

LOS ABEDULARES DEL PARQUE NACIONAL DE CABAÑEROS: SISTEMÁTICA, DEMOGRAFÍA, BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN

CÉSAR SÁNCHEZ DEL ÁLAMO, SANTIAGO SARDINERO, VERÓNICA BOUSO,
GONZALO HERNÁNDEZ PALACIOS, ROSA PÉREZ BADIA Y
FEDERICO FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ

RESUMEN

La conservación de los abedulares de los Montes de Toledo es problemática debido a la escasez y fragmentación de las poblaciones, en su mayoría con tamaños inferiores a los viables y estructuras del arbolado envejecidas. Estos bosques de reminiscencias septentrionales sobreviven en el territorio ligados a cursos fluviales y surgencias permanentes, y cobijan más de 25 especies de flora protegida. En este estudio se han cartografiado, censado y muestreado todas las poblaciones conocidas y se han descubierto algunas nuevas. Dos especies de abedul están presentes en los Montes de Toledo: *Betula pubescens* (1 población que es la más meridional de la especie en España) y *B. pendula* (16 poblaciones naturales). El análisis morfométrico de los caracteres fructíferos ha mostrado que la primera no difiere de otras poblaciones noroccidentales ibéricas (*B. pubescens* subsp. *celtibérica*), mientras que la segunda puede asignarse al taxon ibérico *B. pendula* subsp. *fontqueri* var. *parvibracteata*, descrito originalmente de este territorio pero presente también en los Sistemas Ibérico y Central. Las variedades *fontqueri* (Sierra Nevada) y *parvibracteata* son difíciles de distinguir morfológicamente pero parecen hallarse genéticamente diferenciadas.

Con criterios estructurales y florísticos se pueden separar dos grupos de abedulares en los Montes de Toledo: los que ocupan arroyos abruptos y barrancos de montaña, y los que se localizan en valles fluviales y depresiones turbosas. Las investigaciones llevadas a cabo muestran que la regeneración natural de los abedules está muy limitada en ambos tipos, a causa de varios factores combinados: la escasez de microhábitats humectados favorables para el reclutamiento, más acusada en los abedulares de barranco; la presión de herbívoros, principalmente de ungulados en los abedulares de fondo de valle; la reducida viabilidad de las semillas en las poblaciones más pequeñas; y sobre todo la mortalidad de plántulas causada por la sequía estival propia de estos territorios mediterráneos. Las opciones de conservación requieren garantizar la regeneración de los abedules, objetivo que puede conseguirse, de acuerdo con los resultados obtenidos, bien mediante vallados de exclusión de áreas favorables para el reclutamiento, si existen en los rodales; o instalando protecciones individuales para pies juveniles; o aún mediante el reforzamiento con plantones, más resistentes a la sequía que las plántulas y fáciles de obtener en vivero con el adecuado control de procedencia de las semillas para preservar la identidad genética de las poblaciones.

Palabras clave: *Betula*, taxonomía, reclutamiento, morfometría del fruto, germinación.

Instituto de Ciencias Ambientales de Castilla-La Mancha (ICAM), Universidad de Castilla-La Mancha, Avda. Carlos III s/n, 45071 Toledo.

Correos electrónicos: Cesar.SanchezAlamo@uclm.es, Santiago.Sardinero@uclm.es, Veronica.Bouso@uclm.es, Gonzalo.Hernandez@uclm.es, Rosa.Perez@uclm.es, Federico.Fdez@uclm.es

SUMMARY

Long term conservation of birch woods in the Montes de Toledo range is awkward because of the low number and fragmentation of extant populations, most of them hardly viable due to their very small sizes, dominated by aged trees. These original forests of northern reminiscences survive in the area linked to permanent water courses and springs and hold up to 25 regionally protected plant species. During this study, all the known and some new discovered birch woods have been mapped, censused and surveyed. Two birch species are involved in them: *Betula pubescens* (1 population which marks the southern species limit in the Iberian peninsula) and *B. pendula* (16 extant, wild populations). Morphometrical analyses carried out on fruit characters show that the first does not differ from other NW-Iberian populations (*B. pubescens* subsp. *celtibérica*), while the latter are rather homogeneous and can be ascribed to the Iberian *B. pendula* subsp. *fontqueri* var. *parvibracteata*, firstly described from this area but also recognizable in the Iberian and Central mountain ranges. Varieties *fontqueri* (Sierra Nevada) and *parvibracteata* are difficult to distinguish by morphology but seem to be genetically differentiated.

