

La diversidad en las especies forestales: un cambio de escala. El ejemplo del alcornoque

U. López de Heredia, L. Gil

Unidad de Anatomía, fisiología y genética vegetal. Dpto. Silvopascicultura. ETSI Montes (UPM). Ciudad Universitaria s/n 28040. Madrid, España.

Una asignatura pendiente de las estrategias de conservación de la biodiversidad radica en las especies arbóreas de amplia distribución. Frente al mantenimiento de la diversidad interespecífica que se aplica a los taxones herbáceos/arbustivos, las especies arbóreas fundamentan su capacidad de cambio en la diversidad intraespecífica. El alcornoque es un ejemplo de especie longeva, de amplia distribución cuya conservación como tal no está en principio amenazada. No obstante, las diferentes estaciones en las que habita, la historia de sus poblaciones y el desconocimiento de su ecología, hacen que estas amenazas sean más crípticas y hayan permitido su extinción local o regional. Las estrategias de conservación de la especie deben priorizar el mantenimiento de su diversidad intraespecífica y de los procesos que la generan, como la introgresión con otras especies de *Quercus*.

Palabras clave: *Quercus suber*, diversidad intraespecífica, hibridación, conservación

Diversity in forest tree species: a change in the scale. The case study of cork oak. The strategies for conservation of biodiversity have a major lack in widespread tree species. While the rule in herbaceous/shrublike taxa is ensure the maintenance of interspecific diversity, the changing ability of tree species relies on intraspecific diversity. Cork oak is an example of long-lived, widespread species not considered as threatened. However, cork oak inhabits several sites, with different population histories and ecological constraints frequently unknown. Thus, menaces are more cryptic, allowing cork oak's regional or local extinction. Conservation strategies should focus in maintaining cork oak's intraspecific diversity and the processes that generate it, as it is the introgression with other *Quercus* species.

Key words: *Quercus suber*, intraspecific diversity, hybridisation, conservation

Introducción

Las especies arbóreas son los vegetales que han alcanzado un mayor grado de control sobre el ambiente y tienen un papel predominante en la parte terrestre de la biosfera, siendo la base sobre la que se sustentan el resto de componentes de los ecosistemas forestales (Terradas, 2001). En las zonas templadas del planeta, la mayor parte de las especies forestales arbóreas se caracterizan por tener amplios rangos de distribución, ser alógamas, anemófilas, longevas y por formar bosques con baja diversidad específica. A pesar de que estas características les dotan de una cierta resiliencia, el efecto de perturbaciones de origen antrópico y recurrente (por ej. fuego seguido de pastoreo) suponen la fragmentación de las masas y ponen en peligro la capacidad de cambio adaptativo y el mantenimiento a escala local de estas especies. Las especies arbustivas o de matorral aprovechan perturbaciones en los bosques para presentar una mayor diversidad específica, a la que se le da una gran importancia frente a la diversidad intraespecífica propia de las especies arbóreas.

A pesar de que la continuidad de la mayoría de especies forestales no se considera amenazada al estar ampliamente distribuidas, las especies arbóreas ven amenazado su futuro en muchas localidades, con la consiguiente reducción de su variabilidad intraespecífica. Frecuentemente se ha prestado mayor atención a los rangos principales de distribución de las especies (por ej. Centroeuropa) que a las zonas marginales del sur (Mediterráneo), donde su valor de conservación permanece infravalorado (Hampe y Petit, 2005). Las áreas marginales en el sur de Europa son consideradas reservorios de diversidad genética intraespecífica (Petit *et al.*, 2005) y es necesario el desarrollo de estrategias de conservación activa de los recursos fitogenéticos, más aun cuando los efectos del cambio climático se prevén más acusados en la cuenca mediterránea (IPCC,

2001). Hay que destacar que las especies arbóreas no ocupan ahora los terrenos óptimos para su desarrollo, ya que éstos han sido roturados para su cultivo en la mayor parte de los casos, relegando a los árboles a zonas escarpadas o con escasa profundidad de suelo.

