

El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste?

J.C. Linares¹, J.A. Carreira²

(1) Grupo de investigación P.A.I. RNM-296 "Ecología Forestal y Dinámica del Paisaje".
Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales. Universidad Pablo de Olavide. Carretera de Utrera Km 1, Sevilla.
(2) Grupo de investigación P.A.I. RNM-296 "Ecología Forestal y Dinámica del Paisaje".
Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Jaén. Campus Las Lagunillas B-3, Jaén.

➤ Recibido el 8 de septiembre de 2006, aceptado el 8 de septiembre de 2006.

El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? El pinsapo (*Abies pinsapo*, Boiss.) es un abeto, relicto del Terciario, endémico de tres sierras de las provincias de Málaga (Sierra de las Nieves, Sierra Bermeja) y Cádiz (Sierra de Grazalema), en la zona occidental de las Cordilleras Béticas. Se distribuye entre 1000 y 1700 m de altitud, ocupando poco más de 2000 Ha, siempre en laderas umbrías con orientación norte, donde recibe abundante precipitación orográfica (desde 1000 hasta incluso 3000 mm anuales). En la franja basal de su distribución forma bosques mixtos con encinas, quejigos e incluso alcornoques; mientras que, en bandas altitudinales más elevadas, tiende a formar bosques puros, los pinsapares, cuya fisionomía asemeja la de un bosque de coníferas templado-boreal, a pesar de encontrarse inmersos en una región de clima Mediterráneo. La excepcionalidad y singularidad biogeográfica del pinsapo, compartida con la del resto del grupo de abetos circum-mediterráneos, deriva de una extraordinaria concatenación de eventos que incluye el levantamiento de cordilleras costeras con el choque de las placas tectónicas eurosiberiana y africana, la progresiva aridificación del clima en la cuenca mediterránea que se inicia a mediados del Mioceno, seguida de la alternancia de periodos glaciares y de calentamiento climático interglaciario durante el Cuaternario; y de la existencia, entre tantos avatares que jugaban en su contra, de refugios locales que permitieron su pervivencia como especie relicta. Como resultado de su singularidad biogeográfica, los pinsapares constituyen islas de biodiversidad, con numerosas especies asociadas, tanto de plantas como de animales, muchas de ellas también endémicas. Asimismo, representan un modelo excepcional para el seguimiento de síntomas tempranos del calentamiento climático.

Palabras clave: *Abies pinsapo*, biogeografía, biodiversidad, estructura y función, estado de conservación.

***Abies pinsapo* (Boiss.), the Andalusian endemic fir.** *Abies pinsapo* (Boiss.) is a relict, endemic fir species, that grows at Sierra de las Nieves and Sierra Bermeja (Málaga), and Sierra de Grazalema (Cádiz), in the western part of the Betic Mountain Range (S. of the Iberian peninsula). It is currently distributed within 1000-1700 m a.s.l., occupying about 2000 Ha only, in north-facing slopes, where local geographic and orographic determinants allow for very high precipitation values (from 1000 up to 3000 mm). In its basal altitudinal range, *Abies pinsapo* forms mixed forests with several *Quercus* species (*Q. rotundifolia*, *Q. faginea*, and even *Q. suber*). At higher altitude, it forms dense and pure stands, the "pinsapares", that resemble, in physiognomic terms, temperate-boreal conifer forests, despite being within a mediterranean-type climate region. The biogeographic singularity of *Abies pinsapo*, shared with that of the rest of circum-mediterranean fir species, resulted from an extraordinary concatenation of events, including the collision of the Eurasian and African tectonic plaques and the formation of coastal mountain ranges around the Mediterranean basin, the progressive aridification of the climate that took place from the mid-Miocene, the fluctuation between glacial and inter-glacial periods during the Quaternary, and the existence of local refuges that enabled its survival as a relict species. As a result of their biogeographic singularity, the "pinsapares" represent biodiversity islands, holding many associated endemic plant and animal species. They also constitute a specially suitable model to assess for early-warning signs of the global warming.

Key words: *Abies pinsapo*, biogeography, biodiversity, canopy structure, biogeochemical cycling, conservation status.

De viajeros y naturalistas románticos, y encuentros inesperados

“Estos investigadores incorporan el sol a su vida, muestran su coraje, dan una cierta confianza a sus fuerzas, una cierta consideración a sus facultades personales. A más abatimiento mayor gusto por la vida (...) allí están los tesoros; durante todo este tiempo, España ha sido el sueño de Edmond.”

Así expresaba Valérie, en una carta fechada en Ginebra el 25 de febrero de 1837 y dirigida a su prometido (Agénor de Gasparin), sus temores ante la ocurrencia de su hermano de emprender viaje al Sur de España. Los temores no eran infundados pues, en dicha época, la escasez y dificultad de las comunicaciones, y el bandolerismo, eran plenamente vigentes en los lugares previstos de visita, como la Serranía de Ronda. También es cierto, no obstante, que toda una pléyade de viajeros europeos realizaron, de modo coetáneo, itinerarios más o menos coincidentes por la región, fascinados por una visión romántica de Andalucía consolidada por la obra de hispanistas y literatos anglosajones, como Washington Irving, entre muchos otros. Casi podríamos decir, traduciendo al lenguaje actual, que se trataba de una ruta clásica de turismo de aventura. El hermano de Valérie e intrépido viajero era Charles Edmond Boissier, ilustre botánico ginebrino (1810-1885) que, en los inicios de su carrera botánica, realizó varias campañas naturalistas de descripción de la vegetación y de herborización por tierras andaluzas (**Fig. 1**). El resultado de sus viajes se plasmó en una espléndida obra, “Voyage botanique dans le midi de l’Espagne” (existe una reedición traducida de 1995 de Caja de Granada-Universidad de Málaga), publicada en París por entregas entre 1839 y 1845, e ilustrada con profusión de láminas por M. Heyland. Dicha obra, con una mezcla deliciosa de tratado científico y de literatura histórica y costumbrista, se constituiría como pilar foráneo esencial para el conocimiento de la flora andaluza.

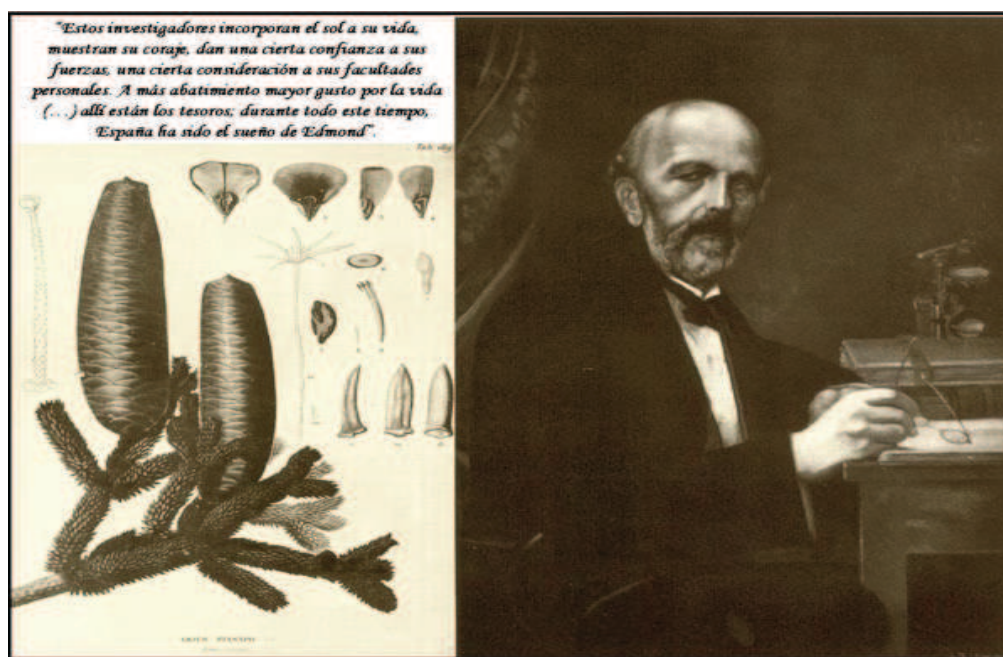


Figura 1. Edmond Boissier (1810-1885), botánico suizo, que realizó la descripción científica del pinsapo, y lámina del ejemplar de herbario. El fragmento de texto corresponde a una carta, fechada en Ginebra a 25 de febrero de 1837, de Valérie Boissier (hermana de Edmond) a su prometido (Agénor de Gasparin), donde le refiere los temores de su familia por la intención del joven botánico de viajar a España, a la Serranía de Ronda y otras zonas que constituyeron el núcleo de lo que Chapman definiría más tarde como “unexplored Spain”. (lámina de Heyland, y cuadro de Glardon; tomados de Barbey, 1931, nieto de E. Boissier, que revivió el viaje de su abuelo, realizando el primer estudio dendrológico y entomológico del pinsapar).