Two types of birch woods can be discriminated in the Montes de Toledo according to structural and floristic criteria: those growing on mountain rocky, rough valleys and ravines, and those on river valleys and damp depressions. The research carried out shows that natural regeneration of birch is very poor on both types, due to the combination of several factors: scarcity of microhabitats enough wet for recruitment, more marked in ravine birch forests; herbivore pressure, mainly by ungulates and in river valley forests; reduced seed viability in some small populations; and above all seedling mortality during summer due to Mediterranean dryness conditions. Options for conservation pass through improving the natural or assisted regeneration of birch. According to our results, this objective can be achieved either by fencing suitable areas for recruitment when available in the stands, or by installing individual protections around juvenile trees, or even by reinforcing populations with plantation of saplings, more resistant to drought than seedlings and easy to produce in nursery under the adequate controls on seed provenance to preserve the genetic identity of populations.

Key words: *Betula*, birch, taxonomy, recruitment, fruit morphometry, germination.

INTRODUCCIÓN

Los abedules blancos (*Betula pendula* y *B. pubescens*) presentes en la península Ibérica son árboles de distribución eurosiberiana templada y boreal, abundantes en las cordilleras pirenaica y cantábrica y en el NW peninsular, pero que se tornan escasos y con poblaciones fragmentadas en los sistemas Ibérico y Central, y constituyen notables rarezas florísticas en los Montes de Toledo, las sierras subbéticas y Sierra Nevada. Por ello, actualmente están catalogados entre las especies legalmente protegidas en las autonomías del centro y sur de España en las que sus poblaciones son reducidas, fragmentarias y muestran síntomas de declive (DEVESA & ORTEGA, 2004). *Betula pendula* subsp. *fontqueri*, en particular, ha sido catalogado como En Peligro Crítico en la úl-

tima versión de la Lista Roja de la flora vascular española, atendiendo a las dimensiones de su área de ocupación, severo grado de fragmentación y reducción reciente y constatada en área y número de poblaciones (MORENO, 2008). En el escenario principal de este trabajo, Castilla-La Mancha, las dos especies de abedul presentes se hallan legalmente protegidas (como táxones Vulnerable y de Interés Especial, respectivamente) y los bosques que forman están catalogados entre los tipos de hábitats de protección especial (MARTÍN HERRERO *et al.*, 2003). Los abedulares de los Montes de Toledo están incluidos, además, entre los tipos de hábitats de interés europeo listados en el Anexo I de la Directiva 92/43/CEE (hábitat 92B0; EC, 2003; BARTOLOMÉ *et al.*, 2005). Abordar la elaboración de estrategias de conservación para estas especies y

sus hábitats requiere resolver problemáticas variadas que conciernen a la sistemática de los táxones involucrados, a la caracterización de sus contingentes poblacionales y de las condiciones y presiones a que están sometidos sus hábitats, y a los factores limitantes para su regeneración natural. A continuación se expone un resumen del estado actual de los conocimientos sobre los abedules peninsulares, que conforma la base de las hipótesis y los objetivos planteados en el proyecto "Estrategias de conservación para los abedules del Parque Nacional de Cabañeros: demografía, biología reproductiva, taxonomía y diversidad genética" (74/2003), financiado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales.

Sistemática y distribución de los abedules peninsulares

El género *Betula* comprende entre 40 y 60 especies distribuidas principalmente en las latitudes templadas y frías del hemisferio boreal. Las discrepancias sobre su número obedecen a la gran variabilidad morfológica de las estirpes, que en parte se debe a su plasticidad fenotípica (DAVY & GILL, 1984; PELHAM *et al.*, 1988) y en parte a su facilidad de hibridación e introgresión, lo que ha motivado frecuentes reasignaciones de rangos taxonómicos. Desde la primera monografía importante del género (REGEL, 1865), que reconoció una treintena de especies, el número se elevó progresivamente hasta las más de 80 aceptadas por NATHO (1959, 1976), reducidas a 65 por WAGENITZ (1981) y a 35 por FURLOW (1990).

