

EVALUACIÓN DE LA ESTRUCTURA GENÉTICA DE POBLACIONES MARGINALES DE *QUERCUS PYRENAICA* WILLD. Y SU EVOLUCIÓN. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN DE SUS RECURSOS GENÉTICOS

MARÍA VALBUENA CARABAÑA¹ Y LUIS GIL²

RESUMEN

Quercus pyrenaica Willd. es un roble mediterráneo-occidental, ampliamente distribuido en la Península Ibérica que presenta una extraordinaria capacidad de rebrote, especialmente de raíz. Tradicionalmente ha sido aprovechado para leñas en monte bajo y menos frecuentemente adhesado para el uso de sus pastos. Se asume que el aprovechamiento secular en monte bajo ha promovido la reproducción asexual de las masas y ha conllevado pérdidas de variabilidad genética. Este proyecto tiene como objetivo caracterizar la diversidad genética y la estructura clonal de poblaciones de *Q. pyrenaica* en función de la estructura forestal de sus masas (montes bajos frente a montes adhesados) y evaluar la evolución futura de su diversidad intraespecífica a través del estudio de dos generaciones (adultos y juveniles). La diversidad genética neutral es elevada en todas las poblaciones lo que ha permitido caracterizar sin ambigüedades las cepas presentes. La contribución del rebrote vegetativo es diferente en cada población, y mayor en los montes bajos que en los montes adhesados, en los que el porcentaje de genotipos representados por un único pie es superior al de cepas. No obstante, la mayor clonalidad de los montes bajos no supone pérdidas de diversidad, sino que, al contrario, la densidad de alelos y de linajes es inferior en las dehesas. Independientemente de la estructura forestal, todas las poblaciones tienen un origen asexual y constituyen montes bajos muy intervenidos históricamente. La regeneración de las masas de *Q. pyrenaica* en los P.P.N.N. de Cabañeros y Sierra Nevada no está comprometida por la diversidad genética intraespecífica, sino por el establecimiento de nuevos individuos procedentes de bellota. La gestión de los montes bajos debería enfocarse a la transformación de las estructuras forestales.

Palabras clave: estructura genética, clonalidad, linaje multilocus, monte bajo, cepa, brinjal

SUMMARY

Quercus pyrenaica Willd. is a west Mediterranean oak species, widely distributed in the Iberian Peninsula, having a profuse root sprouting capability. Coppice systems of the species to provide firewood and charcoal have been the most traditionally management applied; less commonly, stands of the species were transformed in open woodlands to provide cattle forage. Asexual reproduction caused by the secular coppice management is thought to bring about important loss of genetic diversity. This project aims to evaluate the genetic diversity and clonal structure status of several woods in relation to forest

¹ Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética, E.T.S.I. de Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n. 28040. Madrid. Teléfono 913 367 113 e-mail: maria.valbuena@upm.es

² Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética, E.T.S.I. de Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n. 28040. Madrid. Teléfono 913 365 039 e-mail: luis.gil@upm.es

structure (coppice *vs* open woodlands) determining their future evolution with the study of two generations (adults and juveniles). Genetic diversity is high in all the stands, allowing to characterize clonal clumps (stools). Contribution of vegetative resprouting is higher in coppice than in open woodlands, where the amount of genotypes represented by unique stems is higher than the stools. Nevertheless, higher clonality levels in coppice stands do not involve loss of genetic diversity; on the contrary allele and lineage density in open woodlands are lower than in coppice. Regardless of forest structure, all the study stands have asexual origin representing coppice forests intensively managed along History. Stand regeneration of *Q. pyrenaica* at the National Parks of Cabañeros and Sierra Nevada is not threatened by intraspecific genetic diversity but by the menaces to seedling establishment. Management of coppice systems of the species should focus on forest structure conversion.

Key words: genetic structure, clonality, multilocus lineage, coppice forest, stool, sapling.

INTRODUCCIÓN

El rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.) es una especie mediterráneo-occidental y atlántica, de área natural reducida, pero ampliamente distribuida en la Península Ibérica, en las áreas silíceas montañosas en las que conforma bosques subesclerófilos, fundamentalmente en el noroeste peninsular (BLANCO *et al.* 1998). Su extraordinaria capacidad de rebrote, no sólo de cepa, sino especialmente de raíz (RUIZ DE LA TORRE 2006) le confiere a este roble rasgos ecológicos relevantes. Esta característica, que supone una adaptación frente a los incendios, se traduce en una ventaja selectiva frente a otras especies arbóreas en zonas con pendiente. Así, la profusión del rebrote le permite mantener eficazmente el suelo en las orlas montañosas en la que es común encontrarla. La intensa transformación histórica que han sufrido los bosques españoles (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2010) ha abundado sobre las especies del género *Quercus* (SEVILLA 2008), y entre ellas, la que nos ocupa ha sido objeto de intensos y continuados aprovechamientos que le han valido, además del más común de sus nombres vernáculos, y precisamente debido a la característica a la que éste hace alusión, una presencia destacada en los paisajes forestales ibéricos secularmente azotados por talas e incendios. Las especies forestales más exigentes fueron desplazadas de las áreas más fértiles aprovechadas por la agricultura. A excepción de la encina, tan favorecida por el ser humano (SEVILLA 2008), podría decirse que *Q. pyrenaica* es de entre los robles ibéricos la especie que mejor ha conservado sus primitivas áreas de distribución postglaciares,

aunque a costa de una alteración profunda de sus estructuras forestales naturales. Su mayor frugalidad, unida a su capacidad de rebrote que dificulta su erradicación la han mantenido en los suelos no aptos para el cultivo de las áreas montañosas y de fuertes pendiente donde tiene ventajas adaptativas frente a otros *Quercus*. Hoy en día son muy escasas las formaciones poco intervenidas de la especie que merezcan llamarse bosques por no tener extensión de consideración; en cambio son extensas las manchas de porte arbustivo que tuvieron aprovechamiento de leñas y carbones combinado con el de pastizal leñoso y cuya transformación por elevación de la talla de las matas es bastante lenta (RUIZ DE LA TORRE 2006). Paradójicamente, una vez que la presión humana sobre nuestros montes ha disminuido en las últimas décadas, los rebollares se encuentran en un estado de avanzada degradación (SERRADA *et al.* 1994, CAÑELLAS *et al.* 2004; BRAVO *et al.* 2008).

Tradicionalmente, los bosques de *Q. pyrenaica* han sido utilizados fundamentalmente como productores de leñas (XIMÉNEZ DE EMBÚN 1977; CEBALLOS & RUIZ DE LA TORRE 1979). En ocasiones, sus estructuras naturales fueron aclaradas, transformándose en montes adeshados de escasa densidad para el aprovechamiento pascícola. La baja apetencia de la bellota por el ganado ha contribuido a la sustitución de algunas masas del oeste peninsular por encinares, alcornoques, o quejigares adeshados, donde es más atractiva la montanera (RUIZ DE LA TORRE 2006). Más frecuentemente, las masas de rebollo han sido corta-

das a hecho de forma continuada para proporcionar leñas, carbón, y otros productos como taninos. De la superficie total que actualmente ocupa la especie en España (650.000 ha) el 54% presenta una estructura de monte bajo (III IFN, www.marm.es). No obstante, este dato subestima la incidencia de este tipo de aprovechamiento ya que la mayoría de los catalogados como montes altos son en realidad antiguos montes bajos en los que se ha abandonado la gestión tradicional (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2009). Así, durante siglos, las cortas a matarrasa y las quemas han propiciado la regeneración de estas masas, estimulado el crecimiento de pastos y de renuevos muy apreciados por el ganado. Su intenso rebrote le ha permitido sobrevivir a una larga historia de aprovechamientos en tallar o monte bajo, con turnos de corta variables, entre 12 y 20 años, aunque no han sido infrecuentes turnos mucho más cortos, entre 5 y 12 años (referencias en BRAVO *et al.* 2008). Hoy en día, tras la pérdida de valor de los rebollares, las masas de *Q. pyrenaica* presentan un estado de avanzada degradación debido al agotamiento de las cepas y a la excesiva competencia intraespecífica (CAÑELLAS *et al.* 2004); además presentan problemas de falta de regeneración sexual, estancamiento del crecimiento de los pies y un incremento en el riesgo de incendios debido a las elevadas densidades del rebrote (SERRADA *et al.* 1994; CAÑELLAS *et al.* 2004; BRAVO *et al.* 2008), lo que ha motivado el acometimiento de actuaciones selvícolas que si bien son muy necesarias, sus resultados no han sido hasta la fecha plenamente satisfactorios.

De esta forma, se asume que el mantenimiento del método de beneficio en monte bajo durante siglos, ha conllevado pérdidas importantes de variabilidad genética provocadas por la eliminación de genotipos y la extensión de un número reducido de ellos que ejercerían competencia sobre otras cepas agotadas, tal y como ha sido descrito para otras especies rebrotadoras (STEINGER *et al.* 1996; PETERSON & JONES 1997). Por tanto, de manera general se cree que la reproducción vegetativa continuada de los rebollares conlleva una estructura clonal muy fuerte en la que cada cepa o clon consiste en numerosos pies muy distantes entre sí. Sin embargo, han sido escasos los trabajos que

hasta ahora han caracterizado la estructura clonal de *Q. pyrenaica* por lo que en la práctica se desconocen las dimensiones que alcanzan las agrupaciones clonales en esta especie bajo las diversas estructuras forestales que presenta y bajo los distintos aprovechamientos históricos a los que ha sido sometida. El estudio de la estructura genética de la especie en dos Dehesas Boyales con aprovechamiento pascícola y de leñas en la Sierra Norte de Madrid, en las que los árboles centenarios que conforman la cohorte adulta alcanzan grandes portes (*dbh* medios en torno a 90 cm y alturas de 16-18 m), muestra que la gran mayoría de los pies proceden de semilla y que los niveles de diversidad genética son muy elevados (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2007). Sin embargo, en contra de lo esperado, el primer análisis genético de un monte bajo de rebollo cortado y carboneado al menos desde el siglo XVIII mostró altos valores de diversidad genética, una densidad muy elevada de genotipos por hectárea y tamaños de cepa sorprendentemente pequeños (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2008). En este sentido, cabe resaltar que la aplicación en montes bajos de tratamientos selvícolas de conversión a monte alto está siendo efectuada bajo supuestos no contrastados (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2009), por lo que el conocimiento de la extensión y dimensiones de las cepas de *Q. pyrenaica* en mayor número de casos facilitaría el éxito del acometimiento de actuaciones apropiadas en sus rebollares.

Motivados por la escasez general de bellotas en los talleres, numerosos autores ocupados en la gestión y el conocimiento de los rebollares en España, aducen importantes riesgos genéticos para estas masas (p. ej.: CAÑELLAS *et al.* 2004; BRAVO *et al.* 2008) en las que el rebrote continuado y el agotamiento de las cepas abundaría en la marcada vecería de la especie (SERRADA *et al.* 1994). Cabe esperar, que la intensa reproducción vegetativa restrinja el acervo genético de los rebollares al impedir, por un lado, la polinización efectiva entre pies de la misma cepa genéticamente idénticos, disminuyendo así la formación de frutos, y por otro, dificultando el asentamiento de nuevas plántulas incapaces de competir con los sistemas radicales bien desarrollados de las cepas existentes. De manera teórica,

se asume que la transformación de las estructuras naturales de *Q. pyrenaica*, al propiciar su propagación vegetativa, podría tener importantes repercusiones genéticas para la especie, entre ellas, unos reducidos niveles de diversidad genética intraespecífica y unas fuertes estructuras genéticas intrapoblaciones, que pondrían en peligro la evolución y la conservación de sus masas actuales. En este sentido, el conocimiento de la situación genética actual de las cohortes adulta y juvenil en diversas poblaciones con aprovechamientos históricos distintos (montes bajos con tratamiento de leñas y carboneo y montes adeshados con aprovechamiento para pastos) posibilitará la correcta predicción de su evolución futura.

La peculiaridad en la forma principal de rebrote de esta especie, único entre los robles europeos, a través de brotes de raíz alejados de los tocones y el mantenimiento continuado de las cortas desde antiguo convierte la clasificación de sus montes en una tarea ciertamente compleja. En la selvicultura general y atendiendo al modo de reproducción de las masas se define como monte alto a aquél que tiene un origen de semilla, y monte bajo al originado a través de rebrotes vegetativos de cepa o raíz, siendo el monte medio el que participa de los dos tipos de reproducción. Por otro lado, las tipificaciones dasométricas específicas para los rebollares de *Q. pyrenaica* caracterizan los montes en altos y medios o bajos atendiendo a la cobertura de brotes (escasa en el primer caso, mayor en los dos últimos) e independientemente del origen sexual o asexual de los pies de mayores diámetros, que se consideran latizal-fustal sobre cepa equiparándose a tales efectos con montes altos (SERRADA *et al.* 1994). En este sentido, y basándonos en el conocimiento previo que existe sobre la estructura genética de *Q. pyrenaica*, cabe preguntarse si las tipificaciones dasométricas aplicadas a la especie, las cuales responden a las formas fundamentales de la masa, se corresponden con su realidad reproductiva, y si tales clasificaciones resultan de utilidad para entender cuestiones fundamentales como su origen, su estructura o su funcionamiento.

La gestión de los espacios protegidos y en concreto de la Red de Parques Nacionales está orientada, entre otros objetivos, a la conservación *in situ* de

los recursos genéticos forestales, de la cual depende la conservación de las especies. Dicha conservación se basa en el diagnóstico de la diversidad genética intraespecífica y la dinámica reproductiva actuales, y tiene como finalidad asegurar la existencia de estructuras reproductivas que garanticen no sólo la viabilidad de las masas forestales sino el mantenimiento –e incremento en su caso– de su diversidad genética y estructural a lo largo del tiempo y el espacio. Para ello, es preciso un adecuado conocimiento de los recursos genéticos existentes y una correcta previsión de su evolución futura. A tal fin, la aplicación de técnicas moleculares constituye un método que permite caracterizar la diversidad genética e identificar correctamente los clones de una población (PARKS & PERTH, 1993). Entre los múltiples marcadores moleculares disponibles, los microsatélites nucleares (nSSR) constituyen una herramienta muy adecuada (SUVANTO & LATVA-KARJANMAA 2005; ARNAUD-HAOND *et al.* 2007) gracias a su carácter neutral (no sometido a los efectos de la selección natural) y al elevado polimorfismo que presentan (gran número de variables dentro de una población), lo que en el caso de *Q. pyrenaica* ha permitido detectar los diversos pies genéticamente idénticos de una misma cepa (es decir, los diferentes *ramets* de un *genet* o clon) con suficiente confianza estadística (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2008). Además de los parámetros genéticos generales que se utilizan para caracterizar la diversidad genética intraespecífica, en aquellas especies capaces de crear agregaciones clonales la diversidad genética consta de diversos componentes. Por un lado, la riqueza clonal representa la magnitud del rebrote vegetativo, o el número absoluto de genotipos (*genets*) en relación con el número de individuos (*ramets*) en una población. Por otro lado, la heterogeneidad y la uniformidad clonal describen la abundancia relativa de los diversos clones y la distribución de los *ramets* en cada uno de los *genets* (ARNAUD-HAOND *et al.* 2007).

