

Efectos de la gestión selvícola pasada y presente sobre la diversidad genética actual y futura de *Quercus pyrenaica* Willd. en Sierra Nevada

M. Valbuena-Carabaña^{1,*}, L. Gil¹

(1) G.I. Genética y Ecofisiología forestal. Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética. E.T.S.I. de Montes. Universidad Politécnica de Madrid.

* Autor de correspondencia: M. Valbuena-Carabaña [maria.valbuena@upm.es]

> Recibido el 31 de enero de 2014, aceptado el 27 de mayo de 2014.

Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. 2014. Efectos de la gestión selvícola pasada y presente sobre la diversidad genética actual y futura de *Quercus pyrenaica* Willd. en Sierra Nevada. *Ecosistemas* 23(2):90-98. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.12

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, adehesado para el uso ganadero. El abandono de la gestión tradicional mayoritaria ha puesto de manifiesto el estado de degradación de sus masas (falta de crecimiento, puntisecado, ausencia de fructificación), que de forma teórica se había atribuido al agotamiento de las cepas y a la falta de diversidad genética. Sin embargo, el análisis reciente mediante marcadores moleculares microsatélites de numerosos rebollares, incluidos los que aquí se presentan, permite descartar la supuesta falta de variabilidad genética. No obstante, la falta de concordancia entre la estructuras forestales de montes bajos y adehesados y el origen asexual o sexual de sus pies, junto a la heterogeneidad en el tamaño y composición de las cepas dificulta la interpretación de la estructura clonal actual en cada monte. Este trabajo, en el que se evalúa el estado de conservación de los recursos genéticos de *Q. pyrenaica* en uno de los territorios más intensamente aprovechados por el hombre a lo largo de la historia, ilustra la importante resiliencia que presenta la especie frente al manejo tradicional en monte bajo. Mediante el estudio de tres rodales localizados en el mismo robledal en el Parque Nacional de Sierra Nevada, se analiza el efecto de la gestión pasada (en monte bajo y adehesado) y presente (en un rodal de monte bajo resalveado) sobre la diversidad genética y la estructura clonal de la especie. Además, se evalúa la evolución futura de la diversidad genética a través del análisis del regenerado en los tres rodales en función del manejo selvícola que han experimentado. A pesar de que los montes bajos presentan mayores niveles de diversidad genética para la cohorte adulta, el origen asexual de la cohorte juvenil podría limitar la evolución de la diversidad genética en el futuro. Por el contrario, en el monte adehesado, la regeneración mayoritaria mediante semilla de los pies juveniles asegura la sucesión generacional y el incremento de los niveles de diversidad genética en el futuro.

Palabras clave: Cepa; clonalidad; linaje multilocus; resalveos de conversión; vecería

Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. 2014. Assessing past and present management effects on current and future levels of genetic diversity in *Quercus pyrenaica* Willd. in Sierra Nevada. *Ecosistemas* 23(2):90-98. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.12

Quercus pyrenaica Willd. is a Mediterranean and western European oak species widely distributed in the Iberian Peninsula. Its profuse resprouting ability from the entire root system was made use of in traditional management practices, especially as coppices for firewood and charcoal production and less frequently as open woodland for cattle grazing. The abandonment of traditional management evidences the general degradation state of these woodlands –growing stagnation, stem top drying and lack of seed production–, and causes of such degradation were theoretically attributed to the exhaustion of clonal clumps and to the lack of genetic diversity. Nevertheless, the recent survey by means of nuclear microsatellites markers of several oak woodlands, included these hereby presented, allowed to discard such hypothesis. Lack of relation between forest structure (coppice vs. open woodlands) and the asexual or sexual origin of trees, and the high heterogeneity in clonal sizes hinders to predict the current clonal structure of woodlands based on their forest structure. The present study analyses the conservation state of genetic resources in a territory intensively used by man along the history evidencing the important resilience of the species to traditional coppicing. The study shows the effect of past forest management (coppicing and maintaining open woodlands) and the most commonly applied treatment in the present (coppice thinning with standards) on the current genetic diversity and clonal structure in three plots of the same oak woodland having different forest structures at Sierra Nevada National Park. Moreover, the potential evolution of genetic diversity is evaluated through the analyses of the juvenile cohort in each plot. Although, in the adult cohort, coppices bear higher levels of genetic diversity, the asexual origin of their juvenile class may limit the genetic diversity in the future. On the contrary, in the open woodland, the sexual origin from seeds of the juvenile class will potentially increase genetic diversity in the future.

Key words: Clonal clump; clonality; multilocus lineage; coppicing with standards; masting

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, funda-

mentalmente, en el noroeste peninsular (Blanco Castro et al. 1998). Las mayores poblaciones del extremo meridional de su distribución se localizan en Sierra Nevada, región que constituyó un refugio glacial para la especie. Su extraordinaria capacidad de rebrote, no solo de cepa, sino especialmente de raíz (Ruiz de la Torre 2006) le confiere a este roble rasgos ecológicos relevantes. Esta caracte-

rística, que supone una adaptación frente a los incendios, se traduce en una ventaja selectiva frente a otras especies arbóreas en zonas con pendiente; 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 Martínez 2008), y entre ellas, *Q. pyrenaica* ha sido objeto de intensos y continuados aprovechamientos que le han valido una presencia destacada en los paisajes forestales ibéricos secularmente azotados por talas e incendios. En general, las especies 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 Martínez 2008). En el caso de *Q. pyrenaica*, más frugal y persistente, el manejo humano ha supuesto la alteración profunda de sus estructuras forestales naturales (Ruíz de la Torre 2006). En ocasiones sus bosques fueron aclarados para transformarse en montes adehesados de escasa densidad para el aprovechamiento de los pastos. Con mayor frecuencia y gracias a la capacidad rebrotadora de la especie, sus masas se cortaban a *hecho* o a *matarrasa* en turnos variables, cada 12-20 años, para obtener principalmente leñas y carbón (Ximénez de Embún 1977; Ruíz de la Torre 2006). Históricamente, la duración de los turnos ha dependido de las necesidades de recursos de leñas y pastos (o económicos que se satisficían con su venta) de los propietarios, de forma que no han sido infrecuentes turnos más cortos, entre 5 y 12 años (referencias en Bravo et al. 2008).

En Sierra Nevada, datos paleobotánicos indican un aprovechamiento intenso de los bosques desde el Holoceno tardío (Anderson et al. 2011), que se ha ido intensificando a lo largo de la historia, especialmente desde la Edad Media (Sánchez Martínez 1976; López Ontiveros y Naranjo Ramírez 2000). El intenso uso ganadero de este territorio fue esquilmando paulatinamente sus bosques, hasta su casi desaparición a finales del S. XIX (Boissier 1837; Laguna 1870) (Fig. 1). A principios del mismo siglo, Clemente (1804-1809) describe, sin detallar la estructura del arbolado, 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”. También documenta el uso de las leñas en las dehesas de la sierra “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” y calcula la importante carga ganadera “Cien mil o más cabezas apastarán en la parte septentrional de Sierra Nevada” que soportaban “desde el día de San Juan hasta el día de Todos Santos”. La propiedad de la tierra y los derechos de uso han determinado en muchos casos la suerte de los árboles en cada territorio (de Olazábal 1921; Valbuena-Carabaña et al. 2010). Así, durante siglos, cortas y quemas han propiciado la regeneración de *Q. pyrenaica* a través del rebrote, estimulando el crecimiento de pastos y de renuevos muy apreciados por el ganado.