En Europa se reconocen al menos dos especies arbóreas de "abedules blancos" (sección *Betula*): *Betula pendula* Roth y *B. pubescens* Ehrh. (= *B. alba* L., *nom. rej.*), ambas presentes en España, aparte de otras de porte arborescente o arbustivo ausentes de nuestro país (ATKINSON, 1992). La diferenciación de estas dos especies se fundamenta en el indumento de las ramillas del año (glabras pero con glándulas resinosas y lenticelas en la primera, pubescentes pero también con lenticelas y a menudo glándulas en la segunda), en la morfología foliar (hojas glabras o glabrescentes, doblemente aserradas o irregularmente dentadas, con los dientes a menudo recurvados hacia el ápice y con 6-9 pares de nervios secundarios en *B. pendula*; simple

o irregularmente dentadas, con dientes más o menos rectos, 5-7 pares de nervios y algunos pelos en las axilas nervales, el margen o el pecíolo en *B. pubescens*), y en la dotación cromosomática (diploide, $2n=28$, el primero, y tetraploide, $2n=56$, el segundo). Aparte de estos caracteres, se han cuantificado las divergencias en la morfología foliar (ATKINSON & CODLING 1986), y se han analizado otras diferencias en la ultraestructura del indumento (VALKAMA *et al.*, 2003), el tamaño del polen (PRENTICE, 1981) y de los estomas (ATKINSON, 1992), y la química de los metabolitos secundarios (ATKINSON *et al.*, 1997; KEINÄNEN *et al.*, 1999), aunque estas comparaciones se han realizado en ámbitos geográficos restringidos. Ambas especies, entendidas en sentido amplio, tendrían una amplia distribución euroasiática coincidente, que *B. pubescens* desborda hacia latitudes más septentrionales y *B. pendula* hacia confines más orientales y meridionales. Los individuos y poblaciones con características morfológicas intermedias son frecuentes y al parecer podrían atribuirse a introgresiones (HOWLAND *et al.*, 1995). La hibridación está dificultada por la diferente dotación cromosomática de ambas especies y sus mecanismos fisiológicos de incompatibilidad (HAGMAN, 1971), y aunque se han detectado triploides con este presunto origen en la naturaleza (JOHNSON, 1945; BROWN *et al.*, 1982), no producen descendencia, parecen poco frecuentes y son morfológicamente similares a los tetraploides (KENNEDY & BROWN, 1983). Sin embargo, en el caso de *B. pubescens* y el diploide *B. nana* se ha comprobado en Islandia que los híbridos triploides producen pequeñas cantidades de granos de polen viables, con una o dos dotaciones cromosómicas, a través de los cuales puede verificarse la transferencia interespecífica de genes que se observa en las áreas de introgresión (THÓRNSSON *et al.*, 2001; ANAMTHAWATJÓNSSON & THÓRNSSON, 2003). *B. pendula* y *B. pubescens* evidencian un alto grado de compartición simpátrica de haplotipos, lo que podría atribuirse a procesos de introgresión con este origen (PALMÉ *et al.*, 2004); la introgresión citoplasmática es más acusada desde el primero hacia el segundo, en concordancia con lo observado en cruzamientos experimentales. La filogenia molecular de *Betula* ha encontrado limitaciones a causa de estas introgresiones y de la dificultad de

detectar zonas del genoma suficientemente informativas; los estudios realizados (JARVINEN *et al.*, 2004; LI *et al.*, 2005, 2007) separan con claridad las dos especies pero no han logrado resolver el origen auto- o alotetraploide y mono- o politópico de *Betula pubescens*, en el que en cualquier caso parece haber intervenido *B. pendula*.