El presente Proyecto de Investigación ha tenido por objeto determinar la diversidad genética y la estructura clonal, de diversas poblaciones de *Q. pyrenaica* bajo distintas estructuras forestales, así como la evolución futura de su diversidad genética a través del estudio de dos generaciones (adul-

tos y juveniles). Constituyen objetivos específicos: I) el análisis de la diversidad genética y la caracterización de las dimensiones de las cepas de rebollo en diversas poblaciones de los P.P.N.N. en función de la estructura forestal que presentan sus masas (montes bajos y montes adeshados); II) el estudio de la relación entre estructura forestal y estructura genética o clonal; III) el estudio de la relación entre clonalidad –en función de las dimensiones de las cepas– y diversidad genética –en función del número de variables alélicas y de genotipos existentes en una población–; IV) la cuantificación de la contribución de la reproducción sexual y asexual en el establecimiento de la cohorte juvenil que permita establecer las pautas de la evolución futura de la diversidad genética en dichas poblaciones.

Los resultados de este estudio tratarán de establecer ciertas bases para el manejo adecuado y el establecimiento de un programa de gestión de los recursos genéticos de *Q. pyrenaica*, cuya aplicación podría extenderse a otros enclaves de la especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

Poblaciones de estudio

Las poblaciones de estudio se situaron en los P.P.N.N. de Cabañeros y Sierra Nevada (Figura 1)

en los que, como ocurre en el resto de nuestra geografía, las masas forestales han sido intensamente aprovechadas (ANEXO 1), y la gestión tradicional de *Q. pyrenaica* abandonada. La mayoría de estas formaciones presentan una estructura de monte bajo más o menos cerradas e irregulares. Por lo general, los pies de las clases diamétricas mayores aparecen en bajas densidades acompañados de un estrato inferior más numeroso de brotes. Para este trabajo, las masas con este tipo de estructura forestal han sido consideradas y denominadas montes bajos. Dentro de los mismos P.P.N.N., y en casos menos numerosos, se pueden encontrar montes con estructuras forestales más desarrolladas formadas por pies de grandes diámetros (60-70 cm), que por lo general crecen a bajas densidades, y en los cuales, la presencia de pies juveniles de pequeño diámetro resulta muy escasa. A las parcelas muestreadas con este tipo de estructura forestal las hemos denominado montes adeshados. Por otro lado, se ha realizado la tipificación dasométrica de cada monte de estudio siguiendo una clave general para la especie (SERRADA *et al.* 1994). Para los sucesivos análisis se considerarán adultos los pies con diámetro normal (*dbh*) ≥ 5 cm y juveniles los pies < 5 cm *dbh*, producto de la reproducción más reciente.

A fin de definir correctamente la extensión de las cepas, en todos los casos, el muestreo de la co-

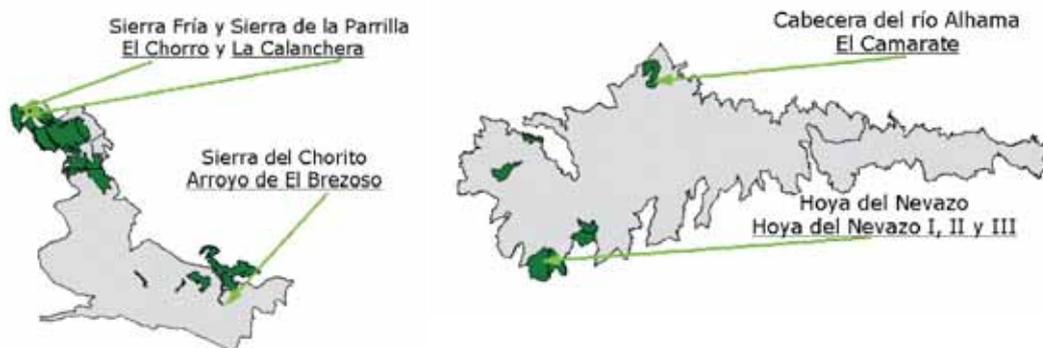


Figura 1. Mapas de los P.P.N.N. de Cabañeros (izquierda) y Sierra Nevada (derecha) adaptados del Mapa Forestal de España 1:200.000 en su versión digital en la que se muestra la distribución de *Quercus pyrenaica* (en verde) y la localización de las parcelas de estudio.

Figure 1. Distribution area of *Quercus pyrenaica* (green areas) at the National Parks of Cabañeros (left) and Sierra Nevada (right), adapted from the digital version of the Spanish Forest Map (1:200,000) where the study plots are shown.

horte adulta se ha realizado de manera intensiva, analizándose todos los pies presentes de las clases diamétricas mayores. En la cohorte juvenil, el muestreo se ha realizado de forma sistemática en función de la densidad de dicha cohorte. Debido a las limitaciones derivadas de los tamaños muestrales y las distintas densidades de los montes estudiados, las superficies de las parcelas no son equivalentes. En la Tabla 1 se muestra la clasificación de los montes de estudio y las características de las parcelas de muestreo. Asimismo, en el apartado de resultados, se muestra una fotografía y se ofrece una descripción de cada monte de estudio en la que se resume la utilización histórica de la masa (Figura 2.A) y se detalla la estructura que presenta en función de la distribución en clases diamétricas de los pies que la componen (Figura 2.C).

Mediante una estación total (Topcon GPT-3005N) y un sistema GPS inframétrico (Trimble, Geo XT 2005) en primavera y verano de 2008 se posicionaron entre 83 y 252 pies en cada una de las 7 poblaciones seleccionadas (3 en el P.N. de Cabañeros y 4 en el P.N. de Sierra Nevada, Figura 1). Cada pie fue marcado mediante una etiqueta identificativa y se tomó de cada uno de ellos la medida de su diámetro normal (*dbh*) y una muestra de hoja para los análisis genéticos. Además, se estimó la altura del dosel de la cohorte adulta, que viene determinada por la altura de los pies de la clase diametral mayor, y la altura individualizada de los pies pertenecientes a la cohorte juvenil. En total se muestrearon 1.258 pies (Tabla 1).

P.N.	Población	Estructura Forestal (Clasificación dasométrica*)	Superficie (m ²)	Densidad (pies _{≥5cm} /ha)	Altura del dosel (m)	CD _{mayor}	<5	5-15	15-25	25-35	≥35	N TOTAL
Cabañeros	El Brezoso	monte adhesionado (m.a. irregular)	7.731	127	10	60-65	79 (~50%)	—	10	36	52	177
	La Calanchera	monte bajo (m.b. con resalvos antiguo)	3.147	480	5	25-35	31 (~10%)	129	21	1	—	182
	El Chorro	monte bajo (m.b. con resalvos antiguo)	1.155	1.853	4	15-25	38 (100%)	193	22	—	—	253
Sierra Nevada	Hoya del Nevazo I	monte bajo (resalvado) (m.b. con resalvos antiguo)	3.410	587	6	35-45	14 (100%)	179	15	5	1	214
	Hoya del Nevazo II	monte bajo (m.b. con resalvos antiguo)	474	2.231	5	35-45	86 (~60%)	52	—	—	1	139
	Hoya del Nevazo III	monte adhesionado (m.b. con resalvos antiguo)	5.375	314	12	65-75	33 (~40%)	91	17	22	39	202
	El Camarate	monte adhesionado (m.a. irregular)	5.191	160	9	55-65	8 (100%)	3	21	30	29	91

Tabla 1. Clasificación de los montes de estudio. Estructura forestal (entre paréntesis clasificación dasométrica según SERRADA *et al.* (1994; m.a. monte alto, m.b. monte bajo) y características de las parcelas de muestreo: Superficie (m²); densidad de pies de la cohorte adulta (≥ 5 cm *dbh*); alturas (m) y diámetros (cm) de la clase dominante; número de pies genotipados en las diversas clases diamétricas (cm). Los pies de la cohorte adulta (≥ 5 cm *dbh*) fueron muestreados de manera intensiva (el 100%). En varias poblaciones, el muestreo de los pies juveniles (< 5 cm *dbh*) se realizó de forma sistemática en función de su densidad (entre paréntesis se muestra el porcentaje de muestreo para dicha clase).

Table 1. Stand classification. Forest structure (dasometric classification following SERRADA *et al.* (1994) in parenthesis) and stand characteristics: Sampling area (m²); adult stem density; canopy height and diameter of the dominant class (cm); Intensive sampling of adult stems (≥ 5 cm *dbh*) were performed, whereas juveniles (< 5 cm *dbh*) were systematically sampled depending on stem density (percentages of sampling for each population are shown in parenthesis).

Análisis genéticos

El material foliar fue guardado individualmente en tubos con gel de sílice desecante a fin de evitar el deterioro de las muestras y la degradación del ADN en campo. Posteriormente, en el laboratorio, se efectuó la extracción del material genético a partir de ~5 mg de hoja seca, mediante un kit comercial (Invitex Spin Plant Mini Kit). Una vez extraído el ADN de las muestras se procedió a la amplificación mediante técnicas de PCR (termocicladores Applied Biosystems GeneAmp 9700) de 7 marcadores moleculares (nSSRs) (MSQ4, MSQ13, QpZAG9, QpZAG36, QpZAG110, QrZAG11, QrZAG39, QrZAG5 y QrZAG7), excepto para la población Hoya del Nevazo II cuyas muestras fueron analizadas mediante 9 nSSRs (además de los anteriores: QrZAG5 y QrZAG7) siguiendo el protocolo descrito en VALBUENA-CARABAÑA *et al.* (2007). La electroforesis de los productos de PCR se realizó mediante un secuenciador automático de ADN, Li-Cor 4300 (Li-Cor Biosciences). Los tamaños de los fragmentos obtenidos fueron determinados mediante el *software* SAGA GT (Li-Cor, Biosciences) y por comparación con patrones de tamaños conocidos (Sequamarck TM, Invitrogen). Los resultados de la población Hoya del Nevazo II no serán detallados en el presente estudio dado que las altas tasas de mutación somaclonal encontradas requieren análisis posteriores.

Análisis de datos

Caracterización clonal

El gran número de variables alélicas detectado proporcionó una elevada confianza estadística para la caracterización individual de los pies y la detección de las cepas. Mediante el *software* GenClone (ARNAUD-HAOND & BELKHIR 2007) se calculó para cada población la probabilidad P_{gen} de que dos pies presentasen el mismo genotipo por azar (PARKS & WERTH 1993) corregida por el índice de endogamia (YOUNG *et al.* 2002; ARNAUD-HAOND *et al.* 2007). Esta probabilidad es función de las frecuencias de los alelos en la población (i.e., de la diversidad genética) y del número de marcadores utilizados. Además, para cada grupo de pies con el mismo genotipo se cal-

culó la probabilidad P_{sex} de pertenecer a un mismo clon (cepa), la cual es función del poder discriminatorio de los marcadores (P_{gen}), del número de pies con igual genotipo y del número de muestras analizadas en cada población (PARKS & WERTH 1993).

En ciertos casos, algunos pies contiguos presentaron genotipos casi idénticos, difiriendo tan sólo en uno de los 14 alelos obtenidos (2n; 7 nSSRs). A fin de descartar posibles errores de genotipado (bien en la amplificación por PCR bien en la determinación de los tamaños de las variables), se repitieron las amplificaciones y las electroforesis para aquellas muestras que diferían en un alelo. En muchos casos, las diferencias encontradas fueron confirmadas, por lo que se deben a la existencia de mutaciones somáticas ocurridas durante la división celular en el proceso de rebrote vegetativo experimentado por las cepas. En estos casos, se consideró que dichos pies, aún presentando genotipos multilocus (MLG) ligeramente diferentes, fueron originados de un mismo linaje o cepa.

Las dimensiones de las distintas cepas encontradas (considerando los linajes multilocus (MLL) que aparecen en más de un individuo) se han establecido, por un lado, en función del número de pies que las conforman, y por otro, según la superficie que ocupan en el nivel del suelo mediante diversas herramientas de ArcGis (ESRI ArcMap 9.3).

La caracterización de las cepas ha permitido evaluar los parámetros de diversidad y estructura genética poblacional de los linajes presentes en las poblaciones. Se han descartado de ciertos análisis los genotipos repetidos por los diversos *ramet* de un mismo *genet*, evitando el sesgo derivado de la inclusión de todos los individuos muestreados (CHUNG & EPPERSON 1999).

Diversidad genética

Mediante el *software* SpaGeDi 1.2 (HARDY & VEKEMANS 2002) se han calculado diversos estadísticos relacionados con la diversidad genética de la cohorte adulta (A, número de variables alélicas; He, heterozigosidad; F_{IS} , niveles de endogamia) para cada población, teniendo en cuenta todos los linajes (MLL) detectados, para lo que se

seleccionó el genotipo representado por un mayor número de pies, o en caso de igualdad, por el pie de mayor diámetro.

Considerando los linajes presentes, y a fin de comparar los valores de diversidad genética en cada tipo de estructura forestal estudiada en cada P.N. (montes bajos frente a montes adeshados) se ha calculado la densidad de alelos y de linajes por hectárea y el número de ellos presentes en subparcelas concéntricas de radio creciente en intervalos de 5 m.

Riqueza genotípica: contribución clonal en cada monte de estudio

La riqueza genotípica (R) (DORKEN & ECKERT 2001) refleja el número de genotipos distintos (en términos de linajes multilocus, MLL) en función del número de pies presentes en una población (N) [$R = \text{MLL} - 1 / N - 1$]. El opuesto de este valor (1-R) expresa la contribución del rebrote vegetativo en una muestra determinada. Por tanto, la contribución clonal será mayor cuanto mayor sea el número de *ramets* (pies) que componen los *genets* (cepas), y de forma general, se asume que a mayor clonalidad la diversidad genética es menor. Sin embargo, para una muestra N se puede obtener el mismo valor de R (o de 1-R) con diversas combinaciones de cepas de distinto tamaño, por ejemplo, con un número pequeño de cepas conformadas por numerosos pies junto con muchos genotipos representados por un único individuo, o con un número elevado de cepas compuestas por pocos pies. La heterogeneidad clonal es un aspecto fundamental que determina la ecología y la evolución de las poblaciones (ARNAUD-HAOND *et al.* 2007), de manera que la diversidad genotípica y la heterogeneidad de los clones constituyen dos aspectos que condicionan la diversidad genética global. En este estudio se ha establecido la proporción de genotipos únicos (GU) (o cepas representadas por un único pie) frente a las cepas formadas por más de un pie con el fin de reflejar adecuadamente la contribución de la reproducción clonal en las distintas masas de *Q. pyrenaica* y valorar el estado de vigor o degradación de los individuos (*genets*) en cada población.