En general, las especies arbóreas de amplia distribución no se contemplan en la definición de estrategias de conservación, existiendo un sesgo a favor de las especies de fauna o de taxones herbáceos/arbustivos endémicos. En una búsqueda realizada en dos de las revistas internacionales más relevantes en el ámbito de la conservación de la biodiversidad, *Biological Conservation* y *Conservation Biology*, el porcentaje de artículos que incluyen las palabras “bosque” (forest), “leñoso” (woody) o alguno de los géneros de mayor distribución peninsular (*Quercus*, *Pinus*, *Ulmus*, *Populus*, *Fagus*, *Acer*, *Fraxinus*, *Olea*, etc.) en el título o en las palabras clave no superan el 4 % del total de artículos publicados, en el mejor de los casos.

Un ejemplo de especie arbórea de amplia distribución en los ecosistemas mediterráneos es el alcornoque (*Quercus suber* L.). Dado que forma poblaciones extensas en un amplio rango de distribución, el alcornoque no se considera amenazado de desaparición como especie. Precisamente esto hace que las amenazas sean más crípticas y pasen desapercibidas si no se posee un conocimiento suficientemente cercano a la historia, ecología y dinámica de los alcornocales. El objetivo principal que plantea la Conservación de Recursos Genéticos es salvaguardar el potencial evolutivo de las especies conservando su estructura y dinámica (Eriksson, 2000). Como la mayoría de especies anemófilas y alógamas mantiene una mayor diversidad dentro de poblaciones que entre ellas, cuestiones como la distribución actual de la diversidad genética neutral, la historia de las poblaciones, la importancia del aislamiento poblacional, las diferencias de comportamiento de distintas procedencias a diferentes situaciones ambientales o la capacidad de hibridación con otras especies de *Quercus*, son cada vez más importantes tanto en el planteamiento de estrategias de conservación como en el manejo del Material Forestal de Reproducción.

En el presente trabajo, y a través de varios ejemplos, discutimos aspectos relacionados con la historia evolutiva del alcornoque y la influencia de diferentes modelos de gestión en la viabilidad de las poblaciones, con el objetivo de identificar procesos que permitan generar estrategias de conservación de la especie.

Estado del alcornoque en la Península Ibérica

Más del 90% de los alcornocales en la Península Ibérica están en manos privadas. Según el segundo Inventario Forestal Nacional (2IFN), durante el período 1986-1996, el alcornoque ocupaba en España 104.254,92 Ha, de las cuáles 93.988,67 Ha pertenecían a particulares. Este régimen de la propiedad dificulta el desarrollo de planes y estrategias de mejora o de conservación, y deja a la buena voluntad del propietario la evolución del monte. Así, la historia del monte mediterráneo muestra cambios constantes en su aprovechamiento en función de las necesidades de la sociedad, lo cuál tiene un reflejo en la diversidad genética y la capacidad de adaptación del alcornoque frente a cambios ambientales.

En la actualidad, la producción de corcho condiciona el modelo de gestión de los alcornocales, pero no siempre ha sido el aprovechamiento principal. En el Mundo Antiguo ya existen evidencias del uso del corcho de manera puntual y a escala local, por ejemplo para revestimientos en viviendas, colmenas, taponado de vasijas y calzado. Aun siendo el corcho un producto útil, el alcornoque se consideraba una especie “menor” frente a la encina, que cubría mejor las necesidades de leña, carbón y alimento para el ganado, redundando en la fragmentación y reducción del área ocupada por el alcornocal (**Fig. 1**). Si bien en los siglos XV-XVIII el corcho registró una cierta actividad comercial, la revalorización del alcornoque no se produjo hasta finales del siglo XIX, con el auge de la industria taponera. Paradójicamente, por efecto de las desamortizaciones del s. XIX y el paso de montes públicos a manos privadas, el auge de esta industria coincidió con una reducción generalizada de la superficie del alcornocal, mediante talas, roturaciones, carboneo y sobreexplotación de leñas. Así, el interés del hombre por recuperar un recurso natural de gran valor ecológico, económico y social se produce en el s. XX, en el que hay documentadas numerosas repoblaciones artificiales que han incrementado la superficie ocupada por el alcornoque.



Figura 1. El Dehesón del Encinar (Toledo). Típica dehesa mixta en el centro peninsular en la que históricamente se ha beneficiado a la encina frente al alcornoque, que encuentra ventajas en la apertura de claros por deforestaciones intensas y recurrentes.