La variabilidad de los abedules ibéricos ha motivado el reconocimiento de hasta 6 especies en distintas épocas del siglo pasado. En lo que respecta a *B. pubescens*, ROTHMALER & VASCONCELLOS (1940) distinguieron las poblaciones ibéricas noroccidentales como *B. celtiberica* Rothm. & Vasc. (= *B. pubescens* subsp. *celtiberica* (Rothm. & Vasc.) Rivas-Mart.), atribuyéndoles un posible carácter híbrido con *B. pendula*, y aceptaron la presencia peninsular del taxon centro-oriental europeo *B. carpatica* Waldst. & Kit. ex Willd. (= *B. pubescens* subsp. *carpatica* (Waldst. & Kit. ex Willd.) Ascherson & Graebner, *B. p.* var. *glabrata* Wahlenb.), defendida también por FONT QUER (1947) y por PEINADO & MORENO (1989), aunque luego descartada, al menos para el Pirineo, por BOLÓS & VIGO (1990). En el agregado de *B. pendula* se propuso *B. fontqueri* Rothm. (in ROTHMALER & VASCONCELLOS, 1940) para las poblaciones rifeñas descubiertas por Font Quer, taxon que luego se reconocería también en Sierra Nevada (ERN, 1968), el Sistema Central (PEINADO & MORENO, 1989; SARDINERO, 2004), las serranías de Cuenca y Albarraçín y las sierras subbéticas de Segura-Las Villas (ALEJANO *et al.*, 1993). Por último, *B. parvibracteata* Peinado, Moreno & Velasco (PEINADO *et al.*, 1984) se describió para las poblaciones de los Montes de Toledo, que viven a altitudes notablemente más bajas.

En la revisión para *Flora iberica*, MORENO & PEINADO (1988, 1990) admiten finalmente sólo dos especies: *B. alba* (binomen hoy rechazado por ambiguo, que decae frente a *B. pubescens*), con dos variedades, una de ellas (var. *glabrata*) para lo que se había atribuido a *B. carpatica*; y *B. pendula*, con dos subespecies, *pendula* y *fontqueri* (Rothm.) G. Moreno & Peinado; la primera con dos variedades (var. *pendula* y var. *meridionalis* Moreno & Peinado) y la segunda con otras dos (var. *fontqueri* y var. *parvibracteata* (Peinado, Moreno & Velasco) Moreno

& Peinado). La morfología de sámaras y brácteas se considera el principal criterio para la taxonomía infraespecífica, rechazándose la diferenciación de *B. celtiberica*, basada en el supuesto indumento mixto de las ramillas. La distribución de *B. pubescens* comprendería el eje pirenaico-cantábrico (con un marcado carácter orófilo en el Pirineo) y los sectores galaico-cantábricos, más los enclaves orófilos (alguno de baja altitud: ALLUÉ & RUIZ, 1992) de los sistemas Ibérico septentrional y Central; la población del Parque Nacional de Cabañeros sería por ello la más meridional conocida. La var. *glabrata* mostraría una distribución coincidente con la típica aunque sería mucho más rara. Dentro de *B. pendula*, la subsp. *pendula*, caracterizada por las mayores dimensiones de las alas fructíferas, sería la única presente en el Pirineo y Montes Vascos (donde sin embargo se han señalado poblaciones intermedias entre las dos subespecies: Uribe-Echevarría in AIZPURU *et al.*, 2003), en tanto que a la subsp. *fontqueri* corresponderían las poblaciones del sistema Ibérico meridional, sistema Central centro-oriental, Montes de Toledo y Andalucía. No obstante, la subsp. *pendula* se hallaría también en otras áreas extrapirenaicas, a través de la var. *pendula* (a la que se adscriben los ejemplares cultivados con fines ornamentales o forestales, de alas proporcionalmente mayores y que al parecer son principalmente de procedencia finlandesa: ALEJANO *et al.*, 1993) o de la var. *meridionalis* (en la que se encuadrarían los abedules péndulos autóctonos, cuya presencia se señala en algunas localidades del Pirineo y del sistema Central). Dentro de *B. pendula* subsp. *fontqueri*, la var. *parvibracteata*, caracterizada por la extrema reducción de las brácteas y del espacio subestilar (distancia entre la base de los estilos y la inserción del ala), sería endémica de los Montes de Toledo.