Para ilustrar la magnitud de la estructura clonal en función de las clases diamétricas de los pies de una población, y especialmente la contribución del rebrote vegetativo en la formación de la cohorte juvenil (< 5 cm *dbh*) se ha establecido una comparación de las distribuciones diamétricas de todos los pies y de los linajes genéticos que representan dichos pies. Para establecer la clase diamétrica en la que se sitúa cada cepa se ha utilizado el diámetro medio cuadrático (Dg) de los pies que la componen.

Contribución de la reproducción asexual y sexual en la conformación de la clase juvenil

La contribución del rebrote vegetativo en el establecimiento de la cohorte juvenil se ha establecido mediante la caracterización clonal de todos los individuos en cada monte, contabilizando de entre los juveniles aquellos que comparten linaje con otros pies con los que conforman cepas. Posteriormente, se procedió a analizar el origen de aquellos individuos juveniles no integrados en otras cepas preexistentes (brinzales). En cada población, para los individuos de la cohorte juvenil (< 5 cm *dbh*) que presentaron genotipos únicos - por lo que se deduce de ellos un origen sexual- se realizó un análisis de parentesco mediante el *software* FaMoz (GERBER *et al.* 2003) con el fin de identificar a sus progenitores y poder estimar las distancias de dispersión de las bellotas que los originaron y el flujo genético procedente del exterior de los rodales de estudio.

Estructura genética poblacional y grado de fragmentación

La estructuración de la variabilidad genética entre distintas poblaciones es función del grado de aislamiento genético, es decir, del flujo de migraciones que exista entre ellas, que por lo general viene determinado por la distancia que separa las poblaciones y la capacidad de dispersión del organismo de estudio. Para cada P.N. se ha evaluado el grado de fragmentación genética mediante los índices de fijación F_{ST} calculados para todos los loci mediante un procedimiento de remuestreo con el *software* SpaGeDi 1.2 (HARDY &

VEKEMANS 2002). Las desviaciones estándar (SD) se calcularon mediante 10.000 permutaciones de los estados alélicos.

Así mismo, para determinar la diferenciación genética de todos los individuos sin tener en cuenta la población en la que han sido muestreados se ha utilizado el *software* STRUCTURE 2.3 (PRITCHARD *et al.* 2000; FALUSH *et al.* 2003) que mediante inferencia bayesiana estima el número más probable de grupos genéticos homogéneos (en equilibrio Hardy-Weinberg) que constituye una muestra. Para ello se han incluido los genotipos de otras dos poblaciones situadas en el centro del área de distribución de *Q. pyrenaica* (Sistema Central) analizadas en estudios previos. Una vez estimado el número de grupos genéticos, se determina para cada individuo la proporción de su genoma que proviene de cada uno de los grupos genéticamente homogéneos previamente detectados, es decir, la probabilidad de pertenecer a cada uno de esos grupos.

El Brezoso 2A



El Brezoso

Término Municipal de Alcoba. Parcela situada a 18,8 km de distancia del pueblo. Pendiente 0%. Altitud 760 m. Comarca de los Montes de Toledo históricamente quemada, rozada y pastoreada.

En la Clasificación General de los Montes de 1859 aparece «Brezoso y Raña de la Mejorada» como monte enajenable compuesto de 2573,26 ha cuya especie dominante es la jara y las especies subordinadas el brezo, el quejigo, el acebuche y el la diérnago.

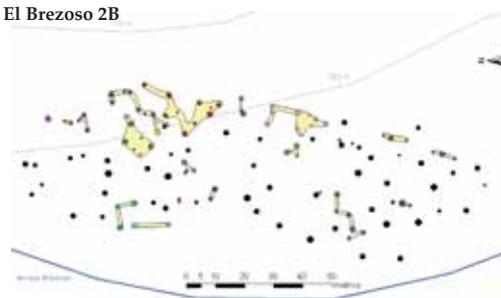
Monte adhesado en el que falta la clase diametral 5-15 cm. La mayoría de los pies adultos presenta signos de podas y escasas alturas. El suelo es pedregoso y profundo. En 2004 se construyó un vallado que ha permitido el asentamiento de nuevas plántulas y el rebrote de algunas de las cepas presentes.

RESULTADOS

Caracterización clonal

El elevado número de variables alélicas encontrado determina que la probabilidad de hallar por azar el mismo genotipo en dos pies de una misma población (P_{gen}^{gen}) sea muy reducida (en el peor de los casos $7 \cdot 10^{-5}$), por lo que la asignación de los diversos pies a una determinada cepa se ha establecido con una elevada confianza esta-

El Brezoso 2B



El Brezoso 2C

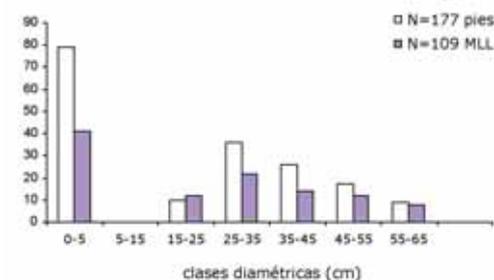


Figura 2. Características de las parcelas de estudio. 2.A. Fotografía de cada parcela acompañada de una breve descripción. 2.B. Mapa topográfico con la posición de los pies (tamaño en función del *dbh* y las curvas de nivel); con el mismo color se muestran los pies con el mismo genotipo (MLL) y en color negro los genotipos únicos representados por solo un pie (GU). Además se muestra la superficie de distribución de las cepas en términos de genotipos (MLG, amarillo) y de linajes (MLL, morado) compartidos por más de un pie. 2.C. Distribución diamétrica de los distintos pies (blanco) y de los distintos linajes MLL (morado).

Figure 2. Stand characteristics. 2.A. Picture and a brief description of each stand. 2.B. Topographic map showing stem position (circle sizes related to stem *dbh* and contours lines); stems with the same multilocus genotype (MLG) are represented with the same colour, and genotypes represented by a unique stem (GU) are shown in black. MLG and MLL surfaces are shown in yellow and purple, respectively. 2.C. Diameter distribution of all the stems (white) and lineages (purple).

La Calanchera 2A



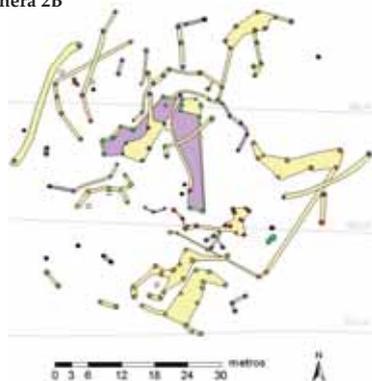
La Calanchera

Término Municipal de Los Navalucillos de Toledo. Parcela situada a 17,7 km de distancia del pueblo. Pendiente 35%. Altitud 900 m.

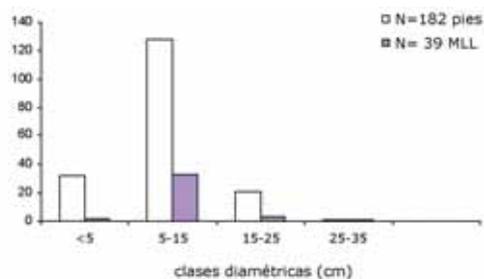
Comarca de los Montes de Toledo históricamente quemada, pastoreada y carboneada.

Monte bajo situado en terreno pedregoso con matriz de suelo en una zona de escasa pendiente y una elevada densidad de brotes de pequeño diámetro. El muestreo de los pies > 5 cm *dbh* se ha realizado de forma intensiva, mientras que tan sólo el 10% de los pies < 5 cm *dbh* han sido incluidos en los análisis.

La Calanchera 2B



La Calanchera 2C



El Chorro 2A



El Chorro

Término Municipal de Los Navalucillos de Toledo. Parcela situada a 19,5 km de distancia del pueblo. Pendiente 65%. Altitud 925 m.

Comarca de los Montes de Toledo históricamente quemada, pastoreada y carboneada.

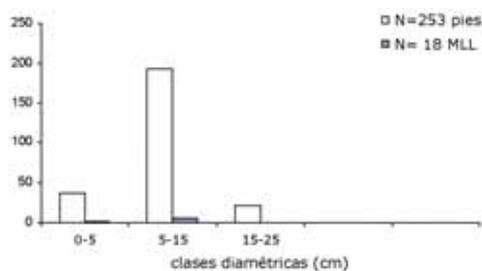
En la zona aparecen numerosos pies con una forma característica en Z que evidencia el derribo parcial efectuado por los pastores para dejar el ramón al alcance del ganado.

Monte bajo situado en una zona de canchal sin matriz de suelo y con pendiente pronunciada en torno a un pequeño calvero. El muestreo de todos los pies se ha realizado de forma intensiva.

El Chorro 2B



El Chorro 2C



La Hoya del Nevazo I 2A



La Hoya del Nevazo I

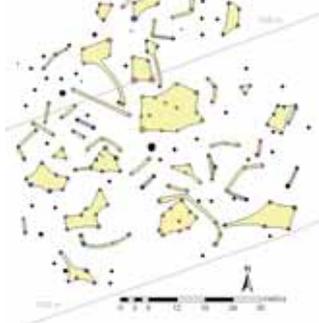
Término Municipal de Cáñar. Parcela situada a 8,2 km de distancia del pueblo. Pendiente 14%. Altitud 1.785 m.

Comarca de las Alpujarras.

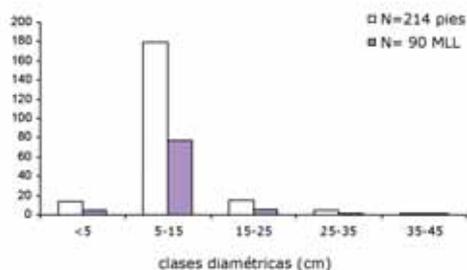
En la Clasificación General de los Montes de 1859 aparece el «Robledal de la acequia gorda» como exceptuado de enajenación compuesto de 1.532,25 ha cuya especie dominante es el roble y la especie subordinada la encina.

Monte bajo situado en terreno de escasa pendiente en el que en el año 2007 se efectuó una clara de resalveo de los pies dominados. Tras las cortas, se produjo un profuso rebrote que tapiza por completo el suelo. Las exiguas copas de los resalvos evidencian el estado de degradación avanzada de las cepas.

La Hoya del Nevazo I 2B



La Hoya del Nevazo I 2C



La Hoya del Nevazo III 2A



La Hoya del Nevazo III

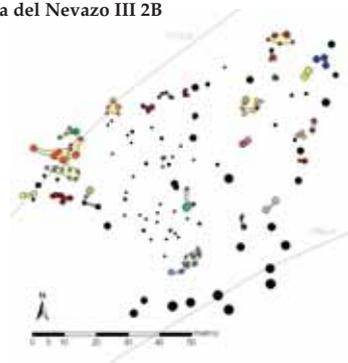
Término Municipal de Cáñar. Parcela situada a 8,8 km de distancia del pueblo. Pendiente 16%. Altitud 1865 m.

Comarca de las Alpujarras.

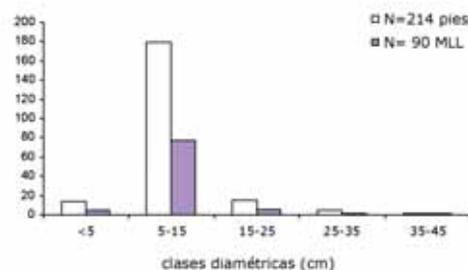
En la Clasificación General de los Montes de 1859 aparece el «Robledal de la acequia gorda» como exceptuado de enajenación compuesto de 1.532,25 ha cuya especie dominante es el roble y la especies subordinada la encina.

Monte adhesionado situado en terreno con escasa pendiente en el que existe regeneración de pies de diversos diámetros. Los pies de mayores diámetros presentan signos de podas y existen numerosos tocones de diversos diámetros que evidencian un aprovechamiento no uniforme de las leñas.

La Hoya del Nevazo III 2B



La Hoya del Nevazo III 2C



El Camarate 2A

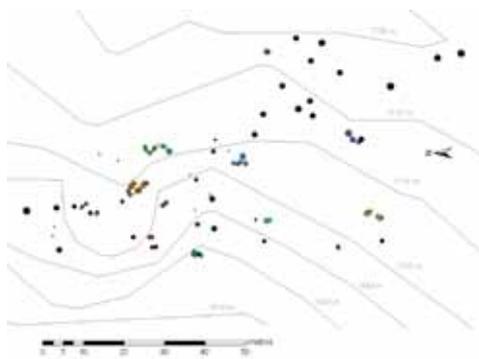


El Camarate

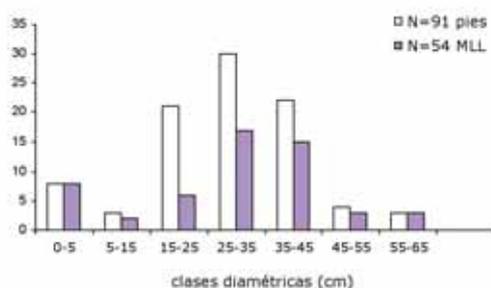
Término Municipal de Lugros. Parcela situada a 9,1 km de distancia del pueblo. Pendiente 90%. Altitud 1.700 m. Comarca de Guadix.

Monte adhesionado situado en un terreno de fuerte pendiente (90%) en el que apenas existe regeneración. Existen tocones de diversos diámetros que evidencian un aprovechamiento no uniforme de las leñas. La Dehesa del Camarate ha tenido históricamente vocación ganadera. La escasa altura del dosel evidencia el estado de degradación de la masa.

El Camarate 2B



El Camarate 2C



dística. Por consiguiente, las probabilidades de que los pies con el mismo genotipo hayan sido originados por eventos reproductivos sexuales independientes (P_{sex}) es también muy reducida, tanto más cuánto mayor es el número de pies que comparten dicho genotipo. (p.ej., en la población de El Chorro, donde se ha encontrado la cepa constituida por un mayor número de pies, su probabilidad P_{sex} alcanzó el valor de $4 \cdot 10^{-249}$). En la mayoría de los casos, los pies con el mismo genotipo presentaron una disposición espacial contigua, aunque no necesariamente próxima, lo que evidencia su pertenencia a la misma cepa (Figura 2.B).

En general, en todos los montes se han detectado fuertes estructuras clonales y un número importante de genotipos conformados por más de un pie. Sin embargo, cada población estudiada presenta sus peculiaridades y supone un caso único, en el que la contribución de la reproducción asexual alcanza distintas magnitudes, tanto en la clase juvenil como en la clase adulta (Figura 2.B y C). Atendiendo al tamaño de los *genets*, en cada población encontramos genotipos representados por un número variable de pies y que ocupan superficies diferentes (Tabla 2). Tanto en los montes bajos como en los montes adhesionados existen genotipos representados por un único pie. En los casos en que dichos pies presentan grandes diámetros no resulta evidente que se trate de brinzales originados de semilla o que constituyan el único representante actual de una cepa.

