexiones globales y consecuencias regionales*, Granada, CSIC-AEET, 2001.
- SALVO TIERRA, A.E.: La conservación de la diversidad vegetal en el Campo de Gibraltar: análisis de su pteridoflora como modelo de estrategia de conservación, *Almoraima*, 11 (1994), pp. 195-214.
- SCHEMSKE, D.W., B.C. Husband, M.H. Ruckelhaus, C. Goodwillie, I.M. Parker y J.G. Bishop: Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75 (1994), pp. 584-606.
- VOGEL, J.C., F.J. Rumsey, J.J. Schneller, J.A. Barrett y M. Gibby: Where are the glacial refugia in Europe? Evidence from pteridophytes, *Biological Journal of the Linnean Society*, 66 (1999), pp. 23-37.