Cuando Edmond Boissier, que debió ser un tipo amable y simpático, llegó a Málaga, contactó con otros dos curiosos personajes: Félix Haenseler, también suizo pero afincado en la zona y gran conocedor de su flora, y Pablo Prolongo, fundador de la Sociedad Malagueña de Ciencias. Estos dos farmacéuticos y entusiastas botánicos aficionados, le acompañaron en visitas de campo y le mostraron de forma desinteresada sus herbarios, a través de los que Boissier pudo programar y enfocar sus exploraciones. La rama prensada de una curiosa conífera llamó particularmente la atención de Edmond. Según le

comentaron sus dos amigos, se trataba de una especie que los locales de la población de Estepona denominaban “pinsapo” ó “pinabete” (mezcla de pino y abeto), y que empleaban en las fiestas religiosas procesionales debido a la disposición en forma de cruz de sus ramas. Urgentemente programaron la visita y, en mayo de 1837, Boissier observa por primera vez el pinsapo en el bosque de Los Reales de Sierra Bermeja, aunque no pudo recoger piñas. Al siguiente otoño, sube a lomos de burro al pinsapar de la Sierra de las Nieves, donde le es posible recolectar material completo. La emoción que siente se refleja en sus propias palabras:

“El guía nos mostró desde lejos el primer pinsapo. Dando gritos de alegría corrimos llenos de emoción, pero, desgraciadamente, el árbol no tenía fruto. Un segundo, un tercer, me dan falsas esperanzas sucesivamente. Al fin, soy lo bastante afortunado como para encontrar uno, cuyas ramas superiores están cargadas de piñas tiesas. Nos apresuramos a trepar para cogerlas, y ya no nos queda duda sobre el género de este árbol singular. Era, ciertamente, un Abies, vecino de nuestro abeto blanco. El principal objetivo de mi excursión estaba logrado”.

Incluso más que por el propio porte y morfología de los individuos de pinsapo, Boissier quedó sorprendido por la fisiognomía del bosque, el pinsapar (**Fig. 2**), que exhibía un extraño parecido con los abetales de las montañas del Jura, al norte de los Alpes, en su Suiza natal. Se encontraba dentro de algo así como un mundo perdido: ¡En un bosque de coníferas boreal, pero en la costa mediterránea y a escasos kilómetros de África a través del Estrecho de Gibraltar!. Los viajes naturalistas por distintos continentes habían hecho familiares las ideas de “bioma” y “adaptación al ambiente”, tras constatarse que, en lugares distantes pero con condiciones climáticas regionales equivalentes, las formaciones vegetales eran fisionómicamente parecidas. Pero Boissier topó con algo completamente inesperado: ¡un pequeño reducto de bioma boreal, imbuido en la región mediterránea, a miles de kilómetros del área biogeográfica que se le presupone!.



Figura 2. Fisiognomía del pinsapar, que asemeja la de un bosque boreal de coníferas, aunque se localiza inmerso en una región con estacionalidad climática de tipo mediterráneo.

Las áreas montañosas de la cuenca mediterránea se caracterizan por una riqueza florística admirable y un elevado número de endemismos (Quézel *et al.*, 1999). Boissier tuvo la oportunidad de describir, además del pinsapo, muchos otros endemismos Béticos. Esta diversidad es básicamente el resultado de la heterogeneidad ambiental de la región y de complejos procesos paleobiogeográficos (Cowling *et al.*, 1996).

¿Qué hace un tipo como tú en un lugar como éste?

La singularidad biogeográfica del pinsapo resulta de una extraordinaria concatenación de eventos, que se inicia en el periodo Terciario. El choque de las placas tectónicas eurosiberiana e ibérica con la africana produjo el levantamiento de cordilleras costeras de gran complejidad orográfica y el moldeamiento de la costa mediterránea. Al final del terciario, partiendo de condiciones méxicas, se produce la progresiva aridificación del clima en la cuenca Mediterránea; a lo que sigue una alternancia de periodos glaciares y de calentamiento climático interglaciario durante el Cuaternario. Si podemos observar hoy el pinsapo en el Sur de la península Ibérica es porque, entre todos estos avatares geo-climáticos, que jugaban en su contra, siempre se dieron casualidades, eventos altamente improbables, en forma de refugios locales, que permitieron su pervivencia como especie relictas.

Durante el final del Mioceno y en el Plioceno (7,2-1,8 ma AP) (Gradstein *et al.*, 2004), la flora de la actual cuenca mediterránea experimentó una creciente diferenciación (Mai, 1989). El principal impulsor de los cambios en las comunidades vegetales a finales el terciario parece haber sido la tendencia al descenso de la precipitación estival, que culmina en el patrón estacional mediterráneo actual. La sequía en determinados periodos del año, especialmente cuando está asociada a altas temperaturas durante la estación de crecimiento, requiere de adaptaciones específicas y es intolerable para especies de carácter mésico. Una consecuencia de esa presión climática es la segregación de la flora en gradientes altitudinales, latitudinales y topográficos ajustados a las características individuales de cada taxa.

El desarrollo de este régimen climático cada vez más árido no fue simultáneo en toda la cuenca mediterránea, sino que se produjo inicialmente en las regiones más meridionales y orientales de la cuenca mediterránea, para avanzar posteriormente hacia las regiones nor-occidentales de la misma. Esta aridificación progresiva sureste-noroeste parece haber marcado la secuencia de especiación de los abetos circum-mediterráneos, entre los que se incluye el pinsapo, a partir de un antecesor común de distribución amplia a finales del Terciario (Linares, datos no publicados).

Con el inicio, a mediados del Mioceno, de alternancias climáticas con periodos húmedos y secos, las poblaciones del abeto ancestral fueron fragmentándose, comenzando por la porción suroriental de la cuenca mediterránea. La persistencia hasta la actualidad, como relictas, de algunas de las poblaciones que fueron quedando aisladas en sistemas montañosos, con la aridificación del clima, fue posible gracias a la existencia de refugios locales (Tzedakis *et al.*, 2002, Carrión *et al.*, 2003a, Willis y Niklas, 2004); propiciados por la complejidad orográfica y la existencia de estrechos gradientes de oceanidad/continentalidad que son típicos en los territorios peninsulares de la cuenca mediterránea. Reconstrucciones paleoclimáticas muestran que los factores que permiten en la actualidad elevadas precipitaciones en la parte occidental de las montañas Béticas y del Rif, el oeste de Grecia, etc. (esencialmente precipitaciones de origen orográfico por elevación de aire húmedo desde el mar), también funcionaron durante los periodos glaciares, moderando el impacto de la aridez regional en las poblaciones de árboles (Roy *et al.*, 1996, Willis *et al.*, 2000, Tzedakis *et al.*, 2002). Tanto en el pasado como ahora, la precipitación absoluta en estos reducidos refugios locales resultó determinante.

En sus refugios, estas poblaciones debieron experimentar una fuerte presión selectiva, que derivó en adaptaciones locales que les permitieron sobrevivir. En este escenario, comenzaron a diferenciarse los dos grupos de abetos circum-mediterráneos que se distinguen en la actualidad en base a caracteres morfológicos y ecofisiológicos (Aussenac, 2002), y que incluyen a nueve especies y un híbrido natural (Fig. 3) (Mitsopoulos y Panetsos, 1987, Scaltsoyiannes *et al.*, 1999, Parducci *et al.*, 2001): *A. pinsapo* en España, *A. pinsapo* var. *marocana* y *A. pinsapo* var. *tazaotana* en Marruecos, *A. numidica* en Argelia, *A. nebrodensis* en Sicilia, *A. nordmanniana*, *A. bornmuelleriana*, *A. equi-trojani* y *A. cilicica* en Turquía, *A. cephalonica* y el híbrido natural *A. borisii-regis* ($A. \times borisii-regis = A. alba \times A. cephalonica$) en Grecia y *A. alba* en el centro y sur de Europa.



Figura 3. Distribución actual de las distintas especies que constituyen el grupo de abetos circum-mediterráneos.

Inicialmente, en la zona SE y S de la cuenca Mediterránea, se diferenciaría un grupo de abetos que mantienen en la actualidad caracteres morfológicos y reproductivos primitivos: primero quedarían aislados los ancestros del actual *Abies cilicica* turco, después vendrían el turno del *A. numidica* argelino y, finalmente, el de *Abies pinsapo* en la zona del Estrecho de Gibraltar, que daría lugar posteriormente a sus tres variedades actuales. Las presiones selectivas sobre estos abetos ancestrales, aislados de modo temprano, derivaron en estrategias adaptativas de cara la persistencia: longevidad, crecimiento primario lento y de tipo preformado, frugalidad e indiferencia edáfica, corto periodo de crecimiento pero largos ciclos internos, y resistencia al frío y a la sequía; que son características ecofisiológicas comunes a las tres especies actuales del grupo. El prolongado aislamiento entre estas tres especies y la deriva genética explicaría que, aunque comparten caracteres morfológicos y ecofisiológicos, la distancia genética entre ellas sea elevada (Scaltsioyiannes *et al.*, 1999).