Diversidad genética

En diversos rodales de estudio la clase correspondiente a los juveniles (< 5 cm *dbh*) está escasamente representada. Por lo general, estos individuos pertenecen a cepas integradas por pies de mayores diámetros (presentan los mismos genotipos), por lo que constituyen rebrotes de las mismas (Figura 2.B). Por tanto, el estudio de los pies < 5 cm *dbh* correspondientes a la clase juvenil se ha establecido en relación con la clase adulta, atendiendo al proceso de reproducción –por semilla o por rebrote– que los ha originado.

		nº medio pies /cepa (rangos)	S ² (m ²)	dist _{máx} lineal (m)
P.N. Cabañeros	Brezoso	4,15 (2-11)	23,4	27,4
	Calanchera	6,50 (2-26)	15,2	34,1
	Chorro	14,76 (2-49)	27,2	22,4
P.N. Sierra Nevada	H. Nevazo I	3,88 (2-13)	12,5	15,3
	H. Nevazo III	4,62 (2-18)	8,2	29,7
	Camarate	3,47 (2-9)	1,9	6,7

Tabla 2. Dimensiones de las cepas. Para cada población se muestran las dimensiones de las cepas en función del número medio de pies que presentan (y sus rangos de variación), de la superficie (m²) que ocupan en el nivel del suelo y de las distancias (m) lineales máximas de separación entre los pies de una misma cepa.

Table 2. Clonal clumps (stools) characteristics. Measurements of stools in terms of mean number of stems, mean surface at ground level (m²) and maximal lineal distance (m) between stems of the same stool.

El análisis de la diversidad genética de los distintos montes se ha establecido para el conjunto de pies correspondiente a la cohorte adulta (≥ 5 cm *dbh*). En general, la diversidad genética es elevada en todas las poblaciones y no existen diferencias significativas entre poblaciones en cuanto a los niveles de heterocigosidad. Por otro lado, se han encontrado niveles de endogamia reducidos, aunque significativos, en las dos poblaciones de La Hoya del Nevazo I [$F_{IS}=0,031 (\pm 0,025)$] y III [$F_{IS}=0,037 (\pm 0,026)$].

En la Figura 3 se representa el número de alelos y de linajes presentes en subparcelas concéntricas de radio creciente en intervalos de 5 m. En los montes bajos, el número de alelos medio (A_m) presente en subparcelas de 25 m y 35 m de radio es más de un tercio superior al que albergan los montes adherados ($A_{m-25m}=82$ vs 61; $A_{m-35m}=104$ vs 74). En lo que respecta al número de linajes (MLL), estos valores fueron más del doble en los montes bajos que en los adherados ($MLL_{m-25m}=32$ vs 15; $A_{m-35m}=61$ vs 25). Estos resultados reflejan importantes diferencias en los niveles de diversidad genética entre los montes bajos y los adherados en lo que respecta a las cohortes de mayor edad.

Por otro lado, la diversidad alélica ha resultado ser ligeramente superior en el P.N. de Sierra Nevada que en el P.N. de Cabañeros ($A_{m-25m}=76$ vs 67; $A_{m-35m}=90$ vs 79); en cuanto a la diversidad

genotípica, el número medio de linajes encontrado fue bastante superior en el P.N. de Sierra Nevada que en P.N. de Cabañeros ($MLL_{m-25m}=28$ vs 19; $MLL_{m-35m}=44$ vs 33).

Riqueza genotípica: contribución clonal en cada monte de estudio

En la Tabla 3 se muestra para cada población distintos componentes de la diversidad clonal, en concreto: la densidad de pies y el número total de linajes (MLL) por hectárea que conforman los pies ≥ 5 cm *dbh* correspondientes a la clase adulta. Además, se muestra la densidad de genotipos representados por un único pie (genotipos únicos, GU) y la densidad de cepas (en términos de linajes) representadas por más de un pie.

El rebrote vegetativo expresado como el opuesto de la riqueza genotípica (R) es tanto mayor cuanto mayor es el número de pies que componen las cepas. Globalmente y dentro de cada P.N. la contribución clonal (1-R) es mayor en los montes bajos que en los montes adherados (Tabla 3), si bien en estos últimos también se han encontrado un número importante de cepas compuestas por múltiples pies (Tabla 2).

En el P.N. de Cabañeros las diferencias entre los dos montes bajos y el adherado son notablemente más marcadas que en el caso del P.N. de

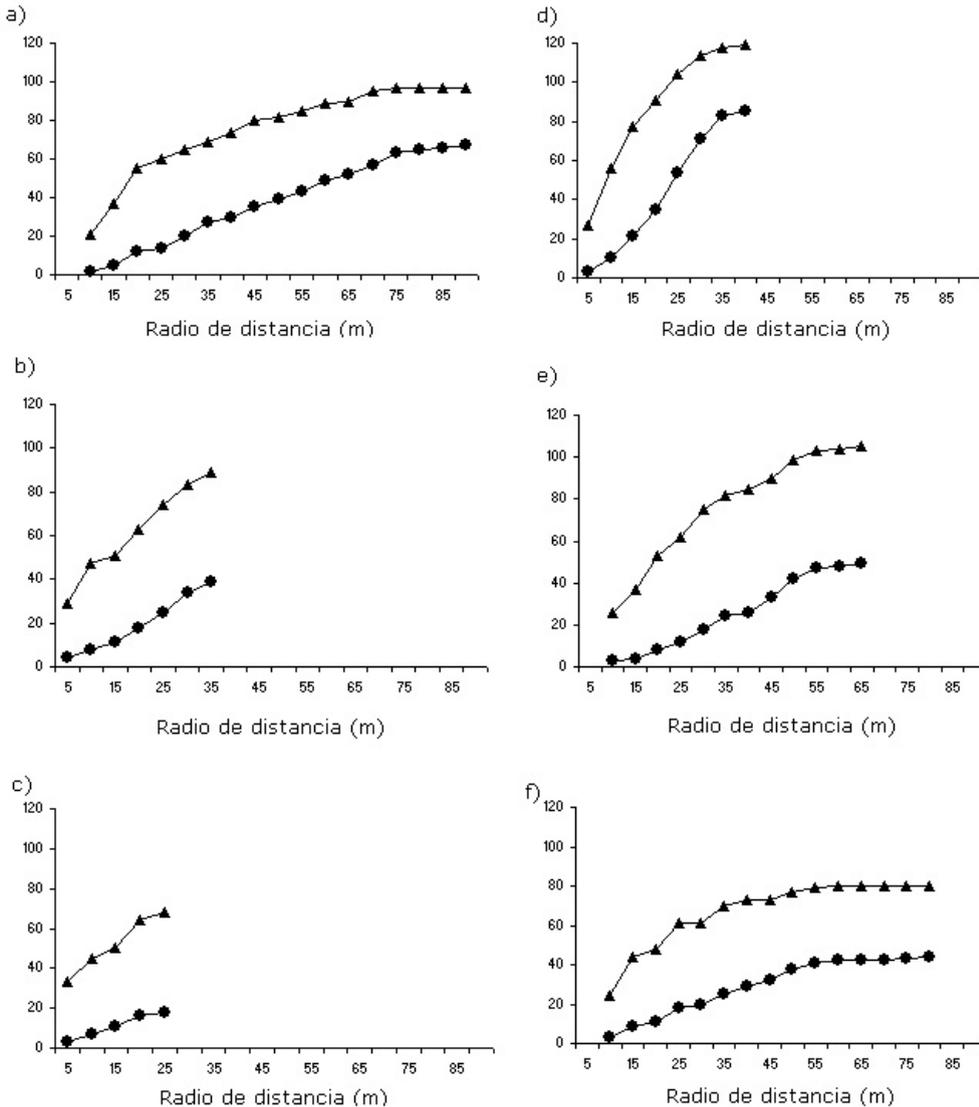


Figura 3. Diversidad genética de *Q. pyrenaica* en las poblaciones del P.N. de Cabañeros (a) El Brezoso; b) La Calanchera; c) El Chorro) y del P.N. Sierra Nevada (d) Hoya del Nevazo I; e) Hoya del Nevazo III; f) El Camarate) en función del número de alelos (triángulos) y de linajes (círculos) presentes en subparcelas crecientes de 5 m de radio.

Figure 3. Population genetic diversity in the National Parks of Cabañeros (a) El Brezoso; b) La Calanchera; c) El Chorro) and Sierra Nevada (d) Hoya del Nevazo I; e) Hoya del Nevazo III; f) El Camarate) in terms of number of alleles (circles) and number of lineages (triangles) in 5 m radius subplots.

Sierra Nevada, en el que apenas existen diferencias en cuanto al rebrote en los dos tipos de estructuras forestales. En concreto, los valores encontrados en Hoya del Nevazo I, con estructura de monte bajo, son bajos en comparación

con los otros dos montes bajos del P.N. de Cabañeros y más próximos a los de sus montes adeshados. A este respecto, conviene considerar que en esta población se realizó un resalveo en 2007, por lo que cabe esperar que la contribución

		pies Ø>5 cm /ha	MLL/ha	GU/ha	Cepas/ha	Contribución clonal (1-R)	% GU
P.N. Cabañeros	Brezoso	127	88	72	16	0,309	82
	Calanchera	480	118	48	70	0,760	41
	Chorro	1.853	147	43	104	0,925	29
P.N. Sierra Nevada	H. Nevazo I	587	252	135	117	0,573	53
	H. Nevazo III	314	130	80	50	0,589	61
	Camarate	160	89	60	2	0,451	67

Tabla 3. Diversidad clonal de la cohorte adulta. Número de pies ($dbh \geq 5$ cm) por hectárea (ha), densidad de linajes genéticos (MLL), de pies constituidos por genotipos únicos (GU) y de cepas representadas por más de un pie en dicha cohorte. Contribución del rebrote vegetativo expresado como el opuesto de la riqueza clonal (R) y heterogeneidad clonal representada por la proporción de cepas con más de un pie frente a la de genotipos únicos en cada parcela.

Table 3. Clonal diversity of the adult cohort. Number of stems ($dbh \geq 5$ cm) per hectare (ha), density of multilocus lineages (MLL), density of genotypes represented by one stem (unique genotypes, GU), and density of stools. Contribution of vegetative resprouting in each population, expressed as the opposite of clonal richness (R), and clonal heterogeneity, expressed by the percentage of unique genotypes.

clonal original en esta parcela fuera mayor que la que se refleja en este estudio.

Dentro de los montes bajos, la estructura clonal es superior en el P.N. de Cabañeros que en el P.N. de Sierra Nevada. Por otro lado, destaca la contribución del rebrote vegetativo en los montes adherados del P.N. de Sierra Nevada, que es muy superior a la del monte adherado estudiado en el P.N. de Cabañeros.

La proporción de genotipos únicos (o cepas representadas por un único pie) frente a la de genotipos conformados por varios pies (cepas) es superior en los montes adherados que en los montes bajos. A excepción de La Hoya del Nevazo I, los montes bajos presentan mayor porcentaje de cepas que de genotipos únicos (Tabla 3).

En conjunto, existen diferencias en los niveles de riqueza genotípica y heterogeneidad clonal en cada P.N. En el P.N. de Cabañeros la contribución del rebrote vegetativo es mayor que en el P.N. de Sierra Nevada, mientras que la proporción de genotipos únicos alcanza valores superiores en Sierra Nevada.

En todos los montes estudiados la heterogeneidad clonal es elevada y las cepas están compuestas por

un número heterogéneo de pies. Como ya ha sido apuntado, en los montes bajos las cepas están compuestas por un número mayor de pies que en los montes adherados (Tabla 2) (p.ej., en El Chorro se han encontrado cepas de hasta 49 pies) lo que supone una riqueza genotípica menor y por tanto, unos valores de contribución clonal (1-R) superiores en los montes bajos. Sin embargo, en lo que se refiere a la distancia máxima de separación entre pies de una misma cepa, se encontraron valores importantes tanto en montes bajos como en montes adherados (p. ej., en La Calanchera 34,1 m, y en Hoya del Nevazo III 29,7 m de separación entre pies) (Tabla 2). Así, en lo que respecta a las dimensiones de las cepas, la superficie que éstas ocupan en el nivel del suelo no siempre se correlaciona con el número medio de pies que las conforman, y por tanto, con los valores de contribución clonal calculados para cada población. Conviene considerar que el recorrido de los sistemas radicales implica distancias de crecimiento superiores a las distancias lineales representadas en la Tabla 2; en ciertos casos dichos recorridos son más fáciles de deducir que en otros (Figura 2.B). En cualquier caso, las extensiones de las cepas en el subsuelo nos son desconocidas, por lo que es de esperar que la superficie en el nivel del suelo no refleje exactamente las dimensiones reales de las cepas, sobre todo en aquellas con morfologías alargadas.

La distribución diamétrica de los pies en comparación con la de los linajes genéticos ilustra la magnitud de la estructura clonal y la contribución del rebrote vegetativo en la formación de cada clase diamétrica (Figura 2.C). Las mayores diferencias entre montes bajos y montes adeshados se encuentran en la clase juvenil. En los montes bajos la mayoría de los pies < 5 cm *dbh* procede del rebrote de otras cepas integradas por pies mayores, (en algunos casos como en La Calanchera y El Chorro ciertas cepas están integradas únicamente por pies juveniles); mientras que en los montes adeshados, la proporción de pies procedentes de semilla es mayor.

Modo de reproducción que ha dado origen a la clase juvenil

Por lo general, la contribución de la reproducción clonal en la conformación de la clase juvenil de menor diámetro (*dbh* < 5 cm) es elevada, aunque existen diferencias marcadas entre poblaciones. Como decíamos, en los montes bajos, la mayoría de los juveniles provienen del rebrote vegetativo de otros árboles o cepas preexistentes. En concreto, en los montes bajos de La Calanchera y El Chorro ninguno de los pies juveniles poseen genotipos únicos, y tan sólo en el monte bajo de La Hoya del Nevazo I existen 4 genotipos únicos (no representados por ningún pie de las clases diamétricas superiores). Estos 4 individuos (29% de los juveniles) bien proceden del rebrote de otras cepas resalveadas en 2007 cuyos pies fueron eliminados, bien constituyen brinzales procedentes de semilla.