La legislación española y europea sobre Material Forestal de Reproducción se basa en el diseño de unidades básicas de comercialización, las regiones de procedencia, de modo que se emplee en cada población semilla de la región de procedencia correspondiente. En las repoblaciones, además del traslado de material genético, existe el riesgo de utilizar una fuente reducida de semilla y la consiguiente homogeneización de las nuevas masas. En el caso del alcornoque en España, se definieron nueve regiones de procedencia más once procedencias de área restringida (Díaz-Fernández *et al.*, 1995) utilizando los criterios de diferenciación geográfica y variación ecológica. Posteriormente, se utilizaron diversos tipos de marcadores moleculares para identificar grupos con estructuras genéticas diferenciadas en la Península Ibérica. El empleo de técnicas moleculares permite identificar procesos demográficos o de historia de las poblaciones que, puestos en común, permiten la reconstrucción de la historia evolutiva de las poblaciones. En particular, el ADN de cloroplasto, al estar muy conservado, ser haploide y presentar herencia materna, es apropiado para trazar el movimiento de semillas pesadas como las bellotas de alcornoque.

En líneas generales, los marcadores de diversidad neutral coinciden en establecer diferencias entre poblaciones centrales (dehesas del suroeste y centro de la Península) y poblaciones marginales (alcornocales del este peninsular) (Jiménez *et al.*, 1999; Jiménez *et al.*, 2004; Lopes y Parker, 2000). En cuanto a la diversidad con valor adaptativo, existen diferencias significativas tanto en la fenología, con una relación positiva entre la latitud y el porcentaje de árboles con bellota bienal dentro de las poblaciones centrales y norteñas (Díaz-Fernández *et al.*, 2004), como en la respuesta a las bajas temperaturas, con mayor sensibilidad en las procedencias de localidades más térmicas (Aranda *et al.*, 2005).

Las poblaciones marginales (I): la introgresión como factor clave de la permanencia del alcornoque en la parte oriental de la Península

Las procedencias de área restringida coinciden con las poblaciones marginales de la distribución española del alcornoque. Muchas de ellas se encuentran en el área mediterránea, con frecuentes riesgos de incendios, una intensa utilización agrícola del territorio y unas condiciones climáticas muchas veces limitantes para las formaciones arbóreas. Por su pequeño tamaño es más fácil que desaparezcan tras una perturbación, los ambientes extremos en clima y suelo hacen que su recuperación sea más difícil, por lo que la mayoría de ellas presenta una insuficiente regeneración donde la ganadería juega un papel crucial. Además, las mismas características que las hacen vulnerables (tamaño, aislamiento, estrés ambiental) determinan estructuras genéticas particulares derivadas de su aislamiento y su pequeño tamaño demográfico.

Las poblaciones orientales de la Península Ibérica (excepto Cataluña) se caracterizan por habitar "islas" de sustratos silíceos rodeadas por "mares" calizos y estar alejadas de las principales manifestaciones de la especie por más de 300 km en la actualidad. El tamaño efectivo poblacional de estas masas es muy reducido, y normalmente comparten hábitat con encinares con demografías muy superiores. Trabajos moleculares y paleobotánicos han sugerido que estas regiones, al igual que las Baleares, han constituido refugios para el alcornoque durante los períodos glaciares del Pleistoceno, probablemente coexistiendo con poblaciones de encina (López de Heredia *et al.*, 2005).

En estas poblaciones se ha observado que el alcornoque presenta exclusivamente ADN de cloroplasto de un linaje propio de las encinas ibéricas frente al linaje común y exclusivo del alcornoque en su rango occidental. Este fenómeno se explica mediante eventos de hibridación e introgresión. La introgresión se define como el intercambio de genes entre especies mediante hibridación y el subsiguiente retrocruzamiento con una especie parental (Rieseberg y Carney, 1998) y se traduce en la infiltración de fragmentos del genoma de una especie en otra.

Aunque encina y alcornoque están alejadas filogenéticamente (Manos *et al.*, 1999), se han identificado áreas simpátricas donde aparecen “mestos”, es decir, híbridos de primera generación (*Q. suber* x *Q. ilex*), en bajas frecuencias. La hibridación entre encina y alcornoque es asimétrica debido a compatibilidades unidireccionales, fuertes interacciones polen-estigma o desventajas competitivas entre los tubos polínicos de las dos especies (Boavida *et al.*, 2003), actuando siempre el alcornoque como polinizador. Las diferencias en los ciclos fenológicos también favorecen esta dirección de hibridación. Al ser las dos especies protándricas y florecer la encina primero, es más probable que los alcornoques con flores masculinas tempranas puedan polinizar las encinas con flores femeninas tardías que al contrario. Observaciones sobre la fenología en España central mostraron que la etapa de floración en los “mestos” es sincrónica con la de alcornoque. Así, los retrocruzamientos recurrentes darán lugar a individuos con ADN de cloroplasto de encina pero con la morfología propia del alcornoque.