El proceso de aislamiento inicial pudo también afectar a las poblaciones ancestrales del *Abies cephalonica* griego (**Fig. 3**), aunque esta especie presenta en la actualidad rasgos más modernos, debido a solapamientos posteriores de sus poblaciones con las de otros abetos centroeuropeos y del Cáucaso en periodos glaciares durante el Cuaternario. Es típico en el género *Abies* que la especiación por aislamiento geográfico, aunque derive en notables diferencias morfológicas, no desarrolle barreras reproductivas fuertes (Hunt, 1993). Por ello, cuando las distribuciones de las especies se solapan, la introgresión entre los taxones es la regla. En los casos de *Abies cilicica* (en Turquía) y de *A. numidica* (en Argelia), el proceso de aislamiento inicial no debió romperse con las glaciaciones cuaternarias (el propio Mediterráneo constituiría una barrera).

En el caso del pinsapo, y según sugieren distintas evidencias palinológicas (Combourieu-Nebout *et al.*, 1999, Burjachs y Allue, 2003, Carrión *et al.*, 2003b, Burjachs y Casas, 2006), sí existieron solapamientos geográficos, durante periodos glaciares cuaternarios, con los ancestros de *Abies alba* (cuyo límite meridional de distribución actual está en los Pirineos). No obstante, la conexión se cerraría hace unos 150.000-200.000 años, con la instalación de la cuña semiárida del sureste de la península ibérica, por lo que el intercambio ya no debió funcionar en las últimas glaciaciones. Todo esto explicaría que el pinsapo, aunque tiene caracteres morfológicos primitivos, muestra mayor distancia genética (diferenciación aloenzimática) con *A. silicica* y *A. numidica*, que con poblaciones pirenaicas e italianas de *A. alba* (Scaltsioyiannes *et al.*, 1999), que es una especie con rasgos más modernos. Resultados recientemente obtenidos indican afinidad genética entre muestras del hongo patógeno de raíz *Heterobasidion annosum* s.l. muestreadas tanto en pinsapos como en poblaciones de *A. alba* pirenaicas e italianas (C. Calzado-Martínez, comunicación personal), lo que refuerza la hipótesis de solapamiento geográfico e intercambio entre *A. pinsapo* y *A. alba* al menos durante algunos periodos glaciares.

El segundo grupo de abetos circum-mediterráneos engloba al resto de especies (incluida *A. cephalonica*), con rasgos morfológicos más modernos, indicando una especiación más tardía. Se distribuyen por la zona norte y nor-occidental de la cuenca mediterránea (**Fig. 3**), donde la aridificación del clima progresó más lentamente y alcanzó menor intensidad. Solapamientos geográficos entre las especies de este grupo en periodos glaciares han sido la regla y, consiguientemente, procesos de hibridación e introgresión. Se ha comprobado, por ejemplo, que durante la última glaciación (Würm, 90.000-12.000 a AP), *A. alba* en la zona de los Balcanes se retiró hacia el sur y hacia cotas más bajas como respuesta a las bajas temperaturas, y quedó finalmente restringido a refugios. Durante esta migración, *A. alba* se hibridó con antiguos progenitores de *A. cephalonica* del centro de Grecia hasta que, con la fusión de los glaciares (Holoceno), se desplazó hacia el norte y recolonizó Europa (Konnert y Bergmann, 1995; Van Andel y Tzedakis, 1996; Hewitt, 1999; Hewitt, 2000). El actual *Abies borisii-regi* es el híbrido natural resultante de este proceso. Las adaptaciones de estas nuevas especies de abetos circum-mediterráneos apuntaron hacia una mayor eficiencia en la captación de luz (e.g., disposición biaxial de las acículas sobre las ramas, en lugar de helicoidal como en el grupo de *Abies pinsapo*), en la capacidad de regeneración, e incluso en una mayor plasticidad en el crecimiento (menor grado de preformación).

Distribución actual, condiciones ambientales y estatus de conservación

Lo insólito de esta trama biogeográfica explica la extrañeza de Boissier al encontrar un bosque de abetos en la mitad Sur de la península Ibérica. Dentro de una vasta región de clima mediterráneo, únicamente en las cordilleras Béticas, y dentro de éstas, sólo en su parte occidental, y aquí exclusivamente en tres sierras cercanas a la costa en Málaga (Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja) y Cádiz (Sierra del Pinar en Grazalema); existen unas pocas pendientes con orientación de componente norte y suficiente altitud (entre 1000 y 1700 m s.n.m.) (**Fig. 4**), en las que las condiciones microclimáticas son tolerables para el pinsapo. Pura casualidad. En estas zonas, muy localmente, la precipitación media está por encima de los 950 mm al año, pudiéndose registrar cifras de hasta 3000 mm en Grazalema. A pesar de esa elevada precipitación anual, la estacionalidad mediterránea impone un periodo estival seco y cálido, incluso en estas montañas. Sólo en laderas de elevada pendiente orientadas al norte, la umbría permite la suficiente humedad ambiental durante todo el año que requiere el pinsapo.



Figura 4. Los pinsapares se localizan en pendientes con orientación norte, entre 1000 y 1700 m de altura en sierras costeras de la parte occidental de las Cordilleras Béticas. Aspecto del límite superior de distribución del pinsapar en la Sierra de las Nieves, Puerto de los Pilonos (1700 m de altitud).

El pinsapo es, no obstante, frugal en cuanto a requerimientos edáficos, apareciendo sobre variados tipos de suelo (Mollisoles, Inceptisoles y Entisoles) y litologías. En las sierras de Grazalema y de las Nieves se asientan fundamentalmente sobre sustratos calcáreos (calizas, dolomías, margocalizas), mientras que los pinsapares de sierra Bermeja aparecen sobre peridotitas y serpentinas. También se pueden encontrar pequeños rodales dispersos sobre otros tipos de materiales, como cuarcitas y gneises.

El pinsapo ocupa actualmente una superficie aproximada de sólo 2350 Ha. No obstante, la evolución en las últimas décadas ha sido muy positiva, habiéndose pasado de unas 450 Ha en la década de 1940, cuando se tomaron las primeras medidas de protección, a las más de 2000 Ha actuales (Ruiz de la Torre, 1994). Los únicos bosques de pinsapos de cierta extensión se encuentran en las tres sierras citadas: de las Nieves (Ronda) y Bermeja (Estepona) en la provincia de Málaga, y del Pinar (Grazalema) en la de Cádiz; aunque es posible encontrar pinsapos dispersos o formando pequeños rodales en algunos otros puntos de los términos municipales de Ronda, Parauta, Istán, Monda, Ojén, Tolox, Yunquera, Estepona, Casarabonela y Cortes de la Frontera.

La mayor parte de los pinsapares se encuentran protegidos por la Ley 2/89, de 18 de julio de 1989, dentro de los Parques Naturales Sierra de Grazalema (1984) y Sierra de Las Nieves (1989), y del Paraje Natural Los Reales de Sierra Bermeja (1989). En el ámbito europeo, los pinsapares han sido incluidos en la directiva 92/43, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres. Como especie, el pinsapo se encuentra protegido por el Decreto 104/94 que establece el Catálogo Andaluz de Especies de Flora Silvestre Amenazadas, bajo la categoría de “en peligro de extinción” (Blanca *et al.*, 2000).

Descripción de la especie

La primera descripción científica del pinsapo fue realizada, como hemos visto, por E. Boissier a principios del siglo XIX: *Abies pinsapo* Boiss., Biblioth. Univ. Génève, sér. 2, 13: 402, 406 (1838). Parece que, con anterioridad, el pinsapo fue descrito por el botánico español Simón de Rojas Clemente (1777-1827), aunque no quedó constancia escrita de ello debido a que los materiales y notas de sus viajes por la Serranía de Ronda fueron destruidos durante una revuelta popular en Sevilla en 1823 (Colmeiro, 1858).

El pinsapo es un abeto de hasta 30 m de altura, con porte piramidal (**Fig. 5**), tronco recto de hasta 1 m de diámetro, y ramas horizontales a menudo triverticiladas. La corteza es cenicienta, y fisurada longitudinalmente en individuos viejos. Las hojas son aciculares, rígidas, de 8-15 mm de longitud, verdeoscuros, y sentadas con disposición helicoidal sobre las ramas (**Fig. 6**).



Figura 5. Aspecto piramidal y simétrico característico de la copa del pinsapo. Ejemplares del pinsapar de la Sierra del Pinar, en el Parque Natural de la Sierra de Grazalema (20/05/2003).