Por el contrario, en los montes adeshados, la magnitud del rebrote vegetativo es menor, aunque apreciable. En la población de El Brezoso, se muestreó aproximadamente el 50% de los juveniles presentes, de los que el 52% presentaron genotipos únicos y constituyen brinzales procedentes de semilla. En La Dehesa del Camarate, el menor de los pies adultos de la clase 5-15 cm tiene un diámetro de 11,1 cm; en este monte la clase juvenil la conforman las únicas plántulas (diámetro del tallo <3 mm y altura <20 cm) encontradas (N=8); en este caso, todas ellas presentan genotipos únicos, por lo que se deduce que provienen de bellota. En La

Hoya del Nevazo III, la clase juvenil muestreada representa aproximadamente el 40% de los pies <5 cm *dbh* presentes en la parcela, y alcanzan alturas próximas a 1,5 m (el pie muestreado de menor altura alcanzó los 75 cm). Mientras que el 21% de ellos proviene del rebrote vegetativo de pies de clases diametrales mayores, la gran mayoría son brinzales procedentes de semilla.

Los análisis de parentesco realizados para estos brinzales (individuos juveniles de genotipos únicos con *dbh* < 5 cm) han permitido identificar un número importante de progenitores, por lo que han servido para establecer las distancias de dispersión de los propágulos y el porcentaje de flujo genético procedente del exterior de los rodales de estudio. La mayoría de los brinzales analizados tienen a alguno de sus progenitores dentro de los límites de las parcelas de estudio. Dadas las grandes diferencias de tamaño entre el grano de polen y las bellotas de *Q. pyrenaica*, en los casos en los que se detecta un solo progenitor entre los adultos analizados, se asume que se trata de la madre, formadora de la bellota. Las distancias de dispersión efectiva recorridas por las semillas, desde el árbol madre hasta el lugar en el que se han establecido los pies regenerados, se han determinado trazando una línea recta desde el árbol progenitor, o aquél más cercano en caso de haberse identificado dos progenitores, hasta el brinzal asentado. Las distancias de dispersión medias son similares en las tres dehesas; en concreto alcanzan valores medios (y rango) de 15 m (2 m-55 m), 15 m (1 m-48 m) y 13 m (2 m-45 m) en El Brezoso, La Hoya del Nevazo III y La Dehesa del Camarate, respectivamente. Por otro lado, los valores estimados de flujo genético externo debidos, fundamentalmente, a los aportes de polen desde fuera de las parcelas y, en menor medida a la inmigración de bellotas, difieren en las tres dehesas de estudio, variando entre el 28% en El Brezoso y el 63% en La Dehesa del Camarate (Tabla 4).

Estructura genética poblacional

La estructura o grado de diferenciación genética entre las distintas poblaciones de cada Parque Nacional alcanza en general valores muy altos que reflejan una evolución independiente de

Población	Densidades aproximadas	Juveniles analizados	1 progenitor (♀)	2 progenitores (♂♀)	Inmigrantes	Flujo genético externo (%)
El Brezoso	204 (106)	41 (37 plántulas)	15	22	4	28,05
Hoya del Nevazo III	153 (130)	28 (0 plántulas)	17	3	8	58,93
El Camarate	15 (15)	8 (8 plántulas)	4	1	3	62,50

Tabla 4. Análisis de parentesco en los montes adherados de estudio. Se muestra la densidad aproximada de juveniles en cada parcela (calculada en función del porcentaje de pies muestreados) y de regenerado sexual entre paréntesis. Asimismo, se muestra el número de progenitores y de parejas de progenitores identificados entre los adultos de cada población para los brinzales de la clase juvenil. Se muestra el porcentaje de bellotas procedentes del exterior de las parcelas de estudio (inmigrantes) y el flujo genético externo debido tanto al flujo de polen como al de semillas.

Table 4. Parentage analyses in the open woodlands. Density of juveniles (*dbh* < 5 cm) and saplings of sexual origin. Number of saplings (and seedlings), number of single parent (mother trees) and parent pairs (mother and father trees) found. Number of immigrants and external gene flow due to pollen and seed migration.

cada rodal de estudio. En la Tabla 5 se muestra el grado de diferenciación genética en términos de F_{ST} , así como la distancia que separa las poblaciones. En concreto, destacan los altos valores de diferenciación entre la población de El Camarate, en la vertiente Norte de Sierra Nevada, y las otras dos poblaciones de La Hoya del Nevazo, situadas en la vertiente Sur. Globalmente, la diferenciación genética entre el conjunto de poblaciones analizadas en el P.N. de Cabañeros y el P.N. de Sierra Nevada supone valores reducidos teniendo en cuenta las grandes distancias de separación [$F_{ST}=0,0186 (\pm 0,0038)$], y en general menores que para cualquier par de poblaciones que se compare dentro de cada P.N., excepto entre Hoya del Nevazo I y Hoya del Nevazo III (Tabla 5).

Los análisis de estructuración genética mediante el *software* STRUCTURE 2.3 realizado en distintas fases muestran que, en primer lugar, el mayor grado de diferenciación genética lo presentan las poblaciones de la Sierra Norte de Madrid (Montejo y Somosierra) que se separan del resto de las poblaciones analizadas constituyendo un único grupo genéticamente homogéneo. Al excluir estas dos poblaciones de los análisis, el número de grupos más probable es cuatro, diferenciándose claramente los individuos de El Camarate del resto de las poblaciones estudiadas en los P.P.N.N., y en menor medida, los individuos de la población de El Brezoso; el resto de individuos presentan probabilidades distintas de pertenecer a cada uno de los cuatro grupos genéticos.

		F_{ST} (SE)	Distancia (m)
P.N. de Cabañeros	Brezoso-Calanchera	0,0323 (0,0074)	34.402
	Brezoso-Chorro	0,0301 (0,0061)	33.509
	Calanchera-Chorro	0,0277 (0,0104)	1.708
P.N. de Sierra Nevada	Camarate-H.Nevazo I	0,0514 (0,0116)	29.714
	Camarate-H.Nevazo III	0,0554 (0,0171)	29.061
	H. Nevazo I-H.Nevazo III	0,0112 (0,0041)	812
Sierra Norte de Madrid	Montejo-Somosierra	0,0141 (0,0009)	6.881

Tabla 5. Índices de diferenciación genética poblacional (F_{ST}) y distancia de separación entre poblaciones. Los datos de las poblaciones de la Sierra Norte proceden de trabajos anteriores (VALBUENA CARABAÑA 2006).

Table 5. Population genetic differentiation (F_{ST}) and distance between populations. Data from the Sierra Norte come from former studies (VALBUENA CARABAÑA 2006).

Considerando las poblaciones del P.N. de Cabañeros, no se observa una diferenciación clara por poblaciones; el número de grupos genéticos más probable está entre cuatro y cinco y todos los individuos presentan probabilidades altas de pertenecer a más de uno de ellos.

En cuanto al análisis realizado con las poblaciones de Sierra Nevada, el número más probable de grupos es 2, diferenciándose completamente la población de El Camarate de las dos poblaciones de La Hoya del Nevazo, las cuales constituyen un grupo genéticamente homogéneo.

DISCUSIÓN

Altos valores de diversidad genética

La diversidad genética neutral es elevada en todas las poblaciones de estudio, lo que ha permitido caracterizar sin ambigüedades los pies pertenecientes a una misma cepa. En este sentido, este trabajo redonda en resultados previos con diversos organismos que demuestran que los marcadores microsatélites (nSSR) constituyen una herramienta muy útil para el estudio de la clonalidad (SUVANTO & LATVA-KARJANMAA 2005), especialmente en especies algámicas obligadas como los *Quercus spp.* (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2005, 2008), las cuales presentan niveles generalmente elevados de diversidad neutral y reducidos de endogamia. En general, cuanto mayor es la diversidad poblacional, menor será el número de marcadores necesarios para detectar los distintos *ramets* de un mismo *genet*. Los 7 nSSR aquí empleados han resultado ser suficientes para el análisis clonal. En todas las poblaciones, las combinaciones de alelos detectados con 2, 3 o 4 nSSRs proporcionan suficiente confianza estadística para caracterizar las cepas existentes. No obstante, en lo que respecta al resto de análisis realizados, los marcadores utilizados en este estudio representan siete puntos de muestreo del genoma localizados en grupos de ligamiento diferentes (BARRENECHE *et al.* 1998), por lo que constituyen un número adecuado para caracterizar la diversidad genética neutral, la estructuración espacial de la misma y determinar el parentesco de los brinzales.

Falta de concordancia entre la estructura forestal y la estructura genética

En general, en todos los montes estudiados se han detectado fuertes estructuras clonales y un número importante de cepas o genotipos conformados por más de un pie (Tabla 3, Figura 2.B). Por otro lado, los genotipos únicos representados por un solo pie podrían formar parte de cepas que no han vuelto a rebrotar. Los dos tipos de estructuras forestales que se han caracterizado en este estudio (montes bajos y montes adhesionados) no representan situaciones muy diferentes en cuanto a la contribución del rebrote vegetativo ni a su composición clonal. En los montes bajos aparecen numerosas cepas, algunas formadas por un gran número de pies, aunque también presentan un número importante de genotipos únicos; sin embargo, en contra de lo esperado, en muchos casos, los árboles de los montes adhesionados constituyen cepas de muy diversas dimensiones.

Teniendo en cuenta la intensidad con la que históricamente se han aprovechado las masas de esta especie y atendiendo a las clasificaciones selvícolas en cuanto a su origen reproductivo, cabría esperar que, en general, no existieran montes altos de *Q. pyrenaica*. Trabajos previos en dos dehesas boyales de la Sierra Norte de Madrid han demostrado un origen sexual procedente de semilla para la gran mayoría de los pies de *Q. pyrenaica* que conforman dichos montes huecos, los cuales crecen a muy bajas densidades (6-53 pies/ha) y presentan portes considerables (*dbh* medios en torno a 90 cm y alturas de 16 a 18 m) (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2007). Sin embargo, en los P.P.N.N. de Cabañeros y de Sierra Nevada, ninguna de las poblaciones estudiadas presenta un origen sexual, por lo que realmente podemos concluir que todas ellas son montes bajos, compuestos por cepas de diversas características, que han sido cortados y aprovechados intensamente en distintos momentos históricos. Este aspecto evidencia la profunda intervención antrópica a la que en general han sido sometidas las masas de *Q. pyrenaica*, especie de la que difícilmente se encuentran formaciones naturales o no interve-

nidas (RUIZ DE LA TORRE 2006). De aplicar las tipificaciones dasométricas recomendadas para clasificar los rebollares de *Q. pyrenaica* (SE-RRADA *et al.* 1994) obtendríamos como resultado que la mayoría de los montes analizados en este proyecto se clasificarían como *montes bajos antiguos con resalvos*, excepto El Brezoso y El Camarate que constituirían *montes altos irregulares* (Tabla 1). Sin embargo, la marcada estructura clonal encontrada en estas dos poblaciones descarta el supuesto origen sexual de los pies que las conforman. A la vista de nuestros resultados, podemos decir que las distintas clasificaciones forestales que atienden a las estructuras de las masas de *Q. pyrenaica* no concuerdan con las estructuras clonales de los individuos que las conforman, de manera que las tipificaciones dasométricas aplicadas a los montes de rebollo no resultan de utilidad para establecer ni su origen ni su estructura clonal. Por tanto, los análisis genéticos de caracterización clonal en *Q. pyrenaica* se revelan fundamentales para comprender el funcionamiento de los individuos de una población y desarrollar modelos de crecimiento apropiados que evalúen la competencia entre los pies de una misma cepa y los de cepas diferentes. Por otro lado, establecer las relaciones entre la biomasa de los sistemas radicales y de las partes aéreas de las cepas permitirá mejorar la gestión de estas masas.

Todos los montes estudiados han sido sometidos a un intenso aprovechamiento

Una de las características más destacables de los resultados de este proyecto es que cada una de las poblaciones estudiadas representa un caso único en lo que concierne a la estructura clonal y a la contribución de la reproducción asexual en el origen de los individuos que las componen (Figura 2.B). Los aquí denominados montes bajos tienen menor riqueza genotípica en términos de R, y presentan mayores proporciones de cepas que de genotipos únicos (Tabla 3), pero en los montes adeshados también existen cepas formadas por un número considerable de fustes. Así, en todas las poblaciones se han detectado

estructuras clonales que evidencian la incidencia de las diversas intervenciones a las que han sido sometidas. Los tipos de aprovechamiento histórico (extracción de leñas, carboneo, pastoreo, etc.), cualquier combinación de ellos en función de la necesidad de recursos de la población humana en cada momento (periodos de mayor o menor intervención), ligado a circunstancias propias del terreno como la accesibilidad, la proximidad, etc., han condicionado la incidencia de dichos usos sobre estas poblaciones de roble, determinando la estructura forestal y genética de las masas de estudio. Sin embargo, estimar la magnitud, periodicidad y naturaleza de los mismos no resulta una tarea sencilla dada la escasez de fuentes documentales que atestigüen con precisión los usos históricos del territorio, ni aquellas actuaciones puntuales de máxima intensidad que a la postre condicionan la extinción o la recuperación de las masas y que son determinantes para la permanencia y evolución de las poblaciones, muy especialmente, en momentos lejanos.

Sin embargo, del intenso aprovechamiento de las masas de *Q. pyrenaica* que tenía lugar en los siglos XVIII y XIX en los terrenos que ahora son P.P.N.N. pueden dar muestra diversas lecturas de documentos históricos y descripciones botánicas de la época. En el ANEXO I pueden encontrarse reseñas históricas que evidencian la importante presión a la que estaban sometidas las masas forestales, y en concreto las poblaciones de *Q. pyrenaica* en las zonas estudiadas en este proyecto. La lectura detallada de estos documentos explica la fuerte estructura clonal encontrada, permite entender el estado de degradación y las reducidas tallas que en general presentan las masas estudiadas, y nos reafirma en la opinión de que todos los montes estudiados han sido, durante muchos siglos, cortados o talados con escaso criterio y gran intensidad, de manera que, si bien han podido darse algunas incorporaciones de nuevos individuos mediante el asentamiento de bellotas en momentos de menor presión sobre el arbolado, en todos los casos nos hallamos frente a montes bajos sometidos a un intenso aprovechamiento por parte del hombre.

Gran heterogeneidad en la estructura clonal

Redundando sobre el comportamiento diferencial en cuanto a la estructura clonal de los robledales estudiados, cabe destacar que dentro de las diversas parcelas se ha encontrado una importante heterogeneidad en lo que respecta a las dimensiones de las cepas, tanto en su extensión como en el número de pies que las componen (Tabla 2; Figura 2.B). Estas diferencias responden a las características rebrotadoras propias de la especie que determinan el tipo de crecimiento y el modo de expansión de sus sistemas radicales, así como la forma de ocupación del terreno ligada a la naturaleza del subsuelo y a procesos de competencia. En este sentido, las diferencias en la superficie de ocupación de las cepas encontradas entre un monte bajo y una dehesa boyal en la Sierra Norte de Madrid (11,4 m² y 52,4 m², respectivamente) fueron explicadas por las diferentes densidades a las que crecen los pies en ambos montes (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2008). De esta manera, la densidad de raíces en el subsuelo condicionaría la expansión de los sistemas radicales de cada individuo, de modo que en aquellos lugares donde la competencia por el sustrato es fuerte las cepas alcanzarían menores superficies. Sin embargo, las diferencias en las dimensiones de las cepas encontradas entre los montes bajos y los montes adhesados de este estudio se aprecian más en lo que se refiere al número de pies por cepa que a la superficie que ocupan las mismas, si bien los rangos de variación son elevados en todos las poblaciones (Tabla 2). A este respecto, conviene insistir en que ninguno de los montes de este estudio es realmente un monte alto, y que todos ellos provienen de matas, más o menos degradadas, cosa que no ocurre en la dehesa boyal estudiada en la Sierra Norte de Madrid, cuyos pies, en su gran mayoría, presentan un origen sexual y unos portes propios de un monte hueco aprovechado históricamente para pastos y leñas.