En los alcornoques del Este peninsular se produce un desplazamiento total del linaje del alcornoque, que se puede explicar mediante dos modelos: 1) hibridación en una población mixta, seguida de retrocruzamientos preferentes con una de las especies parentales y presiones selectivas a favor de esas progenies, y 2) a través de la continua “colonización por polen” desde una población externa de una de las especies parentales. El segundo modelo no parece posible en poblaciones que están distanciadas más de 300 km de la fuente principal de polen de alcornoque.

La **Figura 2** muestra el escenario más probable para explicar este desplazamiento del cloroplasto. Partiendo de una población de encina situada en una zona con mayor porcentaje de sustrato calizo que silíceo, una bellota con cloroplasto de alcornoque procedente de dispersión a larga distancia, y bajo la cubierta de encina, consigue germinar y llegar al estadio adulto en la zona silíceo. A través del flujo polínico de este individuo sobre las encinas aledañas, en la siguiente generación se producen “mestos” con cloroplasto de encina que son capaces de competir con las progenies de encina. Si existen presiones selectivas que favorecen a estos híbridos y existe una superposición de generaciones entre los híbridos y el alcornoque que dio inicio a la población, los híbridos conseguirán con el paso de las generaciones desplazar al encinar. Progresivamente, su morfología se asemejará a la del alcornoque, pero manteniendo el cloroplasto de las encinas que hicieron posible la fundación del alcornocal.