Figura 6. Aspecto de las acículas del pinsapo y de su disposición helicoidal, a modo de limpiatubos, sobre las ramitas; y de los conos florales masculinos dispersando polen. (pinsapar de Yunqueira, 1200 m, abril 2006).

Presentan estomas dispersos en el haz y dos bandas estomáticas de color claro en su envés. La longevidad de las acículas es notable, de hasta 15 años. Los conos florales masculinos se disponen en grupos en la cara abaxial de las ramas inferiores del árbol (**Fig. 6**). Los femeninos aparecen erguidos en la cara adaxial de las ramas superiores del árbol (**Fig. 7a**); las piñas maduras son erectas y cilíndricas, de 10-16 x 3-5 cm, con brácteas tectrices que no sobresalen y cuya longitud es sólo $\frac{1}{4}$ a $\frac{1}{3}$ de la de las escama seminíferas (**Fig. 7b**). Las semillas, de unos 8 mm, están provistas de un ala triangular para favorecer la dispersión.



Figura 7. Aspecto de los conos femeninos, que aparecen erguidos en la cara adaxial de las ramas superiores del árbol (abril 2006, pinsapar de Yunquera, 1200 m); y de las piñas maduras son erectas y cilíndricas, y con brácteas tectrices de longitud muy inferior a la de las escama seminíferas (julio 2006, pinsapar de Ronda, 1700 m).

Biología reproductiva y del crecimiento

El pinsapo comienza a florecer cuando alcanza la edad de 25-35 años, y su ciclo reproductor se completa en un año (Arista y Talavera, 1994). A finales de julio se detiene el crecimiento vegetativo, y sobre las nuevas ramas se originan las yemas florales. Estas yemas permanecen en dormancia hasta la primavera siguiente, cuando tiene lugar la floración (abril-mayo). Los pinsapos presentan vecería, y suelen florecen en años alternos. Las condiciones ambientales pueden modificar el ciclo, siendo frecuentes episodios de "mast-seeding" cada 3-5 años. Es una especie monoica, aunque algunos ejemplares sólo producen conos femeninos, por lo que se puede considerar subdioica (Arista, 1995). La dispersión del polen es anemófila (ver **Fig. 6**). Los granos de polen miden unas 100 μm . Aunque tienen dos sacos aeríferos, se ha comprobado que el polen de pinsapo vuela poco debido probablemente a su gran tamaño y la alta humedad del aire (Arista y Talavera, 1994). Tras la

polinización, los conos femeninos comienzan a crecer para transformarse en piñas que terminan de madurar de septiembre a octubre, y dispersan los piñones durante los siguientes meses de otoño y principios del invierno.

La viabilidad de la cosecha de piñones es muy variable entre árboles. En general los árboles que viven formando masas densas producen piñones con un alto porcentaje de viabilidad mientras que pinsapos que están más o menos aislados producen muy pocos piñones viables (Arista y Talavera, 1996). Una vez en el suelo, los piñones germinan tras el período más frío del invierno (**Fig. 8**). A pesar de la importancia que los mecanismos de regeneración tienen de cara a la persistencia de especies relictas (García *et al.* 2000, Castro *et al.*, 2004; Camarero *et al.*, 2005), se tienen muy pocos datos referidos al patrón espacial de reclutamiento de la especie (Arista, 1993).



Fig. 8. Plántula de pinsapo iniciando su segunda savia, mostrando aún el ramillete verticilado de los cotiledones (color verde oscuro), que es el único crecimiento que muestran durante el primer año, y los nuevos brotes del segundo año. (pinsapar de Yunqueira, Puerto del Saucillo, junio 2006, 1200 m).

El crecimiento vegetativo primario (elongación de tronco y ramas) en el pinsapo es fuertemente preformado (*sensu* Oliver y Larson, 1990). Al comienzo del periodo de crecimiento (Abril) se produce la apertura de las yemas, y la formación y expansión rápidas de todas las nuevas acículas a partir de meristemos preformados durante la estación fría. Concluido este proceso, ya no se forman nuevas hojas, y comienza la elongación de las ramas a partir de meristemos internodales, también preformados en la yema en la estación de reposo anterior. La duración del periodo de elongación de ramas depende del mayor o menor retraso con que se presente la situación de déficit hídrico estival ese año. Si la limitación hídrica aparece de modo temprano, la elongación de ramas se detiene pronto, y el número fijo de acículas formadas aparecerán muy densamente dispuestas sobre un tramo de rama muy corto. Lo contrario ocurre en años en los que la disponibilidad hídrica es favorable hasta bien entrado el verano. Este tipo de crecimiento del pinsapo permite que tramos de rama correspondientes a periodos de crecimiento de una serie relativamente larga de años anteriores sean fácilmente diferenciables, y que sus longitudes relativas representen una medida integrada de grado de estrés climático estival que experimentó el árbol en el año correspondiente (**Fig. 9**).

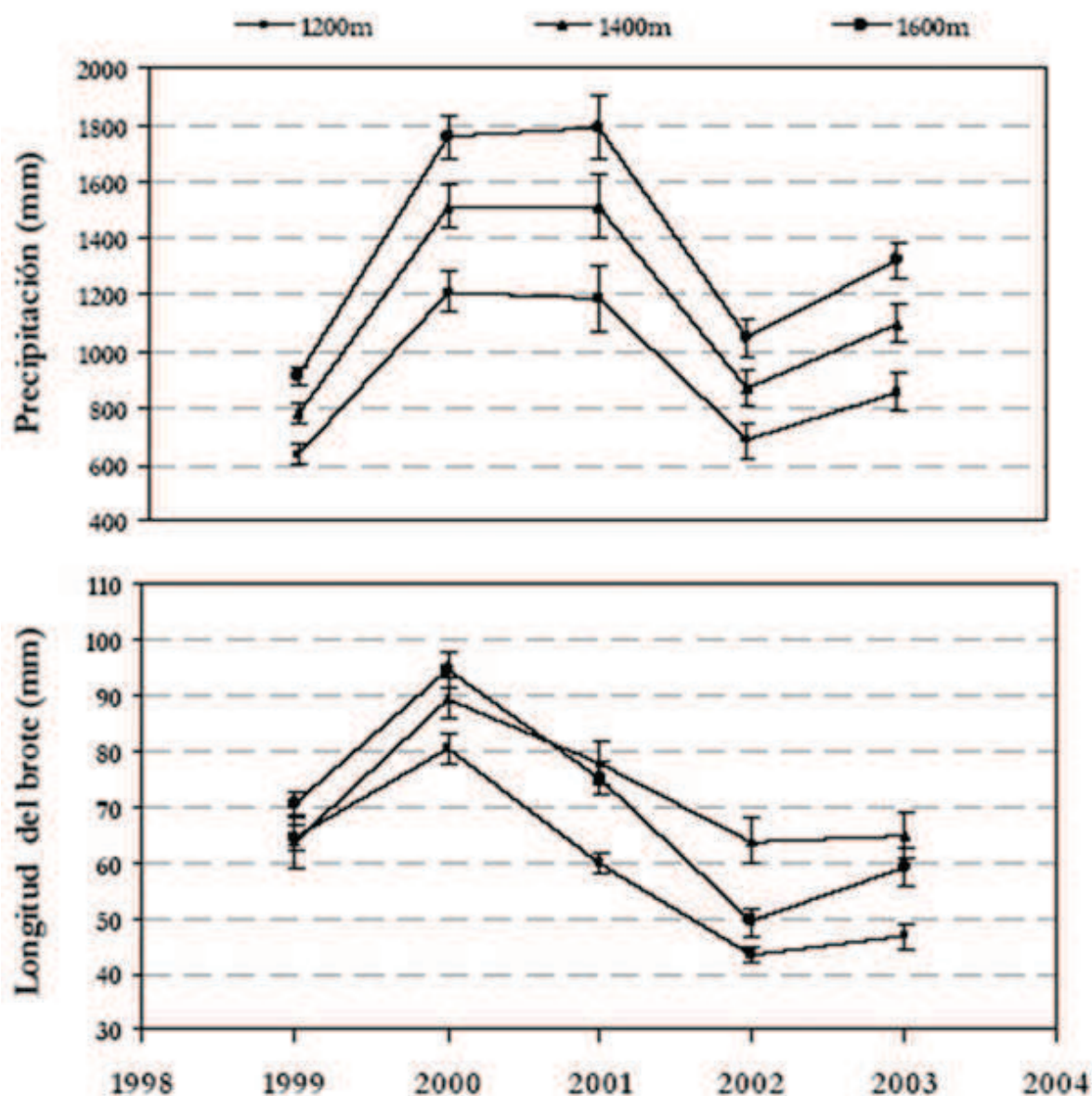


Figura 9. Longitud media de tramos anuales de ramas de pinsapo y precipitación, para el periodo 1999-2003, en las bandas altitudinales de 1200 m (cuadrados), 1400 m (triángulos) y 1600 m (puntos).