Paradójicamente, una vez que la presión humana sobre los montes ha disminuido en las últimas décadas (debido a la aparición de nuevas fuentes energéticas y la emigración rural de finales de siglo pasado), los rebollares (montes bajos) de *Q. pyrenaica* se encuentran en un estado de avanzada degradación que se evidencia en el estancamiento del crecimiento, el puntisecado de los árboles y la ausencia de fructificación (Serrada et al. 1994; Cañellas et al. 2004; Bravo et al. 2008). De forma teórica, las causas de dicha degradación se han atribuido a la excesiva competencia del rebrote y al agotamiento de sus cepas causado por siglos de aprovechamiento en monte bajo (Serrada et al. 1994; Cañellas et al. 2004; Bravo et al. 2008). Además, se ha asumido que la regeneración asexual continuada ha causado pérdidas de variabilidad genética y la formación de fuertes estructuras clonales por competencia de unos genotipos (cepas o clones) frente a otros, lo que abundaría en la marcada vecería que presenta la especie (véanse referencias en Bravo et al. 2008). Sin embargo, debido al carácter eminentemente aplicado de la selvicultura, en las últimas décadas los esfuerzos se han centrado en ofrecer soluciones para un cambio de gestión, más que en establecer las causas o comprender los me-



Figura 1. Fotografía de 1908 en la que se muestra el paisaje desarbolado de la Sierra Nevada. El río Chico, en su paso por Órgiva ocupaba una anchura de 200 metros debido a las frecuentes avenidas (Fuente: José Almagro, en *Torrentes y Pantanos en Sierra Nevada*, Madrid, 1932).

Figure 1. A picture from 1908 showing the bare landscapes of the Sierra Nevada mountain range. At that time, the Chico River occupied 200 m wide at its pass through Órgiva due to the frequent floods (Source: José Almagro, in *Torrentes y Pantanos en Sierra Nevada*, Madrid, 1932).

canismos que contribuyen a la degradación de los montes bajos de la especie. Así, los graves problemas ecológicos de estas masas (falta de fructificación, estancamiento del crecimiento y alto riesgo de incendio debido a las elevadas densidades) junto con la creciente demanda de un uso recreativo para los bosques, han propiciado que selvicultores y gestores aboguen por la transformación de estas estructuras forestales en montes altos en los que pueda darse la regeneración sexual mediante semilla (Serrada et al. 1994; Cañellas et al. 2004; Montes et al. 2004; Bravo et al. 2008).

La comparación reciente de diversas poblaciones (cuatro con estructura forestal de monte bajo y tres montes adehesados) ha permitido descartar la existencia de bajos niveles de diversidad genética y fuertes estructuras clonales en los montes bajos (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a), poniendo de manifiesto la gran resiliencia de esta especie (Valbuena-Carabaña y Gil 2013b). Los resultados muestran que, aunque la contribución del rebrote vegetativo es mayor en los montes bajos que en los adehesados, las cepas son en general de reducidas dimensiones, de forma que el número de genotipos por población es muy elevado. Comparados con los montes adehesados, la mayor clonalidad de los montes bajos no implica pérdidas de diversidad genética; por el contrario, la densidad de alelos y de genotipos distintos es superior a la de las masas adehesadas (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a). Por otro lado, no se ha detectado un patrón claro que relacione la estructura forestal y la clonal, pues en todos los montes existe gran heterogeneidad en los tamaños, las formas y la composición de sus cepas. Esta variabilidad podría deberse en cada caso a factores desconocidos como la situación inicial previa a la transformación a monte bajo (Valbuena-Carabaña et al. 2008), la contingencia de las perturbaciones (incidencia del manejo) y al modo en que responda cada individuo (cepa) a las mismas (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a, b). En este sentido, otros factores poco explorados relacionados con el vigor y la competencia podrían explicar la eventualidad de dicha respuesta. La delimitación de las cepas mediante el uso de marcadores moleculares ha permitido concluir que el tamaño -en número de árboles y superficie ocupada- tiene una influencia destacada en el crecimiento en diámetro, de forma que los pies de cepas más grandes crecen menos (Salomón et al. 2013); y también en el coste respiratorio de los sistemas radicales: consumen más las raíces de los árboles pertenecientes a cepas más grandes (Salomón et al., datos sin publicar). Estos resultados apuntan a un desequilibrio causado por el alto coste de mantenimiento de unos sistemas radicales desproporcionados respecto a las partes aéreas fotosintetizadoras que los sustentan, lo que explicaría por un lado la degradación generali-

zada de estas masas -en términos de crecimiento y producción de frutos- y, por otro, el escaso éxito de los resalvos de conversión (claras selectivas) que tras décadas de aplicación no están logrando una mayor producción de frutos (Cañellas et al. 2004), lo que plantea uno de los mayores retos a los que se enfrentan los selvicultores españoles (Montes et al. 2004; Adame et al. 2008). A fin de garantizar la persistencia y funcionalidad de la especie, especialmente ante los retos planteados por el cambio global, es preciso adoptar medidas de conservación y gestión que aseguren la persistencia de estas masas a través de la regeneración sexual.

En este sentido, la conservación *in situ* de las especies arbóreas formadoras de bosques y de sus recursos genéticos es uno de los objetivos de la gestión de los espacios protegidos y en concreto de la Red de Parques Nacionales. Dicha conservación requiere de un adecuado conocimiento de los recursos genéticos existentes y de una correcta previsión de su evolución futura que garantice su viabilidad. En el caso de *Q. pyrenaica*, el uso de técnicas moleculares -en concreto microsatélites nucleares (nSSR)- supone una herramienta adecuada, pues permite, además de caracterizar la diversidad genética intraespecífica, identificar correctamente los clones y las relaciones de parentesco entre los individuos de una población (Valbuena-Carabaña et al. 2005, 2008, 2013b). Este trabajo tiene como objetivo evaluar los recursos genéticos actuales de una de las masas de *Q. pyrenaica* más importantes del Parque Nacional de Sierra Nevada con el fin de establecer la posible relación entre los niveles de diversidad genética y los tratamientos selvícolas dentro de un mismo robledal y sugerir posibles recomendaciones de gestión para la especie. En concreto, se pretende profundizar acerca del efecto de los dos tipos de gestión tradicional más comúnmente aplicados en el pasado (monte bajo y adehesado) y evaluar las consecuencias del único tratamiento selvícola que se aplica en la actualidad (resalvo en monte bajo) sobre la diversidad genética y la estructura clonal de los árboles adultos. Además, se evalúa la posible dinámica futura de la diversidad genética mediante el análisis de los árboles juveniles (regenerado) en las mismas zonas del robledal.