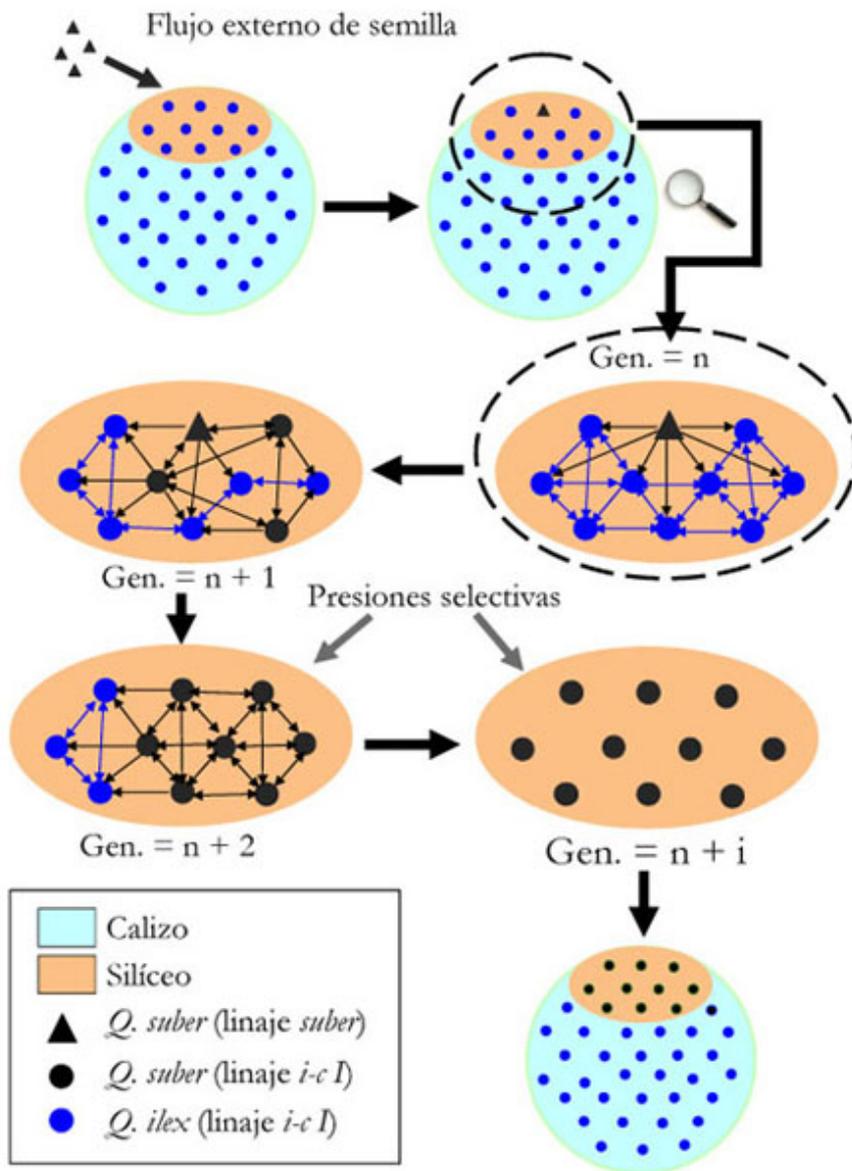


Figura 2. Modelo de desplazamiento del ADN de cloroplasto propio de alcornoque en una población mixta de encina-alcornoque. La hibridación con encina y subsiguiente introgresión permiten al alcornoque establecerse en un área y desplazar al encinar. El linaje *suber* es propio de alcornoque mientras que el linaje *i-c I* es propio de encina.

La presencia de ADN de cloroplasto de encina en alcornoque evidencia que al menos ha ocurrido un evento de hibridación entre las especies. No obstante, mediante el empleo de AFLPs (*Amplified Fragments Length Polymorphism*), una técnica molecular que cubre regiones extensas del genoma nuclear, se ha comprobado que la contribución actual del genoma de encina en los alcornoques ibéricos es prácticamente nula (López de Heredia, 2006). La infiltración del genoma nuclear de encina en alcornoque se ha diluido a través de retrocruzamientos en un horizonte temporal amplio que reducen esta contribución a pequeñas familias de genes. La teoría del genoma poroso (Rieseberg *et al.*, 1999) sugiere la permeabilidad al paso de unos pocos genes de una a otra especie en áreas geográficas de relativa extensión. En los casos en que el ADN del cloroplasto de alcornoque ha sido completamente desplazado por el de encina las hibridaciones han sido antiguas. De hecho, aunque el alcornoque comparte el mismo linaje de cloroplasto con la encina, en muchas de las poblaciones mixtas, el clorotipo no es necesariamente el mismo en ambas especies.

La introgresión en los alcornocales del este peninsular se puede interpretar como un fenómeno de escape de la especie, que captura parte de la diversidad interespecífica del género para poderse expandir en situaciones puntuales de reducción de efectivos poblacionales, entre ellos el momento de la colonización inicial (López de Heredia, 2006). Por el contrario, en las poblaciones del rango principal del alcornoque, donde sus efectivos poblacionales son similares e incluso superiores a los de la encina, éste no necesita incrementar su diversidad intraespecífica. En la España silíceo de suelos profundos y con un dosel

arbóreo no antropizado, el alcornoque es más competitivo que la encina y, aunque se producen fenómenos de hibridación, la deriva genética y la presión selectiva se encargan de eliminar la descendencia de los híbridos.

Las poblaciones marginales (II): el alcornoque en Baleares

Un caso extremo de poblaciones marginales con una peculiar estructura genética lo constituye el alcornocal balear, que se compone de menos de un centenar de ejemplares solitarios o agrupados en pequeños rodales en la zona silíceo de Menorca como los de Algarrovet, Alfavaret, Binimoti, Binillubet, Es Puig Mal, Llinarix Nou y Sant Isidre. En Mallorca su situación es más extrema, limitado a zonas presumiblemente descarbonatadas como Sant Jordi, Son Puig y Puigpunyent, Sa Campaneta y Canyamel, entre otras. Muchos de estos alcornoques se ven atacados por plagas y enfermedades (**Fig. 3**). El paupérrimo estado de los alcornoques propicia que sea frecuente encontrar ejemplares muertos, como en Son Gal y Binicalsix (C. Orellana, com. personal).



Figura 3. Mediante técnicas moleculares se ha evidenciado la peculiaridad de los alcornoques baleares. El singular y añoso alcornoque de la localidad menorquina de Alfavaret, de filiación tirrénica, se encuentra en un precario estado sanitario que compromete su futuro.