El crecimiento primario en el pinsapo también presenta un control epinástico muy fuerte (control estricto de las yemas terminales sobre la longitud y orientación de ramas laterales), y es geotrópico (en condiciones de sombra lateral, la rama terminal no se inclina hacia la luz, sino que las ramas laterales del lado opuesto a la sombra se elongan diferencialmente). Esto explica la arquitectura cónica y muy simétrica de las copas. No obstante, bajo condiciones de estrés, ese control puede debilitarse, lo que conduce a la aparición de lamas, o ramas laterales que escapan al control de la yema terminal. Esas ramas laterales llegan a desarrollarse como pinsapos completos sobre otro pinsapo. Estos ejemplares, algunos de ellos de gran espectacularidad, se conocen localmente como pinsapos “tenedor”; y llamaron poderosamente la atención de Abel Chapman, que los dibujó (Fig. 10) para incluirlos en su famoso libro “Unexplored Spain” (Chapman y Buck, 1910).



Figura 10. Dibujos de Abel Chapman, en su libro “Unexplored Spain” (Londres, 1910), en el que se muestran ejemplares espectaculares de pinsapo con arquitectura de la copa en forma de “tenedor”, debido a la formación de lamas por pérdida del control epinástico de la yema terminal durante situaciones de estrés.

Los pinsapares: Islas de biodiversidad

La excepcionalidad, dentro del contexto regional, del hábitat donde aparece el pinsapo, y la singular historia biogeográfica de éste, compartida en mayor o menor grado con otras especies de plantas, e incluso de animales y hongos (entre ellos fitófagos y patógenos específicos del propio pinsapo), determinan que los pinsapares sean auténticas islas de biodiversidad. La disposición de las estructuras de plegamiento en la parte occidental de la cordillera Bética, en dirección aproximadamente E-W, favorece la existencia de laderas con elevada pendiente orientadas al norte, umbrías y con bajos niveles de insolación. A esto se añaden factores orográficos (altitudes elevadas que determinan temperaturas más bajas y mayores precipitaciones) y geográficos (proximidad al Atlántico desde donde se reciben frentes húmedos). Este particular cóctel resulta en un hábitat, con condiciones climáticas excepcionales dentro del ámbito mediterráneo, que se constituye como refugio o pequeño arca de Noé donde navegan, compartiendo avatares y un reducido espacio, numerosas especies relictas y endémicas en el, para ellas agitado, océano del actual periodo de calentamiento interglaciar.

La composición florística del pinsapar es, pues, mezcla de elementos de floras de distintos orígenes. La presencia de especies lauroides (e.g., *Daphne laureola latifolia* o *Paeonia broteroi*, **Fig. 11**), u otras como *Taxus baccata*, *Sorbus aria* y *Acer opalus granatense* (**Fig. 12**), indica que el hábitat del pinsapo ha sido refugio en repetidas épocas pasadas, a finales del Terciario y durante el cuaternario, respectivamente.



Figura 11. Especies de tipo lauroide, acompañantes en el pinsapar: Daphne laureola latifolia (mayo 2005, 1500 m) y Paeonia broteroi (mayo 2005, 1350 m).



Figura 12. Especies de origen eurosiberiano, como *Sorbus aria* (a), y *Acer opalus granatense* (b), acompañando al pinsapo en su límite superior de distribución. (Pinsapar de Ronda, Puerto de los Pilonos, 1700 m; mayo y septiembre de 2005, respectivamente).

En su límite altitudinal inferior, el pinsapo forma bosques mixtos donde, en función de las características ambientales, se mezcla con *Quercus rotundifolia*, *Quercus faginea*, *Quercus suber*, *Pinus pinaster* o *Pinus halepensis*, y con matorral mediterráneo en cuya composición participan variados endemismos béticos (**Fig. 13**). Entre 1200 y 1700 m el pinsapo tienden a formar bosques puros, con escaso sotobosque. En el límite superior de su distribución, se presenta junto con especies de alta montaña como *Juniperus communis* y *Juniperus sabina* (**Fig. 14**). Por encima de 1700 m, en la Serranía de Ronda, se mezcla con acerales y serbales, y contacta con otro árbol, también endémico y de enorme singularidad, el *Quercus alpestris* o *Quercus faginea* subsp. *alpestris* (**Fig. 15**), del que apenas quedan unos pocos miles de ejemplares al pie del Torrecilla, la cumbre más elevada de la Sierra de las Nieves. Además, en el pinsapar de Sierra Bermeja, dada la naturaleza peridotítica de su sustrato litológico, aparecen numerosos edafoendemismos serpentínicos, como *Genista hirsuta* subsp. *lanuginosa*, *Alyssum serphyllifolium* subsp. *malacitanus*, *Bunium alpinum* subsp. *macuca*, etc.



Figura 13. Matorral mediterráneo, rico en endemismos béticos, con *Ulex baeticus*, *Phlomis crinita*, *Lavandula lanata*, *Daphne gnidium*, *Cistus albidus*, *Ononis reuteri*, que aparece en huecos en el pinsapar en su banda inferior de distribución altitudinal (Pinsapar de Yunquera, 1200 m, mayo 2005).



Figura 14. En el límite superior de su distribución, el pinsapo se presenta junto con especies de alta montaña como *Juniperus communis* y *Juniperus sabina*, que forman manchas de matorral almohadado. (Puerto de los Pilonos, 1700 m, septiembre 2005).



Figura 15. Por encima de 1700, en la Serranía de Ronda, el pinsapo contacta con otro árbol, también endémico y de gran singularidad, el *Quercus faginea* subsp. *alpestris*, del que apenas quedan unos pocos miles de ejemplares al pie del Torrecilla, la cumbre más elevada de la Sierra de las Nieves (1750 m, septiembre 2005).

Como ya hemos comentado, los pinsapares pueden concebirse como una pequeña isla de bioma de coníferas templado-boreal, aislada en medio de una región mediterránea. No sólo plantas, sino también otras especies de animales y microorganismos, más o menos estrechamente asociadas al pinsapo, son polizones en éste arca de Noé. Es el caso de diversos patógenos endémicos e incluso específicos del pinsapo. El más espectacular, y ejemplo de estrecha coevolución, lo representa el lepidóptero perforador *Dioryctria aulloi* (Barbey), cuya oruga, perfecto mimeta de las acículas del pinsapo, penetra por el centro de las yemas, excavando axialmente una galería que penetra varios centímetros por el interior de las ramitas nuevas, desecándolas (Cobos, 1994). Otro endemismo, descrito recientemente y cuyo único huésped es el pinsapo, es un escolítido de cuerpo cilíndrico, de no más de 2,5 mm, *Pityophthorus pinsapo* (Pfeff.), que vive sobre ramillas de árboles debilitados y restos de corta.

Además, también se han descrito nuevos invertebrados endémicos que, aunque no están directamente asociados al pinsapo (no son patógenos), sí lo están al ecosistema, el pinsapar. Es el caso de nuevas especies de nematodos omnívoros y depredadores, del Orden Dorylaimida, descritas en el pinsapar por el grupo andaluz de nematología que dirige el Dr. Reyes Peña de la Universidad de Jaén, y que no han sido encontrados hasta el momento en otros ecosistemas de la región. El ejemplo de *Oriverutus occidentalis* (Peña y Peralta, 1995) es especialmente llamativo. Cuando dicha especie fue descrita por estos autores, también era la primera vez que se citaba el género *Oriverutus* en Europa, y aún lo sigue siendo. Este género se distribuye fundamentalmente en la zona sur y suoriental de Asia, especialmente en la India. Aunque se trate de una especulación casi inconfesable, cuando supimos de esta información, no dejó de llamarnos la atención que en esa zona, en el Himalaya, aparece el *Abies pindrow*, con los mismos tipos de rasgos primitivos y muy parecido morfológicamente al pinsapo. Se considera que estos dos *Abies* tuvieron un antecesor común, en la zona de Asia Menor, del que derivaron por un lado los abetos europeos y por otro los abetos del Himalaya. Otro ejemplo, de especie nueva de Nematodo estrechamente asociada a los suelos del pinsapar, descrita por este grupo, es el Monónquido *Miconchus baeticus* (Jiménez-Guirado *et al.*, 1997).