Material y métodos

Parcelas de estudio

Los tres rodales de estudio se sitúan en el Robledal de la Acequia Grande de Cáñar, en la Hoya del Nevazo de La Alpujarra granadina. *Quercus pyrenaica* es la especie dominante y ocupa 170 ha salpicadas por el monte de forma discontinua (Fig. 2a). La primera mención histórica del robledal data del Catastro de Ensenada, realizado en la segunda mitad del siglo XVIII, aunque existen evidencias anteriores a la Reconquista, en las que se describe el anejo de Cáñar “el Fegi” como “mansión ruin de carboneros” (Gómez Moreno 1951). Las estadísticas históricas disponibles y los mapas de uso de suelo muestran un uso intensivo de la zona, donde cultivos de secano y regadío se entremezclaban con las manchas de bosque explotados por sus leñas y bellotas (Catastro de Ensenada 1752). En muchos pueblos de la zona, el arbolado de encinas y robles se consideró de uso comunal mientras que el suelo se repartió a todos los vecinos como propiedad particular; la separación de la propiedad de suelo y vuelo traería funestas consecuencias para las masas forestales (“es claro que con semejante promiscuidad, el arbolado había de tener sus días contados”) (de Olazábal 1921). Este autor señala como caso excepcional el férreo acotamiento establecido por un alcalde de Cáñar a finales del s. XIX en los robledales de sus propios “a despecho de los que se decían dueños del suelo”, lo que facilitó “la conservación y mejoramiento de hermosos y corpulentos rebollos y abundantes y sanas matas de monte bajo” (de Olazábal 1921). Actualmente, en el monte, existen zonas con estructura de monte bajo más o menos cerradas e irregulares, donde los árboles mayores (35-45cm de diámetro a la altura del pecho (dbh)) aparecen en muy bajas densidades acompañados de un estrato inferior muy numeroso de brotes. En otras zonas, intercalados entre antiguas parcelas de cultivo abandonadas, se pueden encontrar rodales de estructura más desarrollada donde árboles de gran-

des diámetros (60-70 cm dbh) crecen a bajas densidades, con una presencia variable de árboles juveniles de pequeño diámetro. Las estructuras del arbolado podrían corresponderse con los diferentes usos que se les ha dado a los robles en cada rodal.

Para este trabajo se seleccionaron en 2008 tres rodales con distintas estructuras: dos con estructura de monte bajo (Hoya del Nevazo I y II; Fig. 2c, 2d), en el primero de los cuales se habían realizado tratamientos de conversión en el año 2007 mediante los que se cortó el 60% de los árboles de diámetro basal mayor de 5cm (datos basados en los tocones contabilizados en 2011). Tras las cortas, se produjo un profuso rebrote que tapiza por completo el suelo (Fig. 2c). Además, se seleccionó una tercera parcela con estructura abierta que denominamos de monte adehesado (Hoya del Nevazo III; Fig. 2e). Todos los pies ≥ 5 cm dbh fueron muestreados de forma intensiva, mientras que los pies < 5 cm dbh se muestrearon de forma sistemática en función de su densidad en cada parcela (Tabla 1). Se tomaron medidas de los diámetros individuales y de las alturas dominantes de cada rodal (Tabla 1), y se recogió la posición de cada árbol mediante GPS inframétrico (Trimble, Geo XT 2005) y un sistema de estación total (Topcon GPT-3005N). Debido a las limitaciones derivadas de los tamaños muestrales y las distintas densidades de los rodales, las superficies de las parcelas no son equivalentes. En total se posicionaron 727 árboles a los que se les colocó una etiqueta identificativa y se les recogió una muestra de hoja para los análisis genéticos. En este trabajo, 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. Por tanto, el resto resultados aquí presentados hacen referencia a los individuos ≥ 5 cm dbh.

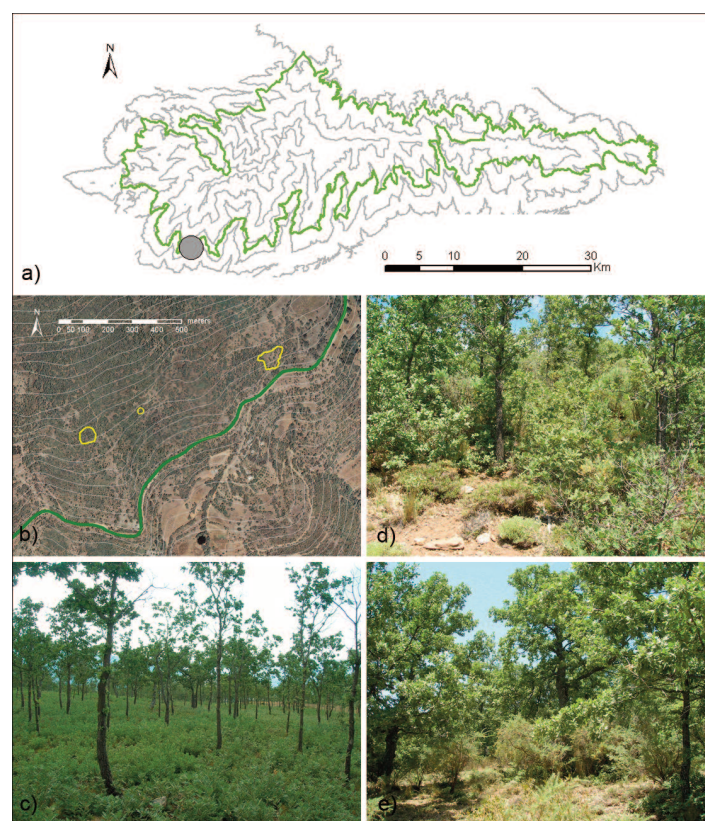


Figura 2. Mapa topográfico de Sierra Nevada en el que se muestra el límite del Parque Nacional (línea verde) y la localización del monte de estudio (círculo gris) “Robledal de la Acequia Grande” en Cáñar, Granada (2a); 2b) localización de las tres parcelas de estudio, de Oeste a Este: Hoya del Nevazo I (2c); Hoya del Nevazo II (2d); Hoya del Nevazo III (2e).

Figure 2. Map of the Sierra Nevada mountain range showing the limits of the National Park (green line) and the study area (gray circle) “Robledal de la Acequia Grande” in Cáñar, province of Granada (2a); 2b) location of the surveyed plots from West to East: Hoya del Nevazo I (2c); Hoya del Nevazo II (2d); Hoya del Nevazo III (2e).