Como decíamos, uno de los resultados más destacables de este estudio es la coexistencia dentro del mismo monte de pies de genotipos únicos y de cepas de grandes dimensiones. En este sentido, el agotamiento diferencial de las cepas causado por el envejecimiento de algunas de ellas y

la pérdida de su capacidad de rebrote explicaría la desigual contribución en el número de pies que componen cada genotipo, especialmente en los montes adhesados en los que la densidad de los sistemas radicales será menor que en los montes bajos densos, y por tanto, la incidencia de fenómenos de competencia entre cepa no sería el factor determinante del tamaño de las mismas. Con el paso del tiempo, las cepas van envejeciendo y perdiendo la capacidad de respuesta frente a las cortas al aumentar la biomasa subterránea consumidora neta (BRAVO *et al.* 2008). En estos casos, los individuos de genotipos únicos deben de constituir cepas que han perdido la capacidad de rebrotar. La heterogeneidad encontrada permite deducir que las cepas de una misma población no son coetáneas, explicándose así las diferencias en el número de brotes de los distintos genotipos.

Por otro lado, en los montes bajos y densos no parece probable el establecimiento de nuevas plántulas procedentes de semillas, de manera que los genotipos únicos encontrados podrían estar formando parte de otras cepas no muestreadas, formadas por pies de menores diámetros en el caso de La Calanchera o eliminadas en el último resalveo en el caso de La Hoya del Nevazo I. En lo que respecta a la población de El Chorro, de los dos pies con genotipos únicos, tan sólo hay uno que proviene de bellota y que no ha sido cortado o consumido por el ganado una vez se estableció (el otro está situado en el límite de la parcela de muestreo por lo que es muy probable que comparta genotipo con otros pies no muestreados). El brinzal procedente de semilla (9,9 cm *dbh*) se sitúa en el extremo exterior del calvero localizado en el centro de la parcela; este hecho, junto con la morfología que adoptan las cepas alargándose en dirección a la pendiente, refleja el proceso de colonización del canchal, en el que la especie va cubriendo los huecos a través del rebrote de sus cepas y, eventualmente, mediante la incorporación de nuevos individuos procedentes de semilla.

Por otro lado, en los montes adhesados, cabe pensar que, tal y como observamos actualmente en La Hoya del Nevazo III o en El Brezoso (donde se instaló una valla en 2004), han perdido

existir periodos de regeneración sexual en momentos de menor presión. Una vez que los brinzales se establecieron en los claros, posteriores cortas, en las que se pudieron respetar algunos de los pies más gruesos, indujeron el rebrote de los individuos más jóvenes inhibiendo el de aquellas cepas más añosas y agotadas representadas por resalvos gruesos que se estabilizaron como genotipos únicos. De esta forma, el rebrote diferencial de las cepas en los montes adeshados compuestos por pies con mayores rangos diamétricos, podría explicarse por las diferencias de vigor y las relaciones metabólicas entre las partes aéreas fotosintetizadoras y los sistemas radicales consumidores, cuyo equilibrio es alterado en cada proceso de corta.

El desconocimiento general por falta de ensayos acerca de la vida media que alcanzan las cepas o el número de cortas que pueden soportar (referencias en BRAVO *et al.* 2008) añade complejidad a esta cuestión. Así, la eliminación de las partes aéreas durante las sucesivas cortas junto con la falta de registros acerca de las mismas imposibilita la caracterización de la edad de los diversos genotipos presentes a fin de comprender las causas a las que obedece el desarrollo diferencial de los distintos pies, las diferencias en el número y diámetro de los pies de cada cepa y, en general, el estado de degradación que presentan las masas estudiadas. En este sentido, el análisis comparativo de los crecimientos de los pies portadores de genotipos únicos y aquellos integrados en cepas mayores podría arrojar luz a esta cuestión.

Por otro lado, la conformación de las raíces previa a las intervenciones y la disposición espacial de los pies cortados condicionarán la localización de los nuevos rebrotes y el modo de expansión de los sistemas radicales. De esta manera, cabría esperar que el crecimiento típico de las cepas *por traslación* descrito por XIMÉNEZ DE EMBÚN (1977) tenga lugar únicamente en situaciones de baja competencia (o densidad de individuos) donde las cortas se efectúen de manera uniforme eliminándose la totalidad de la parte aérea. Sin embargo, a la vista de los resultados de este proyecto (Figura 2.B), y si bien existen cepas que adoptan formas redondeadas en lo que se refiere

a la disposición de sus pies, la morfología de la mayoría de las cepas analizadas evidencia el tipo de crecimiento estolonífero descrito para *Q. pyrenaica* y que le ha conferido uno de sus sinónimos científicos (RUIZ DE LA TORRE 2006). Por tanto, cabe esperar que, en poblaciones como La Calanchera, el crecimiento de los pies atienda a una elevada competencia y a un número elevado de cortas efectuadas, probablemente, cada pocos años y de manera no uniforme, favoreciendo el entramado de distintos genotipos en el mismo espacio. La mayor ocurrencia de mutaciones somaclonales dentro de los diversos linajes de esta población, (Figura 2.B) podría estar reflejando esa mayor incidencia de perturbaciones en comparación con otras poblaciones.

En cualquier caso, no resulta sencillo explicar las diferencias intrapoblacionales encontradas, especialmente en lo que se refiere a la ocurrencia de genotipos únicos junto a cepas formadas por numerosos pies. Además de los factores exógenos anteriormente detallados, cabe preguntarse si estas diferencias en el número de brotes podrían deberse a distintas ventajas selectivas de unos genotipos frente a otros, de manera que aquellos genotipos que más han brotado pudieran presentar mayor diversidad genética (menor endogamia) que los que están representados por un menor número de pies. Sin embargo, en las poblaciones analizadas, el tamaño de los linajes no está correlacionado con sus niveles de endogamia (resultados no mostrados) por lo que la diferencia en el número de pies de cada genotipo no responde a características intrínsecas diferenciales de los individuos. Por tanto, estas diferencias han de explicarse por factores externos relacionados con las intervenciones humanas (como el número de cortas realizadas y los turnos entre ellas que han condicionado el equilibrio entre biomasa aérea y radical) ligados a fenómenos demográficos y de competencia (como la asincronía en la edad de los distintos genotipos que determina el agotamiento diferencial de las cepas, y la densidad a la que crecen pies y sistemas radicales la cual modula el efecto de la competencia entre- e intra-cepa).

En este sentido, conviene considerar la incidencia desigual en el aprovechamiento de los árboles de

un mismo territorio, los cuales han sido objeto de distintas perturbaciones que responden a circunstancias aún más difícilmente determinables. Por ejemplo, los tocones de distinto diámetro encontrados en la parcela de La Hoya del Nevazo III evidencian el aprovechamiento no uniforme de los recursos en distintos momentos del pasado; las desiguales distribuciones diamétricas de los pies en diversos rodales del mismo monte (Hoya del Nevazo I, próxima a un camino, y Hoya del Nevazo III, en la zona de mayor altitud del monte y más alejada del pueblo) apuntan a un aprovechamiento diferencial en función de la accesibilidad de los recursos; el porte en Z de algunos de los pies de los valles de El Chorro y La Calanchera que evidencia su derribo parcial efectuado por los pastores para dejar el ramón al alcance del ganado, muestra la eventualidad de las perturbaciones a las que han podido someterse los diversos individuos de una población. Por tanto, la contingencia del aprovechamiento de los recursos naturales por parte del hombre dificulta enormemente la comprensión e interpretación de la situación actual de sistemas forestales tanto tiempo y tan intensamente intervenidos como son los bosques de *Q. pyrenaica* en la Península Ibérica.

Clonalidad no implica pérdida de diversidad

A pesar de las peculiaridades anteriormente descritas, la mayor contribución clonal de los denominados montes bajos en este estudio no implica una menor diversidad genética con respecto a los aquí denominados montes adhesados. Por el contrario, resulta llamativo que los montes bajos presenten mayor densidad de genotipos en comparación con los montes huecos o adhesados (Figura 3), ya que, por lo general, valores altos de clonalidad suponen valores escasos de riqueza genotípica. En este sentido, podemos afirmar que en el caso de *Q. pyrenaica*, la clonalidad no implica pérdidas de diversidad genética. Aún siendo de esperar que las cepas en los montes bajos presenten un número mayor de pies que en los montes adhesados, el rebrote continuado de las mismas no ha conllevado la expansión acusada de unos genotipos frente a otros, por lo que se mantiene

una gran riqueza. Así, los montes bajos presentan mayor número de alelos y de linajes por hectárea que los montes adhesados, lo que supone una pérdida de diversidad sustancial de las dehesas respecto de los montes bajos. Las cortas a matorras realizadas secularmente en estos rebollares no parecen conllevar pérdidas de diversidad (como ya había sido apuntado en un trabajo anterior; VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2008), sino muy al contrario, el ahuecado de los robledales de *Q. pyrenaica* en su transformación a montes adhesados ha supuesto la merma de muchos de los genotipos que originalmente compondrían sus paisajes naturales. En este punto, es preciso señalar que la diversidad genética que albergan los montes bajos no está amenazada aunque lo contrario es comúnmente aceptado y ha sido señalado por diversos autores (SERRADA *et al.* 1994; CANNELLAS *et al.* 2004; BRAVO *et al.* 2008). No obstante, su conservación se revela fundamental para el mantenimiento de la diversidad genética de la especie en su conjunto. Sin embargo, los resultados aquí mostrados no van en detrimento del resto de consideraciones selvícolas argüidas para promover la conversión de los montes bajos a montes altos (o fustal sobre cepa), pues resulta evidente la falta de regeneración sexual que tiene lugar en ellos, así como el estancamiento en el crecimiento de sus pies y el estado de *fosilización* en el que se encuentran. En lo que se refiere a cuestiones genéticas en el caso de *Q. pyrenaica*, la fosilización generalizada de los bosques españoles (VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2010) parece afectar en mayor grado a sus dehesas, paradigmas de la biodiversidad, que a sus montes bajos.

Fuerte contribución del rebrote vegetativo en la conformación de la clase juvenil

En los montes bajos, la contribución de la reproducción sexual en la clase juvenil, es en general muy reducida. Tan sólo en la población de La Hoya del Nevazo I hay 4 individuos juveniles con genotipos únicos que no forman parte de otras cepas representadas por pies de mayores diámetros (Figura 2.B). Sin embargo, no podemos asegurar que estos individuos con genotipos únicos provengan de la incorporación de nuevas semillas

en estas masas, pues el tratamiento de resalveo que se aplicó recientemente en esta parcela podría haber eliminado otros pies portadores de los mismos genotipos. El análisis de parentesco realizado muestra que tan sólo uno de estos cuatro juveniles podría provenir de la reproducción sexual de otro de los genotipos presentes en la parcela, el cuál está integrado por tres pies, y cuyo centro actual de cepa está situado a una distancia de 4 m (resultados no mostrados). Sin embargo, al desconocer las edades de los genotipos no es posible afirmar si la cepa ha dado lugar al actual genotipo único en cuestión, o si por el contrario, el genotipo único se reprodujo sexualmente hace tiempo dando lugar al genotipo que ahora conforma la cepa, o si, como tercera opción, ambos genotipos fueron originados por los mismos progenitores no muestreados o desaparecidos de la población (el valor de coancestría de ambos es próximo al alcanzado de forma teórica entre hermanos completos). La imposibilidad de caracterizar la edad de los individuos y las cohortes a las que pertenecen es la razón por la cual los análisis de parentesco son de muy difícil interpretación en los montes bajos. En este sentido, cabe preguntarse si el crecimiento diferencial de pies con genotipos únicos o integrados en cepas puede relacionarse con un vigor diferencial determinado por posibles diferencias en su edad o en el aprovechamiento de estos individuos.

En el caso de las dehesas la reproducción sexual ha aportado mayor número de pies a la cohorte juvenil. Sin embargo, existe un porcentaje apreciable de individuos juveniles que proviene del rebrote vegetativo de otros árboles o cepas preexistentes. El mayor aporte de la reproducción sexual en las dehesas tiene lugar en aquellos individuos de pequeña altura (<20 cm) y diámetros (<3 mm) que fueron recogidos como plántulas, y que en su mayor parte se demostró su origen a partir de bellota. Sin embargo, conviene destacar que el número de estos individuos de pequeño tamaño encontrado en los montes adeshados estudiados es muy reducido, por lo que podemos concluir que existen dificultades para la regeneración mediante bellota y su posterior establecimiento en estos montes. Tan sólo en la población de El Brezoso, que fue vallada en el año 2004, se observa una densidad de regenera-

ción sexual importante (Tabla 4). En esta población, destacan las diferencias encontradas entre los juveniles de cierta altura (*dbh* medio de 1,56 cm y altura media de 194,3 cm) y las muestras con apariencia de plántulas (diámetro del tallo <3 mm y altura <20 cm). Mientras que en los primeros, el 89% provienen del rebrote de otros árboles o cepas mayores, en los segundos, el 88% tienen un origen sexual procedente de semilla. Las grandes diferencias en los crecimientos de unos y otros (los cuales debieron de establecerse entre los años 2004 y 2007) sugiere la distinta capacidad de competencia que tienen los chirpiales procedentes del rebrote de cepas frente a los nuevos brinzales procedentes de semilla.

Varios factores podrían estar limitando la regeneración por semilla, tanto en los montes bajos como en las dehesas. Por un lado, las fuertes estructuras clonales podrían estar impidiendo la polinización efectiva de las flores femeninas debido a un aporte excesivo de polen procedente de pies del mismo linaje genético. Además, el cuajado de los frutos podría verse dificultado por un reducido vigor de las cepas. Por otro lado, la incorporación de nuevas plántulas está limitada por la herbivoría, tanto de la fauna silvestre como de la ganadera, y posiblemente dificultada por la competencia con los sistemas radicales de las cepas asentadas.