Biología de los abedules

Por su importancia forestal, muchos aspectos de la biología y ecología de los abedules blancos han sido profusamente estudiados, aunque las conclusiones obtenidas sobre su comportamiento en otras áreas pueden no ser directamente extrapolables a los límites meridionales de su distribución. Tanto *B. pendula* como *B. pubescens* son árboles caducifolios de madera ligera, porosa, y crecimiento rápido, que pueden alcanzar 25-30 m de altura, pero cuya

longevidad no supera los 100-150 (180) años (ATKINSON, 1992; OECD, 2003), lo que les sitúa entre los árboles más efímeros de Europa. En su aparato radicular predomina el desarrollo lateral (en suelos arenosos las raíces pueden extenderse horizontalmente hasta 25 m), de forma que pocas raíces penetran a más de 1 m de profundidad, y sólo en condiciones edáficas favorables se adentran hasta 3 m (ATKINSON, 1992). Estas características del sistema radicular (que puede representar apenas la cuarta parte de la biomasa total de un abedul adulto), combinadas con la endeblez del leño, les hace particularmente vulnerables a vendavales, avalanchas y riadas. En cambio, poseen una elevada capacidad de rebrote de cepa, más acentuada en *B. pubescens* y en suelos con buen abastecimiento hídrico (OECD, 2003). La copa presenta un sistema de ramificación complejo, con brotes largos y cortos (braquiblastos) tanto fértiles como estériles; los amentos masculinos se sitúan en los primeros y los femeninos en los braquiblastos. En nuestras latitudes, la formación del follaje se inicia en febrero-marzo y se completa en abril-mayo, dependiendo de la altitud; las hojas se mantienen en el árbol hasta octubre-noviembre.

La madurez reproductiva se alcanza normalmente a los 5-10 años de edad. La floración es precoz y se produce en marzo-abril, antes del despliegue total del follaje. El comportamiento sexual es monoico, aunque hay variaciones individuales hereditarias en la proporción de amentos masculinos y femeninos producidos (ERIKSSON & JONSSON, 1986). Un mecanismo de autoincompatibilidad homomórfica, basado en un locus multialélico, favorece la alogamia, aunque permite también tasas bajas de autogamia e incluso de producción de semillas viables sin polinización; además, la formación de frutos vanos puede producirse en cualquier caso, medie o no fecundación. La polinización es anemófila y el polen, cuya producción muestra grandes variaciones interanuales (JATO *et al.*, 2007; RANTA *et al.*, 2008), puede viajar distancias muy considerables (HJELMROOS, 1991; WALLIN *et al.*, 1991), aunque su viabilidad no supera una jornada de exposición a la radiación ultravioleta. Los frutos maduran a lo largo del verano y se empiezan a liberar a finales del mismo; la lluvia de semillas se prolonga a lo largo del otoño e incluso hasta la primavera siguiente.

La producción de frutos es vecera, con (1)2-3 años poco productivos tras uno bueno (SARVAS, 1948, 1952; HOLM, 1994), pero siempre muy considerable, teniendo en cuenta el gran número de amentos que puede producir un árbol y que cada amento contiene entre 500 y 800 semillas (datos propios de abedules oretanos). ATKINSON (1992) refiere productividades de entre 2000 y 40000-50000 semillas viables/m² en abedulares del norte de Europa. La proporción de semillas viables es asimismo variable entre poblaciones y años (HOLM, 1994); REYES & CASAL (2003) encuentran mayores tasas de viabilidad en los años y en los rodales más productivos.

La ligereza de los frutos (c. 0.2 mg) y las alas que poseen facilitan su diseminación anemócora, aunque con alcance limitado: se ha estimado que el 95% deben caer a menos de 100 m de la planta productora (SARVAS, 1948), aunque vientos fuertes como los típicos de una tormenta o un vendaval podrían arrastrar a menos del 1% de las sámaras hasta distancias de 1600 m (MÜLLER-SCHNEIDER, 1955). La dispersión secundaria puede transportar los frutos a distancias considerablemente mayores, por anemocoria secundaria, hidrocoria (hasta 50 km según MATLACK, 1989, 1992), exozoocoria (ungulados: HEINKEN *et al.*, 2002), endozoocoria accidental (SCHAUMANN & HEINKEN, 2002) o antropocoria (tráfico rodado: VON DER LIPPE & KOWARIK, 2007).