Tabla 1. Clasificación de las parcelas de estudio y características del muestreo: Superficie (m^2); 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 %). 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 and sampling characteristics: Sampling area (m^2); adult (≥ 5 cm dbh) stem density; canopy height and diameter of the dominant class (cm); number of genotyped stems at each diameter class. Intensive sampling (100 %) 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)

Parcela	Superficie (m^2)	Densidad (≥ 5 cm / ha)	Altura (m)	CD _{mayor}	<5	5-15	15-25	25-35	≥ 35	N _{TOTAL}
Hoya del Nevazo I (monte bajo resalveado)	3410	587	6	35-45	20 (100 %)	180	15	5	1	221
Hoya del Nevazo II (monte bajo)	474	2231	5	35-45	87 (~60 %)	52	0	0	1	140
Hoya del Nevazo III (monte adhesionado)	5375	314	12	65-75	135 (~80 %)	138	24	28	41	366

Análisis genéticos y caracterización clonal

A partir de ~5 mg de hoja seca, y mediante un kit comercial (Invitex Spin Plant Mini Kit), se efectuó la extracción del material genético de cada árbol. 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), 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 (Sequemark TM, Invitrogen). En el caso de QrZAG39 el 14 % y el 0.4 % de las muestras analizadas presentaron 3 y 4 alelos, respectivamente. Aunque la información de este marcador se ha tenido en cuenta para los análisis clonales y de parentesco, estos datos han sido excluidos de algunos análisis estadísticos.

Una vez obtenido el genotipo multilocus para cada individuo, mediante el software GenClone (Arnaud-Haond y Belkhir 2007) se calculó la probabilidad P_{gen} de que dos pies presentasen el mismo genotipo por azar (Parks y Werth 1993) corregida por el índice de endogamia (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 calculó 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 y Werth 1993).

Las dimensiones de las cepas encontradas (clones o linajes multilocus compartidos por 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).

Riqueza genotípica: contribución clonal en cada rodal de estudio

La riqueza genotípica (R) (Dorken y Eckert 2001) refleja el número de genotipos distintos (G, en términos de linajes multilocus) en función del número de pies presentes en una población (N) [$R = G - 1/N - 1$]. El opuesto de este valor (1-R) expresa la contribución del rebrote vegetativo en una muestra determinada. Por otro lado, 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) con el fin de reflejar adecuadamente la contribución de la reproducción clonal en cada parcela y valorar el estado de vigor o degradación de los individuos.

Diversidad genética

La caracterización de las cepas permite evaluar los parámetros de diversidad poblacional, para lo que se han descartado los genotipos repetidos por los diversos pies de una misma cepa, evitando el sesgo derivado de la inclusión de todos los individuos muestreados (Chung y Epperson 1999). Mediante el software SpaGeDi 1.2 (Hardy y Vekemans 2002) se han calculado diversos estadísticos relacionados con la diversidad genética (A, número de variables alélicas; He, heterocigosidad; F_{IS} , niveles de endogamia), teniendo en cuenta todos los genotipos (linajes multilocus) detectados. Para comparar adecuadamente la riqueza alélica entre los rodales con distintos tamaños muestrales, se ha realizado un procedimiento de rarefacción mediante el software HP-Rare (Kalinowski 2005) y se ha calculado la densidad de alelos y de linajes por hectárea.

Contribución de la reproducción asexual y sexual en la clase juvenil y análisis de parentesco

La contribución del rebrote en el establecimiento de la cohorte juvenil se ha estimado mediante la caracterización clonal de todos los individuos, contabilizando entre los juveniles aquellos que comparten linaje con otros pies con los que conforman cepas. Posteriormente, a través de un análisis de parentesco mediante el software FaMoz (Gerber et al. 2003), se ha analizado el origen de aquellos individuos juveniles no integrados en cepas y de los que forman cepas de diámetros medios < 5 cm dbh con el fin de identificar a sus progenitores y, en su caso, poder estimar las distancias de dispersión de las bellotas que los originaron y el flujo genético procedente del exterior de las parcelas de estudio.

Resultados

Caracterización clonal y riqueza genotípica

La asignación de los distintos pies a una cepa determinada se ha establecido con una fuerte confianza estadística debido al elevado número de variables alélicas encontrado. En el peor de los casos, y teniendo en cuenta solo 6 nSSRs, la mayor probabilidad de hallar por azar el mismo genotipo en dos pies de un mismo rodal (P_{gen}) fue $4 \cdot 10^{-5}$ (Tabla 2). 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 cuanto mayor es el número de pies que comparten dicho genotipo. En la mayoría de los casos, dichos árboles presentaron una disposición espacial contigua, aunque no necesariamente próxima, lo que evidencia su pertenencia a la misma cepa (Fig. 3). En algunos casos, se han encontrado ligeras diferencias (en un único alelo de los 14 que definen un genotipo) entre los diversos pies que componen una cepa. En estos casos, se ha seleccionado el genotipo representado por un mayor número de pies, o en caso de igualdad, por el pie de mayor diámetro, considerándose dichas diferencias fruto de mutaciones somáticas.

Tabla 2. Diversidad clonal de la cohorte adulta. Valores máximos de P_{gen} y P_{sex} para la primera repetición en cada parcela. Número de pies (dbh ≥ 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 genotipos únicos frente a la de cepas con más de un pie en cada parcela. Densidad de genotipos, de GU y de cepas por hectárea.

Table 2. Clonal diversity of the adult cohort. Maximum P_{gen} and P_{sex} values in each plot. Number of stems (dbh ≥ 5 cm) per hectare (ha), density of genetic lineages (MLL), density of stems bearing unique genotypes (GU) and density of clonal clumps formed by more than one stem in the adult class. Contribution of asexual propagation expressed by the reverse of clonal richness (R), and clonal heterogeneity assessed as the proportion of unique genotypes over clonal clumps in each plot. Density of genotypes, unique genotypes (GU) and clonal cumpls per hectare.

Poblaciones	Hoya del Nevazo I	Hoya del Nevazo II	Hoya del Nevazo III
P_{gen} (fis) máx	$5 \cdot 10^{-8}$	$4 \cdot 10^{-5}$	$3 \cdot 10^{-8}$
P_{sex} (fis) (1rep) máx	$10 \cdot 10^{-6}$	$2 \cdot 10^{-3}$	$6 \cdot 10^{-6}$
Pies	201	53	231
Genotipos	82	13	101
GU	38	5	68
cepas	44	8	36
(1 - R)	0.595	0.769	0.565
% GU	46	38	67
Genotipos / ha	240	274	190
GU / ha	111	105	127
Cepas / ha	129	169	67