Mediante técnicas moleculares se evidencia la peculiaridad de las poblaciones baleares de alcornoque (López de Heredia *et al.*, 2005). El análisis del ADN del cloroplasto ha mostrado niveles de diversidad significativamente superiores a los encontrados en el conjunto de la distribución de la especie. Esto se deriva de su relación tanto con poblaciones ibéricas como tirrénicas (**Fig. 4**). Otra evidencia de la espontaneidad del alcornoque en la isla de Mallorca es la posesión de clorotipos (secuencias de ADN de cloroplasto que sólo se modifican en la herencia por fenómenos de mutación, al no existir recombinación) exclusivos ausentes en el resto de su rango de distribución.

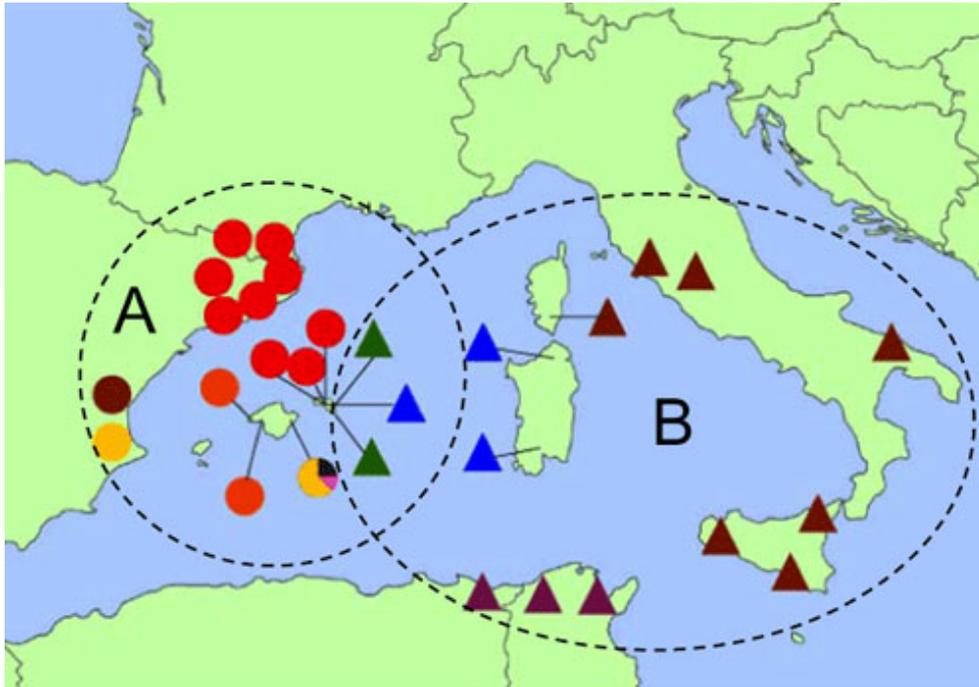


Figura 4. Mapa de clorotipos que refleja las filiaciones ibéricas (A) y tirrénicas (B) de las poblaciones baleares de alcornoque Modificado de López de Heredia et al., 2005.
 • £ linaje suber (alcornoque) • œ linaje i-c I (encina)

La escasez del alcornoque en las Baleares ha sido un argumento utilizado a menudo para explicar su existencia en la isla por introducción humana (Bonner, 1977), aunque ya se encontraran restos de corcho en necrópolis antiguas (Montserrat, 1972). La situación actual refleja el final de una larga trayectoria de deforestación de las islas. Si bien es raro encontrar evidencias de descorche en estos alcornoques, la presencia de rebrotes con múltiples guías muestra que en el pasado han sido objeto de carboneo intensivo. La reducción en el rango actual de los alcornocales mallorquines y menorquines debe ser foco de atención por su mayoritaria presencia en terrenos privados.

El alcornoque en espacios protegidos: el caso de Doñana

De entre la reducida superficie de alcornocal público, es destacable la que ocupa en áreas pertenecientes a espacios protegidos. Si bien puede pensarse que la gestión en estas masas tiene una componente prioritaria de conservación de las dinámicas naturales de la especie, esto no siempre es cierto. Frecuentemente, los espacios naturales se encuentran en el momento de su declaración con la necesidad de gestionar recursos cuyas prioridades de conservación pueden ser contradictorias. El cambio de usos y la interacción entre las necesidades de los componentes del ecosistema plantea problemas de cara a diseñar las estrategias de conservación.