También ha habido sorpresas con los hongos, concretamente con un patógeno de raíz, que está causando daños importantes en la actualidad en las zonas basales de distribución del pinsapo (véase más abajo). Se trata, o más bien se presumía que se

trataba, de una cepa común de *Heterobasidium annosum* s.l., un hongo cosmopolita que causa daños importantes en plantaciones de coníferas en todo el mundo. Investigadores de fitopatología del ETSIM de Córdoba han conseguido recientemente cultivarlo en placa, y la morfología de las colonias no resultó ser la que esperaban: no se parecía a la de ninguno de los tres grupos morfológicos de *Heterobasidium* conocidos (Esperanza Martínez Calzado, comunicación personal, grupo de trabajo del II Plan de Recuperación del Pinsapo de la C.M.A.). Subsiguientes trabajos de este grupo con marcadores moleculares y secuenciación genética, en colaboración con investigadores de Florencia, indican que las muestras de *Heterobasidium* aisladas del pinsapo son más heterogéneas que las de poblaciones europeas de *Abies alba*. Dichos investigadores barajan la hipótesis de que el *Heterobasidium* del pinsapo sea un tipo antiguo, el precursor del que derivaron las cepas de *Heterobasidium* que hoy se pueden encontrar en otros abetos circum-mediterráneos europeos. Esto encaja bien con la secuencia de especiación para los abetos circum-mediterráneos que se ha expuesto en apartados anteriores. Este grupo investigador ha encontrado que la cepa aislada en el pinsapo muestra afinidades con la cepa europea que constituye el grupo de intersterilidad que afecta a las poblaciones mediterráneas de *Abies alba*. Ello sugiere que este último abeto se habría llevado como polizón, en su migración Norte tras el último encuentro glaciario con el pinsapo, su parte del ancestro del hongo patógeno que aún encontramos en los pinsapares. Y avala la idea, que expusimos más arriba, respecto a que, a pesar de las diferencias morfológicas entre estos dos abetos, primitivos en el pinsapo y más modernas en el *Abies alba*, debieron existir solapamientos geográficos entre los mismos, al menos en algunas de las glaciaciones iniciales o medias del Cuaternario.

Los Pinsapares, ¿cómo son estructuralmente y cómo funcionan?

Aparte de los estudios biogeográficos y de biología reproductiva del pinsapo, de gestión forestal, fitopatológicos, y de descripción de las comunidades de organismos asociadas al pinsapar, que se han comentado; apenas existían estudios previos sobre sus aspectos funcionales. En 1998 iniciamos una serie de estudios sobre los patrones de flujos biogeoquímicos de nutrientes, y de dinámica sucesional de la estructura del dosel, como indicadores de estado en distintas masas de pinsapar (proyectos MEC PB98-0309, BOS2000-0897 y REN2003-09509). La hipótesis de partida era que la singularidad de los pinsapares, como un ecosistema “que parece un bosque templado de coníferas pero que está sujeto a constricciones climáticas de tipo mediterráneo”, los convierte en un modelo experimental excepcional para el análisis de dos tipos de problemas: el análisis de indicios tempranos de efectos del cambio climático actual en la zona mediterránea, y la exploración del tipo de respuestas que cabe esperar en los bosques de coníferas de zonas templadas propiamente dichas frente a este escenario de cambio climático. Por supuesto, también esperábamos obtener información sobre la que fundamentar la gestión y conservación de los propios pinsapares.

Los resultados obtenidos indican que el funcionamiento de los pinsapares tiene un carácter mixto, con propiedades generales típicas de bosques templados, pero con algunos síntomas propios de un carácter “más pasional”, mediterráneo. Así, su dinámica sucesional se ajusta bien al modelo típico de cambios estructurales del dosel tras una perturbación mayor, propuesto para bosques templados (Oliver y Larson, 1990), con cuatro fases: iniciación, exclusión de tallos, re-iniciación y bosque viejo (véase [nº 3, 2002, revista ECOSISTEMAS](#), resumen Tesis Doctoral J. Liétor, Fig. 4). La casualidad (de nuevo la casualidad) de que un pinsapar, sólo uno, se encuentre en terrenos comunales de un municipio, el de Ronda, que hace 200-300 años contaba con una rica aristocracia y abundantes recursos propios; ha permitido que hoy podamos contemplar pinsapares viejos, relativamente poco perturbados, y con una estructura del dosel típica de bosque viejo de coníferas templado-boreal (“old-growth”): histograma de densidad por clases diámetricas en forma de J invertida, gran equitatividad de clases de tamaño medias y grandes, numerosos bancos de brinzales y dinámica de regeneración asociada a la apertura de huecos, y abundancia de madera muerta. Es el caso del pinsapar de las Cañadas de las Animas y del Cuerno. Por el contrario, al resto de los pinsapares les tocaron ayuntamientos más humildes (Yunqueira, Grazalema, Tolox, El Burgo, Genalguacil, etc), y sus vecinos los explotaron para carboneo, saca de madera, y ganadería. Los pinsapares de estos municipios son sucesionalmente más jóvenes, y muestran una menor heterogeneidad de clases de tamaños (histogramas de densidad en forma de recta con pendiente negativa más o menos acusada).

Asimismo, los promedios anuales de variables de estado relacionadas con la productividad (producción de hojarasca y raíces finas) y biogeoquímica (disponibilidad de nutrientes, mineralización) de los pinsapares se encuentran dentro del rango típico de bosques templados (Liétor, 2002; Liétor *et al.*, 2002, Viñegla *et al.*, 2006). Por otro lado, mediante la medida de acumulación de raíces finas en micrositios de suelo creados artificialmente por microfertilización con uno de varios nutrientes (N, P, cationes básicos), hemos comprobado que la producción está limitada por N, como es habitual en bosques templados de coníferas. La excepción la constituye el pinsapar de Sierra Bermeja, que recibe importantes entradas antropogénicas de N por deposición atmosférica, y se encuentra limitado por P (Viñegla *et al.*, 2006).

No obstante, el Mediterráneo imprime carácter. Así, la dinámica estacional de estos indicadores biogeoquímicos y de productividad un grado de variabilidad mayor que el que se encuentra en abetales típicos, y su patrón es típicamente mediterráneo, con dos periodos de reposo y dos periodos favorables (véase [nº 3, 2002, revista ECOSISTEMAS](#), resumen Tesis Doctoral J. Liétor, Fig. 3). Hemos encontrado que esa estacionalidad de tipo mediterráneo, en un bosque de coníferas de tipo templado como el pinsapar, provoca un desacople temporal entre los mecanismos de suministro y retención bióticos

de nutrientes, que convierte a los pinsapares en abetales con un ciclo de nutrientes anormalmente abierto ("leaky ecosystems"); de tal modo que los presupuestos de la hipótesis de Vitousek y Reiners (1975) sobre la retención de nutrientes con el cambio sucesional en bosques templados no se ajustan completamente a lo observado (**Fig. 16**).