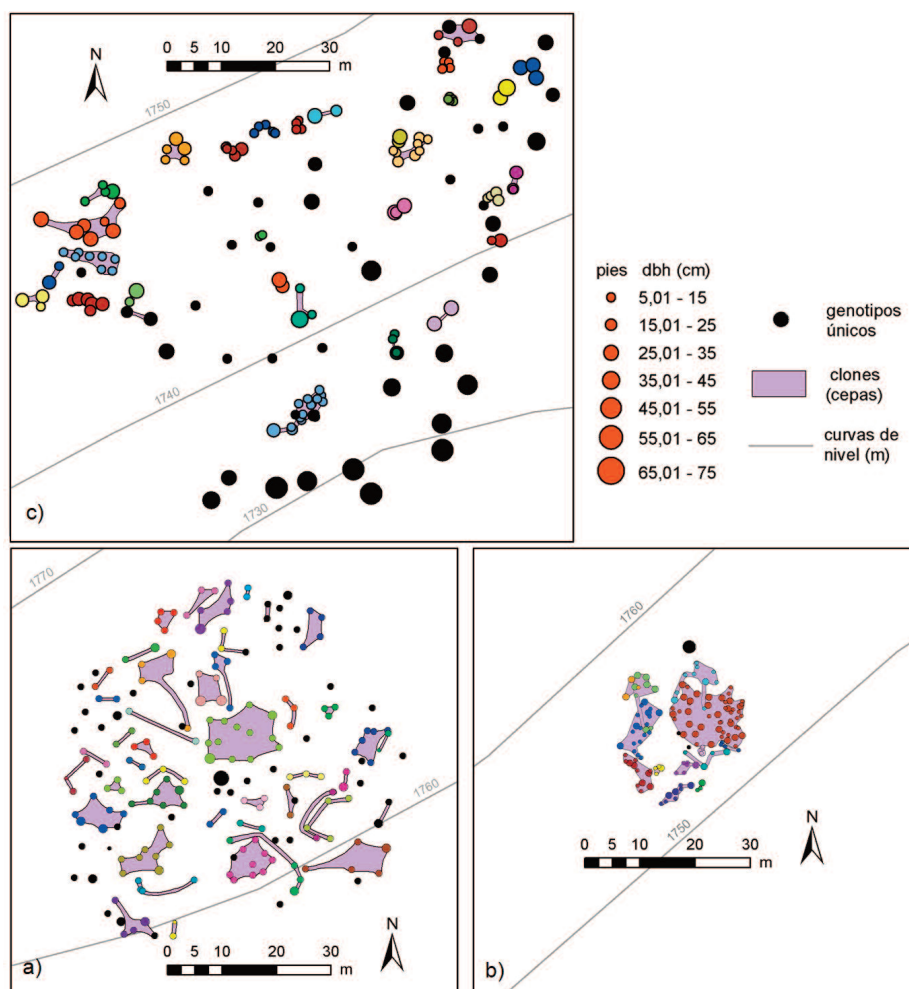


Figura 3. Mapas topográficos de las parcelas de estudio (a) Hoya del Nevazo I; b) Hoya del Nevazo II; c) Hoya del Nevazo III) en el que se localizan los árboles adultos muestreados (tamaño en función del diámetro normal dbh). Con el mismo color se muestran los pies con el mismo genotipo (linajes multilocus) y en color negro los genotipos únicos representados por solo un pie (GU). Además se muestra la superficie de las cepas en el nivel del suelo (morado) y las curvas de nivel cada 10 m.

Figure 3. Topographic maps of the surveyed plots (a) Hoya del Nevazo I; b) Hoya del Nevazo II; c) Hoya del Nevazo III) showing stem positions (circle sizes represent stem dbh). Stems with the same multilocus lineage are represented by the same colour, and genotypes represented by a unique stem (UG) are shown in black. Clonal surfaces at the ground level are shown in violet. 10 m contour lines are also represented.

En general, se han detectado fuertes estructuras clonales, es decir, un número importante de genotipos compartidos por más de un árbol, junto con otros representados por un único árbol (GU). En estos casos, no resulta evidente que se trate de árboles originados de semilla o que constituyan el único representante actual (o muestreado) de una cepa. Globalmente, la contribución de la reproducción asexual (1-R) decrece desde el monte bajo no resalveado (Hoya del Nevazo II: 1-R = 0.769) al monte adeshado (Hoya del Nevazo III: 1-R = 0.565), al contrario que la proporción de GU. Globalmente, la densidad total de genotipos distintos (ya sean éstos únicos o repetidos entre los individuos de una cepa) es superior en el monte bajo no resalveado (274 / ha), intermedia en el monte bajo resalveado (240 / ha) y menor en el monte adeshado (190 / ha) (Tabla 2).

Este patrón se mantiene en lo que respecta al tamaño de las cepas: en los dos montes bajos éstas ocupan superficies mayores que en el monte adeshado, aunque en el rodal adeshado el número medio de pies que componen las cepas es intermedio entre el monte bajo resalveado y el no resalveado. Sin embargo, la distancia lineal máxima de separación entre dos pies de una misma cepa alcanza valores similares, entorno a 15 m, en los tres rodales (Tabla 3).

Diversidad genética

Los parámetros de diversidad genética se han estimado mediante 6 nSSRs para la cohorte adulta (≥ 5 cm dbh). En general, la diversidad genética es elevada y los niveles de heterocigosidad son comparables entre rodales. Por otro lado, se han encontrado niveles de endogamia reducidos, aunque significativos, en dos de los rodales (Hoya del Nevazo II [$F_{IS} = 0.122 (\pm 0.068)$] y III [$F_{IS} = 0.031 (\pm 0.015)$]). En cuanto al número absoluto de alelos (A), el monte bajo no resalveado presenta valores mucho menores debido al escaso número de linajes distintos; sin embargo, al comparar los valores de riqueza alélica (A_{RARE}) teniendo en cuenta los tamaños muestrales, se observan niveles de diversidad muy similares entre los tres rodales (Tabla 4). El valor que mejor refleja las diferencias entre rodales es la densidad de alelos (A / ha), que, como la densidad de genotipos, es superior en el monte bajo no resalveado, intermedia en el monte bajo resalveado e inferior en el monte bajo adeshado (Tabla 4).

Tipo 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 -los individuos juveniles pertenecen a cepas integradas por pies de mayores diámetros constituyendo rebrotes de las mismas-, aunque existen diferencias marcadas entre rodales. En ambos montes bajos, la gran mayoría de los juveniles provienen del rebrote vegetativo de otros árboles o cepas preexistentes, mientras que en el monte adeshado la mayoría presentan genotipos únicos.

En el monte bajo resalveado (Hoya del Nevazo I), de los 20 individuos juveniles analizados 7 presentan genotipos únicos, mientras que 13 pertenecen a otras cepas formadas por algún pie de las clases diamétricas superiores. En el monte bajo no resalveado (Hoya del Nevazo II) el 62 % (87 de 140) de las muestras son < 5 cm dbh. De ellas, tan solo 2 (2.3 %) presentan genotipos únicos, siendo la inmensa mayoría rebrotes de otras cepas. Los análisis de parentesco realizados para estos juveniles en los montes bajos no han identificado a ninguno de los adultos como sus posibles progenitores.