Los alcornoques del Parque Nacional de Doñana son un ejemplo ilustrativo de esta problemática. La especie ocupa una superficie de 1.455 Ha dentro del Parque, incluyendo zonas de reciente adquisición. La estructura de la masa se aproxima a la de un bosque de sabana, con escasos árboles centenarios enclavados en un hábitat poco propicio en la actualidad y con ausencia de regeneración natural, dada la presencia de grandes herbívoros que la imposibilita.

Hacia 1628, la vegetación de las arenas estabilizadas en la linde occidental del parque era un bosque mediterráneo ya abierto dominado por alcornoques (c. 18 % en cobertura) y gestionado como coto de caza (Granados Corona, 1988). Desde entonces, con el arrendamiento de pasto a los ganaderos y permitiendo la corta de leñas, se produjeron cambios en la vegetación, que hicieron del alcornocal un extenso pastadero. La caída en el número de efectivos poblacionales fue rápida, pasando de un 45 % en frecuencia en 1636 a un 36 % en 1647 y a un 27 % en 1652. En el período de 1709-1737 se produjo una tala extensa de alcornoques y una deforestación general, que se frenó en cierta medida con el comienzo de la reimplantación del pino (Alonso et al., 2005). En los s. XVIII-XIX y primera mitad del s. XX, la situación del alcornoque no mejoró, al continuar el pastoreo y pasar parte de las áreas del Parque a manos privadas. Desde 1952 hasta la actualidad, la sensibilización de la sociedad y la Administración ha redundado en una implantación progresiva de los valores de desarrollo sostenible y conservación.

No obstante, esta preocupación por la situación del alcornoque en Doñana se ha producido demasiado tarde. Un informe de la organización WWF (Asunción y Schmidt, 2002) alerta de que la población de alcornoques en Doñana ha descendido de c. 11.000 ejemplares en el s. XVII a apenas unos centenares hoy día. Actualmente, la mayor parte de los alcornocales del Parque son ejemplares muy viejos, que constituyen grandes habitáculos capaces de dar abrigo a un considerable número de especies animales. Los alcornoques centenarios conocidos como las Pajareras de Doñana (**Fig. 5**), comunidades coloniales muy numerosas constituidas fundamentalmente por garzas, espátulas y garcillas que se asocian para la reproducción, constituyen un símbolo representativo de las marismas del Guadalquivir. Sin embargo, se ha condenado a los viejos alcornoques a su desaparición al ser vistos únicamente como un elemento estructural del paisaje, sin tener en cuenta su propia dinámica poblacional, negando la posibilidad de regenerarse sexualmente por destinarse bellotas y plántulas al mantenimiento de la cabaña ganadera u otros herbívoros.



Figura 5. Pajarera del Parque Nacional de Doñana. Una garza real sobrevuela este alcornoque centenario que es un auténtico “mamporrero vegetal” de la avifauna emblemática de Doñana, y que se encuentra al borde de la desaparición por la predación de bellota y plántulas por parte de grandes herbívoros.

La progresiva muerte de los árboles centenarios, debida en gran parte a la nidificación de la avifauna, ha servido para que, dada la ausencia de regeneración, se iniciaran actuaciones destinadas a la recuperación del alcornocal. Desde la década de los 80, se han realizado varias campañas de repoblación, con poco éxito. El porcentaje de marras es elevado, y se ha utilizado planta de distintas regiones de procedencia e incluso desconocida. La planta utilizada se ha evaluado mediante marcadores de ADN de cloroplasto. Los análisis realizados sobre 44 alcornoques introducidos revelan que 12 de ellos presentan un clorotipo diferente al de los individuos autóctonos y que es característico de los alcornocales catalanes. Otras remesas de planta proceden de La Almoraima, el Parque de los Alcornocales o zonas de Sierra Morena y Huelva (J. Franco, com. personal). Observaciones sobre la producción de bellota han mostrado que esta se produce en gran cantidad en algunas áreas del parque, por lo que parece recomendable la regeneración *in situ* mediante su defensa del pastoreo.

Conclusiones

El cambio de escala que se propone en el análisis de amenazas y definición de estrategias de conservación se refiere a la consideración de la diversidad intraespecífica como motor evolutivo de las especies. Los ejemplos señalados evidencian en sí mismos la diversidad de ambientes y tipos de gestión que podemos encontrar en los alcornocales españoles, desde las dehesas del rango central, a las poblaciones en riesgo de desaparición local en toda su área. En casos extremos, el incremento de la diversidad intraespecífica del alcornoque se produce mediante la interacción con otras especies cercanas evolutivamente, como la encina, de manera que se puede incrementar el tamaño efectivo poblacional en situaciones críticas. Del mismo modo que en este artículo se han reseñado algunas características del alcornoque, otras especies del ámbito forestal se encuentran en situaciones similares, que deben ser tenidas en cuenta por investigadores y gestores.