Tras la dispersión, los frutos pueden germinar directamente (a finales de verano o a lo largo del otoño) o entrar en un período de dormición que se prolonga hasta la primavera siguiente, cuando se registran los picos de germinación. La dormición se desactiva por control térmico (estratificación húmeda), control fotoperiódico (de día largo) o aún escarificación (PERALA & ALM, 1990; ATKINSON, 1992; BASKIN & BASKIN, 1998). En cambio, el fuego y sus factores asociados no parecen influir en la tasa de germinación (REYES *et al.*, 1997). Una fracción de las semillas pueden persistir en el suelo, aunque parece que pierden progresivamente viabilidad (ATKINSON, 1992). Por ello, el banco de semillas de los abedules se ha calificado como intermedio entre los tipos transitorio y permanente (GRIME *et al.*, 1988). No obstante, en bosques de *B. pubescens* (*celtibérica*) ibéricos se han

constatado bancos de semillas viables de densidad considerable (OLANO *et al.*, 2002).

La germinación es epígea. Las plántulas producen radículas cortas y necesitan del pronto establecimiento de simbiosis ectomicorrícicas para nutrirse adecuadamente (MASON *et al.*, 1984), puesto que la semilla apenas contiene sustancias de reserva, y son muy sensibles al estrés hídrico, incluso breve (ASPELMEIER, 2001), a las bajas temperaturas, al pastoreo y pisoteo y a la remoción por corrientes de agua, lo que, combinado con la escasa eficiencia de la dispersión en lo que respecta a la selección de hábitats adecuados, determina tasas de mortalidad muy elevadas, incluso en climas lluviosos (ATKINSON, 1992). La supervivencia de las plántulas está fuertemente condicionada por las características de los microhábitats sobre los que germinan, siendo los suelos brutos minerales húmedos y los suelos turbosos los que reportan mayores tasas de supervivencia (PERALA & ALM, 1990; ATKINSON, 1992; KARLSSON, 1996), a pesar de su pobreza en nutrientes. La competencia de herbáceas, el exceso de sombra y la hojarasca (al menos en algunas especies: PETERSON & FACELLI, 1992) interfieren el reclutamiento. Aún así, en climas templados con lluvias estivales importantes el balance de la regeneración es favorable para los abedules, hasta el punto de que su expansión, favorecida por las agresiones antrópicas a otros tipos de bosques o por el abandono de sistemas agropecuarios, puede acarrear impactos negativos para la conservación de otros componentes de la biodiversidad (MARRS, 1984). A ello contribuye su gran capacidad regenerativa frente a las perturbaciones, tanto mediante germinación como por rebrote de cepa.

Los abedules cuentan con un amplio repertorio de predadores, más diversificados en las áreas templadas y boreales donde son más abundantes. Los ungulados silvestres, el ganado doméstico, los lagomorfos y los roedores se alimentan regularmente de su follaje, y a ellos, sobre todo a los dos primeros grupos, que además pueden afectar a los árboles adultos por escudado y a las plántulas por rehollado, cabe atribuir fracciones significativas del fracaso regenerativo en ciertas poblaciones, en particular en territorios mediterráneos. Ratones y algunas aves se alimentan de

sus semillas; diversos ácaros y un importante número de insectos dañan troncos, hojas o frutos, correspondiendo los mayores daños a los insectos defoliadores (ATKINSON, 1992). También son variados los hongos que descomponen el leño o parasitan las hojas y las raíces (ATKINSON, 1992), y que a su vez interactúan con otros predadores (AHLHOLM *et al.*, 2001). No es sorprendente, por ello, que los abedules dispongan de un amplio arsenal de repelentes químicos (KEINÄNEN *et al.*, 1999; MUTIKAINEN *et al.*, 2002), entre los que se cuentan aceites esenciales, compuestos fenólicos y flavonoides, cuya diversidad se ha aplicado también a la taxonomía.