En el rodal adeshado (Hoya del Nevazo III), la magnitud del rebrote vegetativo es menor, aunque también es apreciable. En este rodal, la clase juvenil muestreada representa aproximadamente el 80 % 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 41 % de ellos (55 de 135) proviene del rebrote vegetativo de otros pies (no solo de clases diamétricas mayores pues también hay varias cepas constituidas por pies < 5 cm dbh únicamente), la mayoría son brinzales procedentes

Tabla 3. Dimensiones de las cepas. Para cada rodal 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) media y máxima que ocupan en el nivel del suelo y de las distancias lineales máximas de separación entre los pies de una misma cepa.

Table 3. Clonal dimensions. Clonal sizes in terms of number of stems (mean values and ranges); mean and maximal surface areas (m²) at the ground level; and maximal linear distances between stems of the same clonal clump are shown for each plot.

Poblaciones	Nº medio pies / cepa (rangos)	S (m ²)	S máx. (m ²)	Dist. Máx. lineal (m)
Hoya del Nevazo I	3.70 (2-13)	12.0	100.1	15.3
Hoya del Nevazo II	6.00 (2-23)	20.8	104.1	14.9
Hoya del Nevazo III	4.61 (2-19)	6.3	27.3	14.9

Tabla 4. Parámetros de diversidad genética: Heterocigosidad de Nei (He); coeficiente de endogamia (F_{IS}) (* $p < 0.05$); número de alelos (A); número de alelos después de un proceso de rarefacción (A_{RARE}); número de alelos por hectárea (A / ha); número de linajes distintos (MLL).

Table 4. Genetic diversity parameters: Nei's heterozygosity levels (He); inbreeding coefficients (F_{IS}) (* $p < 0.05$); allele numbers (A); number of alleles after a rarefaction procedure (A_{RARE}); densities of alleles per hectare (A / ha); number of distinct genetic lineages (MLL).

	He	F_{IS}	A	A_{RARE}	A / ha	MLL
Hoya del Nevazo I	0.832	0.016	94	9.35	276	82
Hoya del Nevazo II	0.788	0.122*	56	9.33	1181	13
Hoya del Nevazo III	0.839	0.031*	96	9.30	179	101

de semilla. En este caso, los análisis de parentesco 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 (~65 %) de los 97 genotipos juveniles analizados tienen a alguno de sus progenitores dentro de los límites de la parcela de estudio. Dadas las grandes diferencias de tamaño entre el grano de polen y las bellotas de *Q. pyrenaica*, en los 52 casos (~54 %) 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 se han determinado trazando una línea recta desde el árbol progenitor, o aquél más cercano en caso de haberse identificado dos progenitores (~11 %), hasta el juvenil asentado. Las distancias de dispersión alcanzan valores medios (y rangos) de 12.45 m (0.92 m - 62.22 m). El valor estimado de flujo genético externo debido, fundamentalmente, a los aportes de polen desde fuera de la parcela y, en menor medida a la inmigración de bellotas, es de ~62 %.

Discusión

Falta de concordancia entre la estructura forestal y la estructura clonal

En general, en los tres rodales de estudio se han detectado fuertes estructuras clonales y un número importante de cepas o genotipos conformados por más de un pie (Fig. 3, Tabla 2). Como cabría esperar, en los dos montes bajos aparecen numerosas cepas, algunas formadas por un gran número de pies, aunque también presentan un porcentaje elevado de genotipos únicos (38 % en el monte bajo no resalveado, 46 % en el resalveado). Por

otro lado, y en contra de lo esperado, muchos de los árboles del monte adhesionado también constituyen cepas de muy diversas dimensiones (el 33 % de los genotipos). En este sentido, las estructuras forestales estudiadas -monte bajo y monte adhesionado- no se ajustan al origen -asexual o sexual- de los individuos que las componen, al igual que ocurre en otras poblaciones de la especie (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a). Por el contrario, los resultados indican que en los tres rodales existen árboles que provienen de cepas, las cuales han debido de ser cortadas con distinta periodicidad. Las diferencias graduales entre rodales, probablemente respondan a diferencias en la intensidad de las perturbaciones y al tipo de aprovechamiento, que en última instancia han dado lugar a las diversas estructuras forestales actuales. A falta de datos concretos, resulta aventurado precisar cómo han sido estos aprovechamientos, lo que 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.

En relación a la contribución vegetativa y a la densidad total de genotipos, las diferencias entre los tres rodales marcan un patrón interesante y en cierta manera inesperado. A pesar de que la contribución vegetativa (clonalidad) presenta una tendencia lógica (decreciente desde el monte bajo no resalveado al monte adhesionado), la densidad total de genotipos sigue el mismo patrón. Resulta llamativo que el monte bajo no resalveado presente un 50 % más de genotipos que el monte adhesionado (Tabla 2), máxime cuando la superficie media de sus cepas también es mayor (Tabla 3). Este hecho podría deberse al relativo pequeño tamaño que en general presentan las cepas y a las elevadas densidades en las zonas de monte bajo, sobre todo en comparación con los rodales adhesionados.

Gran heterogeneidad en la estructura clonal

Dentro de cada rodal se ha encontrado una importante heterogeneidad en las dimensiones de las cepas, tanto en su extensión como en el número de pies que las componen (Fig. 3; Tabla 3). Esta heterogeneidad es mayor en el rodal adhesionado que en los montes bajos. En un trabajo previo, las diferencias en la superficie media 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). La densidad de raíces en el subsuelo habría condicionado la expansión de los sistemas radicales de cada cepa, de modo que en aquellos lugares donde la competencia por el sustrato es fuerte las cepas alcanzarían menores superficies. Sin embargo, ni estos resultados de La Hoya del Nevazo, ni los de otras poblaciones estudiadas (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a) apoyan esa hipótesis. Si bien los rangos de variación son elevados (Tabla 3), en este caso las dimensiones medias de las cepas son mayores en los montes bajos que en el monte adhesionado. El hecho de que no exista una relación directa entre la densidad actual de pies de un rodal y el tamaño de sus cepas estaría indicando que, en última instancia, la competencia asociada a los sistemas radicales no es el factor limitante del tamaño de las cepas de un rodal. Otras cuestiones difícilmente determinables y relacionadas con el manejo y la respuesta de la especie al mismo habrían de explicar estas diferencias: la densidad del monte previa a cada intervención, la incidencia de las cortas sobre cada individuo en función de su tamaño o vigor y las características rebrotadoras propias de la especie, capaz de emitir renuevos a metros de distancia de los pies cortados, determinan la intensidad y la localización de los rebrotes y el modo de crecimiento y expansión de los sistemas radicales.