En cualquier caso, la regeneración sexual incrementa los valores de diversidad genética de estos montes y, siempre que consigan asentarse las plántulas producidas, su evolución quedará salvaguardada. Los valores estimados de flujo genético, fundamentalmente debidos a los aportes de polen desde fuera de las parcelas, son elevados, hecho que favorece el incremento de los niveles de diversidad genética de las futuras generaciones. Por otro lado, las distancias medias de dispersión de las bellotas han resultado ser muy similares a las detectadas en trabajos previos con la misma especie e implican necesariamente, en la mayoría de los casos, un desplazamiento secundario activo por parte de la fauna del monte (GÓMEZ *et al.* 2003; VALBUENA CARABAÑA *et al.* 2005).

Diferenciación genética entre las poblaciones dentro de cada P.N.

La estructura o grado de diferenciación genética entre las distintas poblaciones de cada Parque Nacional presenta valores muy altos, especialmente, en comparación con la diferenciación genética que existe entre otras poblaciones de la especie situadas en el actual centro del área de distribución (Sierra Norte, Sistema Central) y separadas entre sí menores distancias (Tabla 5). La fuerte estructura genética encontrada indica una evolución independiente entre las poblaciones de un mismo Parque Nacional, lo que puede relacionarse con la localización marginal de las masas respecto del área de distribución de la especie. Además del aislamiento espacial, posiblemente acentuado por la fragmentación del hábitat, es posible que el desarrollo de *Q. pyrenaica* en ambos Parques Nacionales, bajo condiciones ecológicas diferenciadas, esté afectado por presiones selectivas diferenciales en cada una de las poblaciones, y que ésta sea la causa de la elevada diferenciación genética en relación con otras poblaciones del centro de su distribución separadas por distancias mayores. En este sentido, la mayor diferenciación de la Dehesa del Camarate respecto del resto de poblaciones apuntaría a un aislamiento geográfico continuado y a la evolución independiente de esta población.

Diferencias en los P.P.N.N.

Los niveles de diversidad genética en el P.N. de Sierra Nevada son superiores a los que presentan las poblaciones del P.N. de Cabañeros. Por un lado, tanto el número de alelos por hectárea como la densidad de genotipos o linajes de los montes de Sierra Nevada son mayores a los de Cabañeros. Estas diferencias podrían relacionarse con la mayor antigüedad de las poblaciones de melojo en Sierra Nevada, enclave que probablemente constituyó un refugio glacial para la especie (OLALDE *et al.* 2002). A este respecto, la importante diferenciación genética que muestran los individuos de la población de El Camarate respecto del resto de las poblaciones analizadas en este y otros estudios, refleja un alto grado de

aislamiento genético y la presencia de un acervo genético propio para esta población.

Por otro lado, tanto la riqueza clonal (R), como la proporción de genotipos únicos alcanza valores medios superiores en el P.N. de Sierra Nevada que en el P.N. de Cabañeros. A la luz de las reseñas históricas recopiladas para este trabajo, por las que se muestra una profunda intervención antrópica en los territorios que hoy forman parte de ambos P.P.N.N., los mayores niveles de diversidad genética de *Q. pyrenaica* en Sierra Nevada no se relacionarían con un menor aprovechamiento de la especie en este territorio, sino que cabría atribuirlos a una presencia más antigua de la especie en la zona y a la recuperación de sus masas desde unos niveles elevados de diversidad genética.

CONSIDERACIONES FINALES

La situación actual de los recursos genéticos de *Q. pyrenaica* Willd. en los P.P.N.N. de Cabañeros y Sierra Nevada es favorable y no supone una amenaza para la viabilidad futura de las poblaciones de la especie. Sin embargo, a pesar del buen estado genético de los montes de *Q. pyrenaica*, la transformación del paisaje a lo largo de la historia ha supuesto diversos cambios importantes en el vigor de los árboles, en la estructura natural y en los niveles de diversidad de estas masas que comprometen su desarrollo y evolución futuros si no hay cambios en su gestión.

Cada una de las poblaciones de estudio representa un caso diferente en cuanto a la estructura clonal y el alcance del rebrote vegetativo. Sin embargo, en todos los casos las referencias históricas encontradas evidencian un uso intenso de los rebollares estudiados y explican el estado de degradación de sus masas y el agotamiento general de sus cepas.

La estructura clonal es superior en los montes bajos que en los adhesados, tanto en términos de contribución global del rebrote vegetativo y en porcentaje de rebrote de las clases juveniles, como en la proporción de cepas frente a genoti-

pos únicos. Sin embargo y paradójicamente, la diversidad genética en términos de variables alélicas y densidad de linajes también es más elevada en los montes bajos que en las dehesas. Así, mientras que el manejo en monte bajo reduce la contribución de la reproducción sexual a la regeneración de los montes limitando el asentamiento de nuevos individuos procedentes de semilla, las elevadas densidades de estos montes y la competencia homogénea entre cepas mantiene unos niveles de diversidad genética muy elevados, en comparación con los montes adehesados, en los que, el ahuecado de los mismos conlleva la pérdida de numerosos linajes y por tanto, de los niveles de diversidad genética.

La falta de regeneración sexual de los montes bajos, y su escasez en los montes adehesados, suponen problemas de carácter selvícola que se deben atajar. En primer lugar, el establecimiento de las bellotas formadas debería ser favorecido mediante la exclusión de los herbívoros en ciertas zonas del monte a fin de asegurar su regeneración natural. Para ello, el vallado de áreas relativamente grandes (de alrededor de 1 ha) en las que se posibilite el movimiento de bellotas a largas distancias propiciaría la incorporación de nuevos efectivos que alberguen la variabilidad genética propia de la población y contribuyan a la renovación genética al aportar nuevos alelos mediante el flujo polínico. Teniendo en cuenta la contribución de la reproducción clonal en la clase diamétrica $< 5 \text{ cm dbh}$ y la gran extensión de las cepas encontradas, el vallado de pies individuales que se ha realizado en algunos puntos del Arroyo del Brezoso podría estar implicando la protección de rebrotes de raíz de origen clonal, y no de nuevos individuos procedentes de semilla.

Por otro lado, la falta de fructificación y el estancamiento en el crecimiento de los árboles en los montes bajos podría solventarse mediante su transformación a través de claras de baja intensidad que mantendría los niveles de diversidad genética al tiempo que podría incrementarse la formación de semillas que aseguren la reproducción sexual de estas masas. Lamentablemente, los intentos de conversión de los montes bajos a altos mediante claras selectivas (CAÑELLAS *et al.* 1994; 2004; MONTES *et al.* 2004) no están proporcionando los resultados esperados, pues si bien los pies resalveados experimentan mayores crecimientos en los primeros años después de las claras, el área basimétrica de las masas permanece constante, y la producción de semillas no experimenta incremento alguno. En este punto, la investigación de las relaciones entre la tasa de fructificación y las dimensiones de las cepas de rebollo, así como de los crecimientos en relación con la competencia entre e intra-cepa resultan claves para abordar con éxito actuaciones selvícolas adecuadas que preserven la diversidad de los rebollares al tiempo que posibiliten su regeneración natural, reduciendo el riesgo de incendio y favoreciendo su evolución natural.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Elena Zafra su inestimable asistencia en las tareas de extracción, amplificación y caracterización genética en laboratorio de todos los robles analizados en este Proyecto. Asimismo, agradecemos la asistencia en las labores de muestreo en campo a Carmen Collada, Zaida Lorenzo y César Otero.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNAUD-HAOND, S. & BELKHIR, K. 2007. Genclone 1.0: a new program to analyse genetics data on clonal organisms. *Molecular Ecology Notes* 7: 15-17.
- ARNAUD-HAOND, S., DUARTE, C.M., ALBERTO, F. & SERRÃO E.A. 2007. Standardizing methods to address clonality in population studies. *Molecular Ecology* 16: 5115-5139.
- BARRENECHE, T., BODENES, C., LEXER, C., TRONTIN, J.-F., FLUCH, S., STREIFF, R., PLOMION, C., ROUSSEL, G., STEINKELLNER H., BURG, K., FAVRE J.-M., GLÖSSL, J. & KREMER, A. 1998. A genetic linkage map of *Quercus robur* L. (pedunculate oak) based on RAPD, SCAR, microsatellite, minisatellite, isozyme and 5S rDNA markers. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 1090-1103.
- BLANCO CASTRO, E., CASADO GONZÁLEZ, M.A., COSTA TENORIO, M., ESCRIBANO BOMBÍN, R., GARCÍA ANTÓN, M., GÉNOVA FUSTER, M., GÓMEZ MANZANEQUE, Á., GÓMEZ MANZANEQUE, F., MORENO SÁAIZ, J.C., MORA JUARISTI, C., REGATO PAJARES, P. & SAINZ OLLERO, H. 1998. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta. Barcelona. 597 pp.
- BOISSIER, C.E.. 1837. Viaje botánico al Sur de España. Colección Sierra Nevada y La Alpujarra n° 13. Fundación Caja de Granada & Universidad de Málaga. Manigua S.L. 1995. Granada, 496 pp.
- BRAVO, J.A., ROIG, S. & SERRADA, R. 2008. Selvicultura en montes bajos y medios de *Q. ilex* L., *Q. pyrenaica* Willd. y *Q. faginea* Lam. En: R. SERRADA, MONTERO G. & REQUE J.A. (eds.) Compendio de Selvicultura Aplicada en España. INIA y FUCOVASA. Madrid. 1178 pp.
- CAÑELLAS, I., MONTERO, G., SAN MIGUEL, A., MONTOTO, J.L. & BACHILLER, A. 1994. Transformation of rebollo oak coppice (*Quercus pyrenaica* Willd.) into open woodlands by thinning at different intensities. Preliminary results. *Investigación Agraria Sistemas y Recursos Forestales*. Fuera de Serie 3: 71-78.
- CAÑELLAS, I., DEL RÍO, M., ROIG, S. & MONTERO, G. 2004. Growth response to thinning in *Quercus pyrenaica* Willd. coppice stands in Spanish central mountain. *Annual Forest Science* 61: 243-250.
- CEBALLOS, L. & RUIZ DE LA TORRE, J. 1979. Árboles y arbustos de la España Peninsular. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Madrid. 512 pp.
- CHUNG, M.G. & EPPERSON, B.K. 1999. Spatial genetic structure of clonal and sexual reproduction in populations of *Adenophora grandiflora* (*Campanulaceae*). *Evolution* 53: 1068-1078.
- DORKEN M.E. & ECKERT, C.G. 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*). *Journal of Ecology* 89: 339-350.
- FALUSH, D., STEPHENS, M. & PRITCHARD, J.K. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567-1587.
- GERBER, S., CHABRIER, P. & KREMER, A. 2003. FaMoz: a software for parentage analysis using dominant, codominant and uniparentally inherited markers. *Molecular Ecology Notes* 3: 479-481.
- GIL ALBARRACÍN, A. 2002. Simón de Rojas Clemente Rubio. Viaje a Andalucía. «Historia Natural del Reino de Granada» (1804-1809). Ed. Griselda Bonet Girabet. Barcelona. 1247 pp.
- GÓMEZ, J.M., GARCÍA, D. & ZAMORA, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, 180, 125-134.
- HARDY, O.J. & VEKEMANS, X. 2002. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* 2: 618-120.
- LAGUNA, M., 1870. Comisión de la Flora Forestal Española. Resumen de los trabajos verificados por la misma durante los años 1867 y 1868. Tomo I. Madrid. 372 pp.
- MEMORIA 1820. Memoria sobre la pertenencia, extensión, calidad de tierras, población y administración de los Montes de Toledo por el Ayuntamiento de esta ciudad, y sobre el sistema que deberá adoptarse en su repartición y enagenación; presentada á las Cortes generales por los ciudadanos Julián Antonio y Agrimensor Francisco Martínez Robles, Miliciano voluntario de Caballería y Catedrático de Agricultura de Toledo. Edición facsímil, 1984. Asociación Cultural de los Montes de Toledo.
- MONTE, F., CAÑELLAS, I., DEL RÍO, M., CALAMA, R. & MONTERO, G., 2004. The effects of thinning on the structural diversity of coppice forests. *Annals of Forest Science* 61: 771-779.
- OLALDE, M., HERRÁN, A., ESPINEL, S. & GOICOECHEA, P.G. 2002. White oaks phylogeography in the Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 156: 89-102.

- PARKS, J.C. & WERTH, C.R. 1993. A study of spatial features of clones in a population of Bracken Fern, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae). *American Journal of Botany* 80: 537-544.
- PETERSON, C.J. & JONES, R.H. 1997. Clonality in woody plants: a review and comparison with clonal herbs. En: H. de Kroon, & J. van Groenendael (eds.) *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. pp. 263-289. Backhuys Leiden, The Netherlands.
- PRITCHARD, J.K., STEPHENS, M. & DONNELLY, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- RUIZ DE LA TORRE, J. 2006. Flora Mayor. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 1756 pp.
- SEGURA GRAÍÑO, C. & DE MIGUEL J.C. 1990. Tomás López. Diccionario Geográfico de Andalucía: Granada. Editorial Don Quijote. Granada. 306 pp.
- SERRADA, R., GONZÁLEZ, I., LÓPEZ, C., MARCHAL, B., SAN MIGUEL, A. & TOLOSANA, E. 1994. Dasometric classification and alternative silvopastoral uses of rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) stands in Madrid. Design of a pilot project. *Investigación Agraria Sistemas y Recursos Forestales. Fuera de Serie* 3: 79-88.
- SEVILLA MARTÍNEZ, F. 2008. Una teoría ecológica para los montes ibéricos. IRMA S.L., León. 715 pp.
- SUVANTO, L.I. & LATVA-KARJANMAA, T.B. 2005. Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). *Molecular Ecology* 14: 2851-2860.
- STEINGER, T., KÖRNER, C. & SCHMID, B. 1996. Long-term persistence in a changing climate: DNA analysis suggests very old ages of clones of alpine *Carex curvula*. *Oecologia* 105: 94-99.
- VALBUENA CARABAÑA, M., GONZÁLEZ MARTÍNEZ, S.C., SORK, V.L., COLLADA, C., SOTO, A., GOICOECHEA, P.G., & GIL, L. 2005. Gene flow and hybridisation in a mixed oak forest (*Quercus pyrenaica* Willd. and *Quercus petraea* (Matts.) Liebl.) in central Spain. *Heredity* 95: 457-465.
- VALBUENA CARABAÑA, M. 2006. Estructura genética e hibridación de *Quercus petraea* (Matts.) Liebl. y *Quercus pyrenaica* Willd. en La Sierra Norte de Madrid. Tesis Doctoral, ETSIM, Universidad Politécnica de Madrid.
- VALBUENA CARABAÑA, M., GONZÁLEZ MARTÍNEZ, S.C., HARDY, O.J. & GIL, L. 2007. Fine-scale spatial genetic structure in mixed oak stands with different levels of hybridization. *Molecular Ecology* 16: 1207-1219.
- VALBUENA CARABAÑA, M., GONZÁLEZ MARTÍNEZ, S.C. & GIL, L. 2008. Coppice forests and genetic diversity: A case study in *Quercus pyrenaica* Willd. from Central Spain. *Forest Ecology and Management* 254: 225-232.
- VALBUENA CARABAÑA, M., DELGADO GALA S., LORENZO Z., GONZÁLEZ DONCEL, I. & GIL, L. 2009. Caracterización de cepas en tallares de *Quercus pyrenaica* Willd. En: *Actas 5º Congreso Forestal Español*. Ref: 01-342.
- VALBUENA CARABAÑA, M., LÓPEZ DE HEREDIA, U.L., FUENTES UTRILLA, P., GONZÁLEZ DONCEL I, & GIL, L. 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Review of palaeobotany and palynology* 162: 492-506.
- XIMÉNEZ DE EMBÚN, J. 1977. El monte bajo. Ministerio de Agricultura, Madrid. 90 pp.
- YOUNG, A.G., HILL, J.H., MURRAY, B.G. & PEAKALL, R. 2002. Breeding system, genetic diversity and clonal structure in the sub-alpine forb *Rutidosia leiolepis* F. Muell. (*Asteraceae*). *Biological Conservation* 106: 71-78.