Referencias

- Alonso, R., Angulo, E., Arico, S., y col., 2005. *Doñana. Agua y Biosfera*. Ed. García, F., y Marín, C., Confederación Hidrográfica del Guadalquivir.
- Aranda, I., Castro, L., Alía, R., Pardos, J.A., y Gil, L. 2005. Low temperature during winter elicits differential responses among populations of the Mediterranean evergreen cork oak (*Quercus suber*). *Tree Physiology* 25: 1085-1090.
- Asunción, M., y Schmidt, G., 2002. Doñana y cambio climático. Aportaciones del seminario celebrado en Sevilla 18-19 de febrero de 2002. WWF/Adena, 16 pp.
- Boavida, L.C., Silva, J.P., y Feijó, J.A., 2001. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus suber* L.). II. Crossing intra- and interspecific barriers. *Sex Plant Reproduction* 14: 143–152.
- Bonner, A., 1977. *Plantas de les Balears*. Editorial Moll. Palma de Mallorca.
- Díaz-Fernández, P.M., Climent, J., y Gil, L., 2004. Biennial acorn maturation and its relationship with flowering phenology in Iberian populations of *Quercus suber*. *Trees* 18 (6): 615-621.
- Díaz-Fernández, P., Jiménez, P., Catalán, G., Martín, S., y Gil, L., 1995. *Regiones de procedencia de Quercus suber L.* Ed. ICONA, M.A.P.A, Madrid, 49 pp. + cartografía.
- Eriksson, G., 2000. Red europea de conservación de recursos genéticos de frondosas nobles. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. Fuera de Serie nº 2: 59-70.
- Granados Corona, M. 1988. *Transformaciones históricas de los ecosistemas del Parque Nacional de Doñana*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- Hampe, A., y Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.
- IPCC., 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jiménez, P., Agúndez, D., Alía, R., y Gil, L., 1999. Genetic variation in central and marginal populations of *Quercus suber* L. *Silvae Genetica* 48(6): 278-284.
- Jiménez, P., Lopez-de-Heredia, U., Collada, C., Lorenzo, Z., y Gil, L., 2004. High variability of chloroplast DNA in three Mediterranean evergreen oaks indicates complex evolutionary history. *Heredity* 93: 510–515.
- Lopes, T.P., y Parker, J.S., 2000. *Genetic diversity in Quercus suber: refugia and recolonisation*. World Cork Congress 2000.
- López de Heredia, U., Jiménez, P., Díaz-Fernández, P. y Gil, L. 2005. The Balearic Islands: a reservoir of cpDNA genetic variation for evergreen oaks. *Journal of Biogeography* 32: 939-949.
- López de Heredia, U., 2006. *Filogeografía de las especies esclerófilas de Quercus (Q. suber L., Q. ilex L. y Q. coccifera L.) en el Mediterráneo Occidental*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid.
- Lumaret, R., Tryphon-Dionnet, M., Michaud, H., Sanuy, A., Ipotesi, E., Born, C. y Mir, C. 2005. Phylogeographical Variation of Chloroplast DNA in Cork Oak (*Quercus suber*). *Annals of Botany*, 96(5), 853-861.
- Manos, P.S., Doyle, J.J., y Nixon, K.C., 1999. Phylogeny, biogeography and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 333-349.
- Montserrat, P., 1972. La presencia de chène-liège a Minorque. *Rapport Communication Internationale Mer Méditerranéen* 20 (4): 545-548.
- Petit, R.J., Hampe, A., y Cheddadi, R., 2005. Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon* 54(4): 877-885.

Rieseberg, L.H., y Carney, S.E., 1998. Plant hybridization. *New Phytologist* 140(4): 599-624.

Rieseberg, L.H., Kim, M.J., y Seiler, G.J., 1999. Introgression between the cultivated sunflower and a sympatric wild relative, *Helianthus petiolaris* (Asteraceae). *International Journal of Plant Science* 160(1): 102–108.

Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación*. Omega. Barcelona.703 pp.