La distinta heterogeneidad en los tamaños clonales podría explicarse por un aprovechamiento más homogéneo en los montes bajos en comparación con el monte hueco, que habría dado lugar a unas distribuciones diamétricas y de recursos edáficos más homogéneas (Montalvo et al. 1997; Valbuena-Carabaña et al. 2008). En los rodales de monte bajo y asumiendo un aprovechamiento homogéneo de los árboles (cortas periódicas a *matarrasa*) la posible

asincronía de los linajes (diferencias en la edad) podría determinar el agotamiento diferencial de los genotipos, desencadenando procesos de competencia intra e interclonal (Peterson y Jones 1997; Bravo et al. 2008) dando lugar a cierta heterogeneidad en los tamaños clonales. Por el contrario, un manejo desigual en el monte adhesionado podría reflejar un intento de selección de pies para la producción de bellota. El hecho de que existan menos clones de pequeño tamaño en el monte adhesionado junto con la existencia de tocones de tamaño variable (12 - 60 cm) y de evidencias de podas podría indicar una historia reciente de manejo heterogéneo en el proceso de transformación a monte hueco, donde el ganado también podría haber jugado un papel agotando los clones rebrotadores. Bajo esta presión, los clones de pequeño tamaño y los árboles más jóvenes habrían sido gradualmente eliminados favoreciendo a los grandes productores de semilla y acentuándose así las diferencias en las distribuciones diamétricas de este rodal respecto a los dos montes bajos.

Uno de los resultados más destacables de este estudio y de otros previos (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a) es la coexistencia dentro del mismo monte de pies de genotipos únicos y de cepas de grandes dimensiones. Conviene destacar que el origen de los genotipos únicos, representados por un solo pie, podría ser distinto en los montes bajos y en el rodal adhesionado. 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 el rodal adhesionado en el 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. Se cree que, 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; Salomón et al. 2013). En este caso, los individuos de genotipos únicos del rodal adhesionado podrían constituir cepas que han perdido la capacidad de rebrotar. Por otro lado, en los montes bajos y densos, los genotipos únicos encontrados podrían formar parte de otras cepas compuestas por pies de menores diámetros no muestreados (< 5 cm dbh), o, en el caso de La Hoya del Nevazo I, eliminados en el proceso de resalveo que tuvo lugar en el año 2007. En cualquier caso, la heterogeneidad encontrada podría estar indicando que las cepas de una misma población no son coetáneas, explicándose así las diferencias en el número de brotes de los distintos genotipos, y en la extensión que alcanzan. Bajo este escenario, el asentamiento de nuevos genotipos (plántulas procedentes de bellota) habría tenido lugar en distintos momentos a lo largo de la historia de estos rodales.

El desconocimiento general 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 los montes bajos de la especie. En este sentido, el análisis comparativo de los crecimientos de los pies integrados en cepas de diversas dimensiones arroja luz a esta cuestión (Salomón et al. 2013). En este estudio, realizado en un monte bajo en el Sistema Central, sobre 145 pies coetáneos de *Q. pyrenaica* pertenecientes a 15 cepas, se ha observado que la variabilidad en el crecimiento radial de dichos pies se explica fundamentalmente por los diámetros iniciales al comienzo del periodo analizado de 10 años de crecimiento. No obstante, la inclusión de diversas variables de las cepas a las que pertenecen dichos pies mejora significativamente la predicción del modelo de crecimiento: los pies que pertenecen a cepas mayores (en términos de extensión superficial, número de pies, y a través de un indicador de bio-

masa subterránea relacionado con el número de tocones) tienen un crecimiento potencial menor que aquellos pies pertenecientes a cepas menores. Estos resultados apuntan al envejecimiento de las cepas por acumulación de biomasa radical debido a un posible desequilibrio entre los procesos de respiración de los sistemas radicales y de producción de la parte aérea fotosintetizadora (Salomón et al., datos sin publicar).

Efectos de la gestión tradicional: clonalidad no implica pérdida de diversidad

A pesar de las peculiaridades anteriormente descritas, la mayor contribución clonal de los dos montes bajos no implica una menor diversidad genética con respecto al rodal adehesado, tal y como se ha observado en otros montes (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a). Por el contrario, resulta llamativo que los montes bajos presenten mayor riqueza alélica y mayor densidad de genotipos en comparación con el monte hueco (Tabla 2; Tabla 4), ya que, por lo general, valores altos de clonalidad suponen valores escasos de riqueza genotípica (Arnaud-Haond et al. 2007). En este sentido, podemos afirmar que en el caso de *Q. pyrenaica*, la clonalidad no implica pérdida de diversidad genética. Aún siendo de esperar que las cepas de los montes bajos presenten un número mayor de pies que en los montes adehesados, 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. Como muestran otros estudios (Valbuena-Carabaña y Gil 2013a), los montes bajos presentan mayor número de alelos (375 ± 152 vs. 162 ± 42) y de linajes (154 ± 60 vs. 99 ± 21) por hectárea que el monte adehesado, lo que supone una pérdida de diversidad sustancial de las dehesas respecto de los montes bajos. Las cortas a *matarra* realizadas secularmente en estos rebollares no parecen conllevar pérdidas de diversidad (como ya había sido apuntado en trabajos anteriores; Valbuena-Carabaña et al. 2008; 2013a, b), sino muy al contrario, el ahuecado de los robledales de *Q. pyrenaica* en su transformación a montes adehesados ha supuesto la merma de muchos de los genotipos que originalmente compondrían sus paisajes naturales.

Este mismo proceso podría estar observándose en el tratamiento de resalveo efectuado en 2007 en la parcela de La Hoya del Nevazo I: el aclareo del 60 % de los pies habría supuesto la eliminación del 12 % de los genotipos, si lo comparamos con el rodal no resalveado (Tabla 2), lo que podría deberse al relativo pequeño tamaño que en general presentan las cepas. Además de eliminar genotipos, el resalveo también habría reducido el número medio de pies por cepa, de forma que los valores medios de La Hoya del Nevazo I son menores incluso que en el monte adehesado (Tabla 3).

Por tanto, la diversidad genética que albergan los montes bajos no está amenazada, aunque lo contrario haya sido comúnmente aceptado y señalado por diversos autores (Serrada et al. 1994; Cañellas et al. 2004; Bravo et al. 2008). Por el contrario, la conservación de los montes bajos 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 en montes altos (o fustales sobre cepa), pues resulta evidente la falta de fructificación 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 haber afectado en mayor grado a sus dehesas, paradigmas de la biodiversidad, que a sus montes bajos. Es posible que, al basarse en un rasgo adaptativo de la especie – la capacidad de rebrotar frente a diversas perturbaciones – el manejo continuado en monte bajo promueva la preservación de los niveles naturales de diversidad genética (Valbuena-Carabaña y Gil 2013b).

Tipo de reproducción que ha dado origen a la clase juvenil

A pesar de que en los montes bajos la cohorte adulta presenta mayor diversidad genética que en el monte adehesado, en lo que respecta a la clase juvenil, la diversidad es muy superior en este último rodal. En los montes bajos, la gran mayoría (65 % y 97.7 %) de los individuos juveniles pertenecen a cepas integradas por pies de mayores diámetros, por lo que proceden de una reproducción vegetativa. El resto de juveniles podrían formar parte de otras cepas no muestreadas, o en el caso de La Hoya del Nevazo I, cortadas durante el proceso de resalveo. En caso de proceder de regeneración sexual, las bellotas habrían sido producidas por árboles localizados fuera de los rodales estudiados.