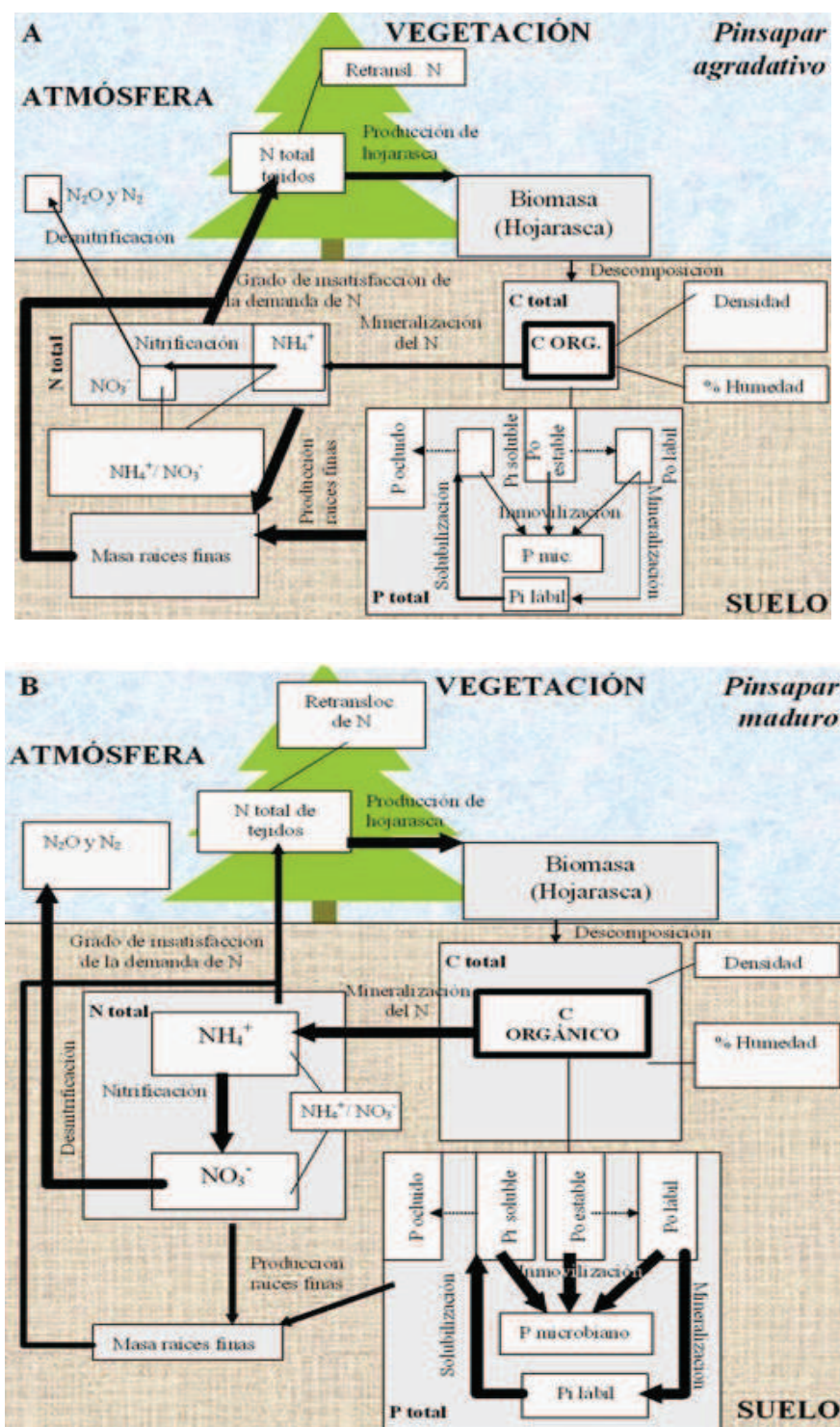


Figura 16. Diagrama conceptual de la relación entre reservas (cajas) y flujos (flechas) biogeoquímicos que muestran diferencias significativas entre pinsapares en fase sucesional agradativa (A) y fase de bosque viejo (B). Las diferencias en el área de las cajas y en el grosor de las flechas entre los dos tipos de pinsapares son proporcionales a las diferencias medidas en parcelas replicadas de campo. Las flechas con trazo discontinuo representan procesos que no se cuantificaron. El compartimiento "suelo" posee un tamaño proporcional a la fertilidad estimada para éste a través del índice *I_f*.

Esto explicaría que el pinsapar de Sierra Bermeja, aún recibiendo tasas de deposición de N que no son demasiado elevadas (8-12 kg N/ha·año), muestre síntomas del síndrome de saturación de N bastante acusados (dosel aclarado, desajustes nutricionales del cociente N/P en los árboles, y elevada disponibilidad de N, y tasas de nitrificación y desnitrificación en el suelo); del tipo de los que se observan en bosques templados típicos cuando las entradas crónicas de N son de mayor magnitud (Aber *et al.*, 1989). Resultados preliminares de experimentos de fertilización y marcaje con N¹⁵ *in situ* que estamos realizando en la actualidad con el proyecto MEC REN2003-09509 sugieren que, efectivamente, la eficiencia de retención de N en nuestro abetal es muy inferior a la que exhiben los bosques de coníferas bajo estacionalidad típica del clima templado.

Amenazas

Los agentes patógenos más importantes que afectan al pinsapo son el hongo *Heterobasidium annosum* s.l. y los insectos *Dioryctria auloi* y *Cryphalus numidicus*. Los hongos patógenos de raíz son actualmente la principal causa de mortalidad de la especie (**Fig. 17**). De los insectos, las larvas del lepidóptero *Dioryctria auloi* se alimentan de las piñas del pinsapo y de sus yemas, provocando que su crecimiento sea más lento; el coleóptero *Cryphalus numidicus* ataca al tronco y a las ramas del pinsapo produciendo la muerte de ramas y, a veces, del árbol completo. Los ataques de este insecto se producen fundamentalmente en árboles situados a menor altitud y durante ciclos de sequía.

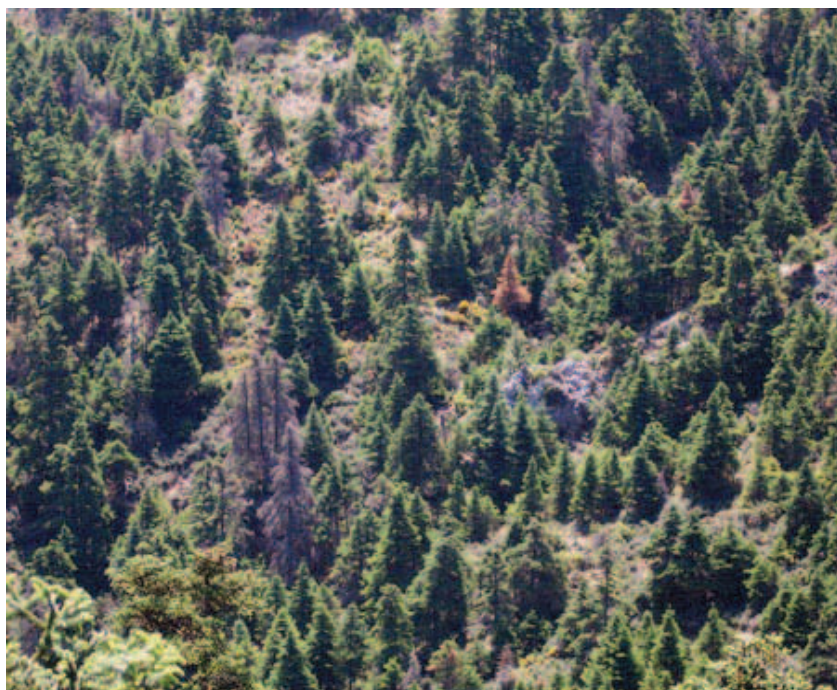


Figura 17. Síntomas de decaimiento y mortalidad de árboles en el pinsapar de Yunqueira. Este tipo de síntomas, observados a partir de 1995 en la franja basal de distribución del pinsapo, se asocian al estrés múltiple producido por factores poblacionales previos (elevada competencia intraespecífica, y escasa diversificación estructural y genética en los rodales de esta franja altitudinal desde la década de los 70), y a las anomalías climáticas observadas a partir de la década de los 90 (incremento en la variabilidad interanual de la precipitación y prolongados periodos de sequía).

Uno de los mayores problemas con los que se encuentran los pinsapares es el ganado. En el pasado su incidencia fue muy importante y constituyó, posiblemente, la causa principal de regresión de la especie. Sin embargo, la disminución de la presión ganadera a partir de los años 60 ha permitido la expansión de las poblaciones. Hoy día, la herbivoría (ganado y ungulados silvestres) sigue siendo un problema para la regeneración de algunas de las poblaciones.

No obstante, el peligro más inminente para los pinsapares son los incendios forestales que, en los últimos años, han asolado algunas de sus masas. El pinsapo es una especie que no tolera el fuego; tras el paso de un incendio sus semillas no germinan (necesitan una cierta sombra), ni sus troncos rebrotan. Por ello, la regeneración natural del pinsapo tras el paso del fuego es muy improbable. De hecho, no se ha observado su regeneración en ninguno de los pinsapares afectados por

incendios desde 1991, en la Sierra de las Nieves, en Sierra Bermeja, o en pequeños rodales aislados afectados por el fuego en otras localidades dispersas.

Por otro lado, algunos de los más conspicuos componentes del cambio global, concretamente incrementos de la temperatura media anual y aumento de la variabilidad interanual de las precipitaciones que hemos comprobado en la zona, junto con cambios en los usos del territorio (abandono de los usos tradicionales y protección estricta, que han densificado y homogeneizado estructuralmente las masas de un modo excesivo); parecen ser responsables de los síntomas de declive que se observan en la actualidad en áreas relativamente extensas de pinsapar, sobre todo en bandas altitudinales basales y medias de la Sierra de las Nieves.

Desde la sequía del año hidrológico 94/95 y hasta la actualidad se han observado continuos síntomas de declive en estas poblaciones, con aparición de rodales de árboles secos por hongos patógenos de raíz, o que aparecen derribados por el viento, ataques de perforadores, etc. A partir del análisis realizado con ortofotografías de los años 1957, 1991 1998 y 2001, hemos comprobado como, tras un incremento notable en la cobertura de pinsapar en todo su gradiente altitudinal desde la década de 1950, en la última década, se ha producido un descenso significativo en su límite inferior de distribución, que alcanza el 20% de área basal muerta según se ha verificado con muestreos de campo. Análisis dendroecológicos, ecofisiológicos y de los patrones de distribución espacial actualmente en curso, confirman que los síntomas de declive actuales resultan de la combinación de: (i) un estado previo de estancamiento de las masas y elevada competencia intraespecífica desde los años 70-80, que actuaron como estrés de preparación, debilitando los árboles; y (ii), de la ocurrencia posterior de fuertes periodos de sequía seguidos de años muy lluviosos a partir de los 90, que actuaron como estrés de inducción, desencadenando el ataque generalizado de patógenos y la mortalidad observadas (**Fotografía 12**).