ANEXO I: RESEÑAS HISTÓRICAS

Para las poblaciones situadas en los Montes de Toledo, hoy localizadas en terrenos del P.N. de Cabañeros, se conservan documentos que describen las clases y calidad de terrenos de los términos de sus pueblos, los diversos usos que se les daba a la tierra, y la situación del arbolado, de los que se evidencia el estado de maltrato y la intensidad de los aprovechamientos de los que eran objeto. En la *Memoria sobre la pertenencia, extensión, calidad de tierras, población y administración de los Montes de Toledo por el Ayuntamiento de esta ciudad, y sobre el sistema que deberá adoptarse en su repartición y enagenación* (MEMORIA 1820) presentada a las Cortes generales en 1820 se describe que «en los Montes...observaremos criarse espontáneamente...una gran porción de robustas encinas, siendo entre ellas las mas comunes la encina llamada comun, la humilde, la vellosa, la gramuncia, el rebollo, el roble, quegigo, coscoja y alcornoque...Cada pueblo de los Montes tiene su término...acotada una porción de tierra con el título de dehesa boyar, que la disfrutan por sí solos sus ganados...Ademas á los pueblos del interior...se les ha permitido labrar en lo que llaman rozas...El terreno señalado lo reparten entre si los vecinos de cada pueblo; y como deban pasarse muchos años, antes que vuelva á rozarse la misma tierra, y no tengan por consiguiente interes alguno en desceparla y laborearla bien, el único cultivo que le dan consiste en rozar los arbustos y matas en la primavera, reunir lo rozado en montones que pegan fuego á fin de Agosto, ocasionándose no pocas veces considerables daños, á causa de propagarse el fuego, con el mas mínimo descuido, leguas enteras...A pesar de ser tan estensos los terrenos para pastos comunes, son pocos á proporcion los ganados que en ellos libran su subsistencia; por quanto siendo comun el disfrute nadie procura mejorarlos...Y...no permitiéndose limpiar el monte de las muchas é inútiles jaras y arbustos, se han ido apoderando del terreno de tal manera, que han remplazado en la mayor parte á las encinas y demás árboles útiles... Para aumentar los pastaderos suelen los pastores con mucha frecuencia pegar fuego al monte, no pudiéndose averiguar nunca el autor; cuyos fuegos, propagándose las mas vezes por leguas enteras, reducen á cenizas una infinidad de preciosos árboles...Por el ningun sistema que se ha seguido en las

cortas de maderas, se nota la mayor confusión en el arbolado: nada mas comun, que observar tallares uno, de dos y tres años mezclados entre sí y con árboles de todas edades, y algunos tan reviejos que se les ve pe-recer por su ancianidad. Por consiguiente todo el monte es a un mismo tiempo pardo y hueco, alto y bajo, ó mas bien un confuso matorral, donde lo que mas abunda es lo mas inútil...»

Durante el reinado de Fernando VII, como consecuencia del proceso de enajenación de los Montes de Toledo se dictó una Real Orden de 27 de agosto de 1827 con el fin de reducir a cultivo los inmensos terrenos improductivos de los Montes, pertenecientes a la jurisdicción de la ciudad de Toledo y repartirlos entre los habitantes de los pueblos inmediatos. En el Archivo de la Diputación de Toledo se conserva el Fondo de la Intendencia de la Provincia en el que figuran varias series de documentos de las que puede extraerse información muy valiosa acerca del estado de degradación del arbolado debido al intenso y desordenado uso que se realizaba del mismo y acerca de las actuaciones de mejora necesarias para tornar productivos los terrenos de los términos de los pueblos. En el año 1831 se redactaba el señalamiento de la «*Dehesa de Mejorada y Valle del Berezoso*», en cuyos terrenos se localiza actualmente la población denominada El Brezoso perteneciente a la Jurisdicción del lugar de Alcoba y en cuyo certificado puede leerse que el terreno es «susceptible de mejoras, tanto para siembras como para pastos, por hallarse la mayor parte de este valle lleno de arboles, que por el poco cuidado y por haberse en otro sitio fabricado carbon, en el día no promete nada, pero si por el contrario sé cuidase, se formaría un monte alto, hueco y produciría pastos, pero lo demas del terreno que comprende esta Dehesa, es indispensable el descuaje de matas inútiles con que está poblado para que sea util...en lo interior del valle que es el terreno más apreciable de esta Dehesa, se halla destruido enteramente el hermoso arbolado que tenía, ya por el fuego, ya por las cortas, principalmente toda la sierra hombría del Rey, cuyo monte de chaparro la mayor parte ha sidó talado arbitrariamente...Es susceptible esta Dehesa de algunas mejoras...donde guiando el arbolado podría formarse un hermoso monte hueco y hacerse algunos plantíos...tanto para hacer la siembra...como para mejorar los pastos le será indispensable al adquiredor limpiarlo de todo el monte inutil

que contiene, y que sus rayces no permiten vegetar las plantas de macolla...»

En el año 1829 se redacta el «*Expediente general del término y dehesa boyal hecho al lugar de los Nabalucillos de Toledo*» donde se describen los límites del término, en cuya parte más meridional se sitúan «*el Laderon de la Calanchera. Los laderones que bierten al arroyo del Chorro*» donde actualmente se localizan las parcelas denominadas La Calanchera y El Chorro. Del *Señalamiento de Montes* se deduce el penoso estado del arbolado y la estructura de monte bajo que presenta pues en el texto puede leerse que: «*Atendiendo al fomento y conservación del Arbolado, tan recomendado por repetidas Reales ordenes...ciñéndonos a los sitios en que la misma naturaleza espontáneamente los produce, señalamos, para que se guíe, olibe y fomite de modo que pueda ser monte alto, hueco y que se pueda pastar libremente, y al mismo tiempo hacerse arboles gruesos...*». Estas dos poblaciones quedan justamente al otro lado -en la solana- de la «*hombría de Sierra Fria*», que formaba parte del «*Trozo titulado La Parrilla*» perteneciente a los terrenos señalados el mismo año en el «*Expediente General del Señalamiento de leñas para Carboneo a la Ciudad de Toledo*», en los que se seleccionaron «*los sitios de estos sus montes más poblados de árboles, que su cepa y criadero es más abundante y que su local no es a propósito para cultivo, y es considerado como sobrante a los señalamientos de los términos de los Pueblos comprendidos dentro del área del recinto de estos montes, y más próximos a dicha ciudad*». En los terrenos señalados se decía que, «*la mayor parte de su monte es quejigo y la menor encina*» determinándose que «*puede producir de diez en diez años, los cientos cuarenta y cincuenta mil arrobas de carbón que quedan expresadas*» para el consumo de la ciudad de Toledo. Cabe pensar, por tanto, que los terrenos en los que se sitúan las dos parcelas de estudio, hoy poblados mayoritariamente por rebollares de *Q. pyrenaica*, serían aprovechados por los vecinos de los Navalucillos, bien por su ganado lanar y cabrío (Diccionario Geográfico Universal, 1932), bien para el uso de sus leñas y carbones, con turnos similares a los terrenos señalados para el disfrute de la ciudad de Toledo, bien aprovechados para la *fábrica de curtidos con especialidad de cordovanes* que existía por entonces en el lugar (MEMORIA 1820).

En el último cuarto del siglo XIX, Tomás López, Académico de la Historia y Geógrafo de los dominios de Su Majestad, inicia la importante obra de elaboración de un Diccionario Geográfico-Histórico de España para lo cual envía un cuestionario a los párrocos de los pueblos, quienes, a lo largo de los años, van remitiendo sus respuestas acerca de la localización de sus villas, ríos, montes, caminos, etc. Sin embargo, esta ambiciosa obra nunca se terminó, si bien se conserva un gran número de documentación en la Biblioteca Nacional de Madrid. En el caso de la provincia de Granada, dichos documentos han sido editados recientemente (SEGURA GRAÍÑO & DE MIGUEL 1990). En la descripción de los lugares de la Sierra Nevada, podemos encontrar el vocablo «robles» en los pueblos de Cañar, Dílar, Güejar Sierra, Pórtugos y Soportújar. En la descripción del Lugar de Cañar, perteneciente al Conde de Sástago y en cuyo término se sitúan las poblaciones de *Q. pyrenaica* de la Hoya del Nevazo estudiadas en este proyecto, el párroco señala que «*en las sierras del término...hay un corto bosque de encinas y robles*».

En 1774 el cura de La Peza describe los terrenos que se hallan a 3 leguas en torno a dicho lugar citando el «*Cortijo de Lugros. Está al mediodía, es parroquia y fue aneja a la villa de Beas*» a cuyo término municipal pertenece actualmente La Dehesa del Camarate, entonces propiedad del Marqués de Mondéjar. Así mismo, describe «*El arroyo de la Herrería, que tiene su nacimiento en el terreno que llaman del Camanate ...Se componen sus corrientes de varias fuentes que arrojan al Norte tres brazales de agua. Pasa por dicha Herrería que sus aceñas sirven para el movimiento del artefacto que ladró en bruto el hierro*». Esta descripción coincide con la cabecera del actual Río Alhama y documenta la existencia de las Herrerías de Lugros. Entre 1804 y 1809 Simón de Rojas Clemente Rubio, naturalista ilustrado, realiza diversos viajes a Andalucía en los que documenta la actividad de dicha fábrica de hierro, la cual consume el picón de «*un espeso chaparral, con alguna coscoja, que pertenece a la Dehesa del Barranco, en que todo son chaparras para el consumo de la Herrería*»...encinar que califica en otro lugar como «*uno de los mejores de la Sierra*» (GIL ALBARRACÍN 2002). Todavía hoy se conserva el

nombre de Cañada Real de Herrerías. Cabe esperar que, además de las encinas, los robles que allí hubiera fueran también objeto de cortas, cuya madera bien pudiera haber sido destinada a la fábrica de hierro o carboneada para consumo doméstico. En el camino de La Peza a Granada, el mismo autor señala lo «poco frecuentado» que éste está «que apenas pasan sino los carboneros que continuamente llevan carbón a Granada desde La Peza y Lugros». Así mismo, el botánico ofrece una descripción muy interesante de las dehesas localizadas en la Sierra Nevada, del uso de sus leñas y de la importante carga ganadera que soportan: «De 6 en 6 ó de 7 en 7 se deja cortar en las Dehesas la mitad del monte alto y bajo, que se hace carbón, por cuatro mil reales, unas Dehesas con otras». De la Dehesa del Camarate dice: «Ha 9 ó 10 años que la tomó el Rey. Pastan en ella mil cabras, cuatro mil lanaras, mil mayores. Está arrendada en 14.000 reales...ya no entran lanaras, desde que el Rey las tomó para sus potros en arriendo, de los que tendrá unos 300...». En los mapas actuales puede observarse que, a lo largo del barranco del Río Alhama, transcurre la Cañada Real de los Potros. Más allá de las dehesas de la Sierra en las que «desde el día de San Juan hasta el día de Todos Santos están los ganados» pastores y bestias hacían uso de arbustos, matas y todo tipo de leñas que tuvieran a su alcance. Globalmente, el mismo autor calcula que «Cien mil o más cabezas apastarán en la parte septentrional de Sierra Nevada, sin contar la Jurisdicción de Guadix, o sólo en la de Granada o a vista de ésta. En su parte meridional poco cabrío y mucho lanar y vacuno. En la parte de Guadix poco cabrío, mucho lanar y vacuno», lo que remarca el importante uso ganadero que se ha hecho históricamente de estos parajes serranos. Sin detenerse a detallar la estructura del arbolado, el autor señala que «la encina y el roble pueblan toda la sierra cuando no está descarnada, como sucede en todas sus cumbres y tajos, que son muchísimos».

Algo más de treinta años después, en 1837, tras la guerra de la Independencia y los cambios de gobierno liberal y absolutista, el botánico suizo Charles Edmond BOISSIER, en su viaje a Sierra Nevada, da muestra del estado general de degradación que sufren árboles y arbustos: «Todos están en general desparramados, de varios de ellos, solamente se encuentran algunos pies en cada valle. Por varios indicios se ve que antes tuvieron que ser mucho más numerosos y formar unas zonas forestales muy bien limitadas, pero la escasez de leña en estos montes les resulta fatal y cada día desaparecen más». En las referencias expresas que hace a *Q. pyrenaica*, en los valles de los ríos Monachil, Genil y Maitena, señala la presencia de «bosquecillos de *Q. toza*». En su descripción del barranco de San Juan señala: «En el fondo del valle, vi algunos bosquecillos de *Q. toza* cuyos pies merecían por primera vez el nombre de árbol, aunque sólo fueran del grosor de la pierna y sólo alcanzaran unos veinte pies de alto.»

En años sucesivos, la presión a la que se somete el arbolado parece haberse incrementado. Entre 1867 y 1880, la Comisión de la Flora Forestal realiza diversas vistas a Sierra Nevada y documenta que «el estado forestal de la parte de Sierra Nevada visitada por nosotros no puede ser más triste; solo quedan pequeñas matas». Tan sólo en la umbría del valle del Maitena señalan que «la vegetación leñosa ofrece ya alguna variedad». Allí «El *Q. toza* es la especie dominante; hay poquísimos árboles, pero se ven algunos trozos de monte bajo en buen estado, a pesar de la gran pendiente del terreno». «El matorral aquí no es fuerte; los árboles son pocos y no llegan a formar rodales; antes quizá los haya formado el «*Quercus toza*» y aun podría volver a formarlos, puesto que abundan las matas de esa especie». En el Barranco de San Juan describe: «la solana está casi toda pelada: la umbría, cubierta principalmente por el «*Q. toza*» del que solo quedan matas y algún arbolillo». En otros puntos «rodalillos de roble de regular vegetación» (LAGUNA, 1870).