En el rodal adehesado (Hoya del Nevazo III), el 59 % de los juveniles analizados proceden de regeneración sexual mediante semilla, en el ~65 % de árboles del mismo rodal. Las distancias medias de dispersión son relativamente reducidas ($12.45 \text{ m} \pm 11.40$) e indican cierta actividad de la fauna dispersora a pequeña escala. Por otro lado, el 41 % de árboles para los que no se ha encontrado progenitor han debido dispersarse a más larga distancia, lo que podría haber implicado a otro tipo de fauna. Los altos valores de flujo genético externo (62 %, tanto de polen como de bellota) garantizan el incremento de la diversidad genética futura en este rodal, aspecto mucho más limitado en el caso de los montes bajos, cuya regeneración es mayoritariamente clonal.

Conclusiones: recomendaciones de gestión

La situación actual de los recursos genéticos de *Q. pyrenaica* Willd. en el Parque Nacional de Sierra Nevada es favorable y no supone una amenaza para su viabilidad futura.

Independientemente del tratamiento selvícola aplicado, los niveles actuales de diversidad genética son elevados, especialmente en los montes bajos, en los que una mayor contribución del rebrote vegetativo viene acompañada de mayores densidades de alelos y de genotipos en comparación con los montes adehesados, en los que el ahuecado de los mismos conlleva la pérdida de numerosos linajes y por tanto, de la diversidad. Este trabajo ilustra la importante resiliencia de la especie, que se mantiene con niveles elevados de diversidad genética a pesar de la intensa utilización histórica de sus recursos forestales.

Por otro lado, el manejo tradicional en monte bajo reduce la contribución de la reproducción sexual a la regeneración del monte. En comparación, la presencia mayoritaria de pies juveniles de origen sexual en el monte hueco asegura su regeneración y garantiza la persistencia y adaptación de la especie frente a los previsibles cambios ambientales que depara el futuro.

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 cambios importantes en la estructura natural que comprometen su desarrollo y evolución futuros, si no hay cambios en su gestión. La aplicación de marcadores moleculares a la identificación clonal en estudios dendrométricos y fisiológicos está revelando que una mayor extensión de los clones afecta negativamente al crecimiento de los pies e incrementa las tasas de consumo de carbohidratos en los procesos de respiración radical. Los resultados de estas aproximaciones multidisciplinares evidencian que los posibles avances en la gestión de estos robledales requieren de un mayor conocimiento de los procesos fisiológicos que afectan a los sistemas radicales en su relación con las partes aéreas.

Agradecimientos

Agradecemos a Elena Zafra su inestimable asistencia en las tareas de extracción, amplificación y caracterización genética en laboratorio. Agradecemos la asistencia en las labores de muestreo en campo a Carmen Collada, Zaida Lorenzo, César Otero, Matías Milleron y Elena Zafra. Este trabajo ha sido financiado por los siguientes proyectos de Investigación del Organismo Autónomo de Parques Nacionales: OAPN/030/2007 y OAPN/047/2010.

Referencias

- Adame, P., Hynynen, J., Canellas, I., Del Río, M. 2008. Individual-tree diameter growth model for rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) coppices. *Forest Ecology and Management* 255: 1011-1022.
- Anderson, R.S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. 2011. Postglacial history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Sciences Review* 30:1615-1629.
- 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.
- 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 Saiz, J.C., Morla Juaristi, C., Regato Pajares, P., Sainz Ollero, H. 1998. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona, España.
- Boissier, C.E. 1837. *Viaje botánico al Sur de España*. Colección Sierra Nevada y La Alpujarra nº 13. Fundación Caja de Granada & Universidad de Málaga. Manigua S.L. 1995, Granada, España.
- 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: Serrada, R., Montero, G., Reque, J.A. (eds.), *Compendio de Selvicultura Aplicada en España*. INIA y FUCOVASA, Madrid, España.
- Cañellas, I., Del Río, M., Roig, S., Montero, G. 2004. Growth response to thinning in *Quercus pyrenaica* Willd. coppice stands in Spanish central mountain. *Annals of Forest Science* 61: 243-250.
- Catastro de Ensenada 1752. *Respuestas Generales del Catastro del Marqués de la Ensenada*. PARES (Portal de Archivos Españoles), Ministerio de Cultura, Madrid. <http://paresmcs/Catastro/servlets/ServletControler>. Último acceso Enero 2014.
- 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.
- Clemente, S.R. (1804–1809). *Viaje a Andalucía* "Historia Natural del Reino de Granada (1804–1809)" [Antonio Gil Albarracín (ed.)]. Griselda Bonet Girabet, Barcelona, España.
- de Olazábal, D. 1921. *Bosques y pastizales de secano y regadío*. Imprenta y Librería de El Salvador, Sevilla, España.
- 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.
- 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.
- Gómez Moreno, M. 1951. De la Alpujarra. *Al-Andalus* 16:17-36.
- 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.
- Kalinowski, S.T. 2005. HP-Rare: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic diversity. *Molecular Ecology Notes* 5:187-189.
- Laguna, M. 1870. Comisión de la Flora Forestal Española. Resumen de los trabajos verificados por la misma los años de 1867 y 1868. Tomo I. Imprenta del Colegio Nacional de Sordo-Mudos y de Ciegos. Madrid. España.
- López Ontiveros, A., Naranjo Ramírez, J. 2000. El nomadismo y la trashumancia en Sierra Nevada según Juan Carandell y Max Sorre. *Cuadernos Geográficos* 30: 431-443.
- Montalvo, A.M., Conard, S.G., Conkle, M.T., Hodgskiss, P.D. 1997. Population structure, genetic diversity, and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 84:1553-1564.
- Montes, 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.
- 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: de Kroon, H. van Groenendael J. (eds.), *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*, pp. 263-289. Backhuys Leiden, Holanda.
- Ruiz de la Torre, J. 2006. *Flora Mayor*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Salomón, R., Valbuena-Carabaña, M., Gil, L., González-Doncel, I., 2013. Clonal structure influences stem growth in *Quercus pyrenaica* Willd. coppices: Bigger is less vigorous. *Forest Ecology and Management* 296: 108-118.
- Sánchez Martínez, M. 1976. La cora de Ilbira (Granada y Almería) en los siglos X y XI, según al-Udri (1003–1085). *Cuadernos de Historia del Islam* 7:5-82.
- 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, España.
- 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., 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., 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 in Palaeobotany and Palynology* 162: 492-506.
- Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. 2013a. ¿Reduce el aprovechamiento en monte bajo de *Quercus pyrenaica* Willd. sus niveles de diversidad genética? *6CFE* 01-244.
- Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. 2013b. Genetic resilience in a historically profited root sprouting oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) at its southern boundary. *Tree Genetics and Genomes* 9: 1129-1142.
- Ximénez de Embún, J. 1977. *El monte bajo*. Ministerio de Agricultura, Madrid, España.