En la actualidad estamos realizando, junto con la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, ensayos de entresaca, y diversificación estructural y espacial en rodales densos no afectados, para evaluar su adecuación como herramienta de manejo silvícola, que minimice o revierta los síntomas de declive. Se trata de fundamentar el cambio del paradigma de “no manejo” o “mínimo manejo una vez que el problema aparece”, prevalente hasta ahora en la gestión de esta especie catalogada por la legislación autonómica como en peligro de extinción, por otro basado en la introducción de un régimen de perturbaciones menores, que trate de reconstruir la dinámica de creación de huecos a escala local, y de mosaico cambiante a escala de paisaje, que es propia a este tipo de bosque en condiciones menos antropizadas.

Agradecimientos

Otros miembros del grupo de investigación que han participado y participan en los trabajos que estamos realizando sobre el pinsapar son: R. García-Ruiz, B. Viñegla, J. Liétor, M.T. Salido, C. Serichol y P. Torres. Queremos agradecer a la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, especialmente en la personal de José López Quintanilla, su continuo interés y apoyo logístico, así como parcialmente financiero, prestados en la realización de nuestros estudios en el pinsapar. La mayor parte de los estudios realizados han sido posibles con la financiación del M.E.C., proyectos PB98-0309, BOS2000-0897 y REN2003-09509.

Referencias

- Aber J.D., Nadelhoffer, K.J., Steudler P. y Melillo, J.M. 1989. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience* 39(6): 378-386.
- Arista, M. 1993. Germinación de las semillas y supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Botánica Malacitana* 18:173-177.
- Arista, M. 1995. The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in Southern Spain. *Forest Ecology and Management* 74:81-89.
- Arista, M., y Talavera, S. 1994. Phenology and anatomy of the reproductive phase of *Abies pinsapo* Boiss. (*Pinaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society* 116:223-234.
- Arista, M. y Talavera, S.. 1996. Density effect on the fruit-set, seed crop viability and seedling vigour of *Abies pinsapo*. *Annals of Botany* 77:187-192.
- Aussenac, G. 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann.For.Sci.* 59:823-832.
- Barbey A. 1931. *A travers les Forêts de Pinsapo d'Andalousie*. Librairie Agricole, Paris.

Blanca G., B. Cabezudo, J. E. Hernández-Bermejo, C. M. Herrera, J. Muñoz, y B. Valdés. 2000. *Libro Rojo de la Flora Amenazada de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Burjachs i Casas, F. 2006. Palinología y restitución paleoecológica. *Ecosistemas* 1.

Burjachs, F. y Allue, P. 2003. Paleoclimatic evolution during the last glacial cycle at the NE of the Iberian Peninsula. Pages 191-200 in M. B. Ruiz, M. Dorado, A. Valdeolmillos, M. J. Gil, T. Bardají, I. Bustamante, and I. Martínez editors. *Quaternary Climatic Changes and Environmental Crises in the Mediterranean Region*. Universidad de Alcalá, Ministerio de Ciencia y Tecnología y INQUA, Alcalá de Henares, Alcalá de Henares.

Camarero, J.J., . Gutiérrez, E., Fortin, M.J. y Ribbens, E. 2005. Spatial patterns of tree recruitment in a relict population of *Pinus uncinata*: forest expansion through stratified diffusion. *Journal of Biogeography* 32:1979-1992.

Carrión, J.S., Errikarta, I.Y., Walker, M. J., Legaz, A.J., Chaínš, C. y López, A. 2003a. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology y Biogeography* 12:119.

Carrión, J.S., Pantaleón, J. Dupré, M., La Roca, N., Roure, J.M. y . Pérez-Obiol, R. 2003b. Palinología del Cuaternario reciente en la Laguna de Villena (Alicante, España). *Anales de Biología* 25:65-72.

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. y Gómez, J.M. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92:266-277.

Chapman, A. y Buck, W. J. 1910. *Unexplored Spain*. Edward Arnold (ed.), Londres.

Cobos, J.M. 1994. Estado fitosanitario de los pinsapares andaluces. En: Ruiz de la Torere et al. *Gestión y conservación de los pinsapares andaluces*, pp. 35-40. Asociación Forestal Andaluza.

Colmeiro M. 1858. *La Botánica y los Botánicos de la Península Hispano-Lusitana*. Madrid.

Combourieu-Nebout, N., Londeix, L., Baudin, F., Turon, J.L., Grafenstein, R. y ahn, R. 1999. Quaternary marine and continental paleoenvironments in the Western Mediterranean (site 976, Alboran Sea): palynological evidence. Pages 457-468 in R. Zahn, M. C. Comas, and A. Klaus editors. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. vol 161.

Cowling, R.M., Rundel, P.W., Lamont, B.B., Arroyo, M.K. y Arianoutsou, M.. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution* 11:362-366.

García, D., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. y Castro, J. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitates by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95:31-38.

Gradstein, F., Ogg, Smith, J.A., Bleeker, W. y Lourens, L. 2004. A new Geologic Time Scale, with special reference to Precambrian and Neogene. *Episodes* 27.

Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:87-112.

Hewitt, G.M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907-913.

Hunt, R.S. 1993. *Abies*. Flora of North America Editorial Committee (eds.): *Flora of North America North of Mexico*, Vol. 2. Oxford University Press.

Jiménez Guirado D., Alhama, J.C. y Gutiérrez, M.D.G. 1997. Mononchid nematodes from Spain. Six known species and *Miconchus baeticus* sp. n. occuring in southern fir forests. *Fundam. appl. Nematol.* 20(4): 371-383.

Konnert, M., y Bergmann, F. 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba* Mill. Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution* 196:19-30.

Liétor, J. 2002a. *Patrones de disponibilidad y limitación por nutrientes como indicadores de estado en masas de pinsapar (Abies pinsapo, Boiss.)*. Tesis doctoral, Universidad de Jaén.

- Liétor, J., García-Ruiz, R., Viñegla, B., Ochoa, V., Linares, J.C., Hinojosa, B., Salido, M.T. y Carreira, J.A. 2002b. Variabilidad biogeoquímica en masas de pinsapar: efecto de la litología y el estado sucesional. *Ecología* 16: 45-57.
- Mai, D.H. 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162:79-91.
- Mitsopulos, D.J. y Panetsos, K.P. 1987. Origin of variation in Fir forest of Greece. *Silvae genetica* 36:1-15.
- Oliver, C.D., y Larson, B.C. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York. 467 pp.
- Parducci, L., Szmidt, A.E., Ribeiro, M.M. y Drouzas, A.D. 2001. Taxonomic position and origin of the endemic sicilian fir *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei based on allozyme analysis. *Forest Genetics* 8:119-127.
- Peña, R. y Peralta, M. 1995. Nematodes of the Order Dorylaimida from Andalucía, Spain. *Oriverutus occidentalis* sp. n. and a compendium of the Genus. *Afro-Asian Journal of Nematology* 5(2): 204-208.
- Quézel, P., Médail, F., Loisel, R., y Barbero, M. 1999. Biodiversity and conservation of forest species in the Mediterranean basin. *Unasylva* 50:21-28.
- Roy, K., Valentine, J.W., Jablonski, D., and Kidwell, S.M. 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 11:458-463.
- Ruiz de la Torre, J. (ed.). 1994. *Gestión y conservación de los pinsapares andaluces*. Asociación Forestal Andaluza-Junta de Andalucía.
- Scaltsoyiannes, A., Tsaksira, M. y Drouzas, A.D. 1999. Allozyme differentiation in the Mediterranean firs (*Abies*, *Pinaceae*). A first comparative study with phylogenetic implications. *Plant Systematics and Evolution* 216:289-307.
- Tzedakis, P.C., Lawson, I.T., Frogley, M.R., Hewitt, G.M. y Preece, R.C. 2002. Buffered Tree Population Changes in a Quaternary Refugium: Evolutionary Implications. *Science* 297:2044-2047.
- Van Andel, T.H. y Tzedakis, P.C.. 1996. Palaeolithic landscapes of Europe and environs, 150,000-25,000 years ago: an overview. *Quaternary Science Reviews* 15:481-500.
- Viñegla, B., Ochoa, V., García-Ruiz, R. y Carreira, J.A. 2006. Soil phosphorus availability and transformation rates in relictic pinsapo-fir forests from southern Spain. *Biogeochemistry* 78: 151-172.
- Vitousek, P.M. y Reiniers, W.A. 1975. Ecosystem, succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience* 25: 376-381.
- Willis, K. y Niklas, K. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Phil.Trans.R.Soc.Lond.* 359:159-172.
- Willis, K. J., Rudner, E. y Sümegi, P. 2000. The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe. *Quaternary Research* 53:203-213.