La historia holocena de los abedules (las especies no son discernibles en los análisis paleopalínológicos) ayuda a entender su distribución actual y los síntomas de regresión o retracción que exhiben en los confines meridionales de su distribución. Durante el apogeo de la glaciación würmiense el polen de abedul aparece en bajas concentraciones en la mayor parte de la península Ibérica, desde las sierras andaluzas (PONS & REILLE, 1988; CARRIÓN *et al.* 2001) hasta el eje pirenaico-cantábrico, indicando una extensa distribución de refugio con núcleos relativamente dispersos acantonados en biotopos favorables y cotas más bajas que las actuales. Cuando comienza la mejoría climática del Tardiglaciario los abedules se expanden rápidamente, gracias a su gran capacidad de dispersión y colonización de medios abiertos, para ceder luego progresivamente el terreno a especies más competitivas (coníferas y fagáceas, principalmente). Los diversos pulsos climáticos a lo largo del holoceno determinan oscilaciones locales de la abundancia de abedules pero con una tendencia general al declive, a causa de la mediterraneización y el atemperamiento progresivos del clima, que favorecen la expansión de otras especies más tolerantes y competitivas, salvo en algunos enclaves del noroeste y centro-oeste, donde los abedules experimentan localmente expansiones tardías asociadas a incendios y perturbaciones antrópicas de los bosques (COSTA *et al.*, 1997; RIERA, 2006 y referencias contenidas). En los Sistemas Ibérico y Central los abedules experimentan también expansiones en los primeros pulsos postglaciales y en el período Subboreal, pero su declive durante los últimos milenios es más acentuado que en la-

titudes más septentrionales, y aparece asociado a las expansiones correspondientes de *Pinus*, *Quercus* o *Fagus*; en ciertos enclaves de media y alta montaña el declive es relativamente reciente y está ligado a episodios de intensa deforestación antrópica (PEÑALBA, 1994; GÉNOVA *et al.*, 2009). En el entorno de los Montes de Toledo hay registros esporádicos de abedul en 10000 BP (DORADO *et al.*, 2002) y 6000 BP (GARCÍA ANTÓN *et al.*, 1986); en el sondeo de Villuerca (GIL-ROMERA *et al.*, 2008) los abedules son abundantes entre 4200-3500 BP, enrareciéndose luego hasta los 400 BP, cuando desaparecen prácticamente entre signos de mayor deforestación y de expansión de flora indicadora de condiciones más xerofíticas. Es interesante destacar que los incrementos en la abundancia de polen de abedul en este enclave se correlacionan positivamente con aumentos en la concentración de cenizas asociados a episodios de mayor incidencia de incendios.

A pesar de que las penínsulas europeas meridionales fueron extensas zonas de refugio para los abedules en los períodos glaciares, durante los cuales el aislamiento geográfico debió inducir procesos de diferenciación genética, los análisis filogeográficos han demostrado que la colonización tardiglacial del centro y norte de Europa se hizo a partir de refugios situados más al norte (PALMÉ *et al.*, 2003, 2004; MALIOUCHENKO *et al.*, 2007), porque el avance desde los refugios meridionales debió verse obstaculizado por las cordilleras transversas (Pirineos, Alpes).

Objetivos

En conjunto, estas características biológicas indican un comportamiento oportunista de los abedules, dependiente para la regeneración de la existencia de perturbaciones (naturales o artificiales) en los ambientes forestales que ocupan, por lo que habitualmente son árboles secundarios o forman bosques secundarios o prebosques en los territorios templados y boreales, donde otras especies más longevas terminan por desplazarlos. Su capacidad para colonizar suelos brutos minerales, o extremadamente ácidos o pobres en nutrientes, y su resistencia al frío, les permite establecerse con carácter de vegetación forestal permanente en ciertos hábitats en los que otros ár-

boles no pueden competir: alta montaña, turberas, laderas inestables, etc. En cambio, su dependencia de elevadas disponibilidades hídricas, particularmente acusada en la fase de instalación, debe limitar su capacidad de regeneración bajo climas mediterráneos, donde los claros, fáciles de colonizar, están expuestos a riesgos de desecación y predación, y los microhábitats hídricamente favorables son escasos y concurridos. La evaluación de estos condicionantes y el conocimiento previo de la situación actual de los abedulares del Parque Nacional de Cabañeros y su entorno han constituido los objetivos de este proyecto, resumidos en las siguientes líneas de trabajo:

- 1) Cuantificar los efectivos poblacionales (individuos adultos, incluyendo dasometría) de las dos especies de abedul (*B. pendula* s.l. y *B. pubescens* s.l.) presentes en los Montes de Toledo, para evaluar la viabilidad de las distintas poblaciones.
- 2) Clarificar el estatus taxonómico de las poblaciones territoriales de abedules y su grado de diferenciación morfológica frente a las restantes poblaciones ibéricas.
- 3) Cuantificar la regeneración natural (densidad de plántulas y juveniles) de los abedules y analizar la selección de microhábitats por parte del regenerado en relación con su disponibilidad en los abedulares y con estimaciones de la presión de ungulados.
- 4) Documentar la composición florística de los abedulares oretanos para evaluar la presencia de otras especies protegidas en los mismos, como criterio adicional en el establecimiento de prioridades de conservación.
- 5) Estudiar la fenología de las dos especies de abedul presentes en los Montes de Toledo, para acotar sus períodos de actividad vegetativa, floración, fructificación y dispersión; y cuantificar la producción y la proporción de semillas viables en distintos abedulares, a fin de identificar problemas de regeneración y en su caso aquellas poblaciones más adecuadas para desarrollar estrategias de reforzamiento y de conservación *ex situ*.

- 6) Caracterizar la dinámica del regenerado natural de los abedules, así como la de plantaciones experimentales, en relación con las disponibilidades hídricas y la herbivoría.

MATERIAL Y MÉTODOS

Ámbito del estudio

El estudio se ha centrado en los abedulares de los Montes de Toledo (incluidos los denominados Montes Norte de Ciudad Real), con particular atención a los del Parque Nacional de Cabañeros, que atesora la principal representación. No obstante, para los estudios taxonómicos se han visitado otras muchas localidades peninsulares, incluyendo, entre otros espacios protegidos, los Parques Nacionales de Aigüestortes y de Sierra Nevada, el Centro Adscrito de Quintos de Mora, los Parques Naturales de Cazorla, Serranía de de Cuenca y Gredos, y la Reserva Fluvial de Riofrío.

Demografía

Se partió de un censo de los abedulares del Parque Nacional de Cabañeros realizado por la administración del Parque en 2002, que fue revisado y completado con visitas a todas las poblaciones del Parque. Además, se realizaron censos propios en las restantes poblaciones de los Montes de Toledo, incluyendo algunas nuevas descubiertas fuera del Parque. Estos censos han sido realizados en varias fases a lo largo de los años 2005 a 2008, con georreferenciación de los rodales y mediciones dasométricas.

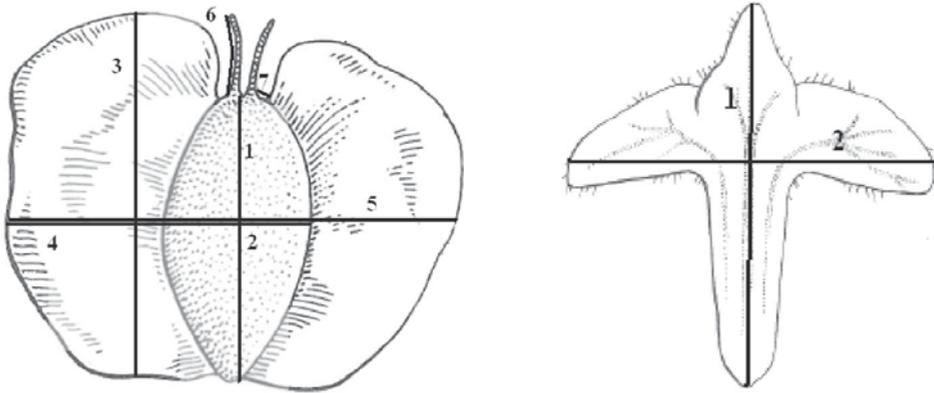
Caracterización taxonómica

Se recolectaron especímenes fructíferos de distintas poblaciones de las dos especies de abedul (en total, 37 individuos de *B. pubescens* y 142 de *B. pendula*), tanto en los Montes de Toledo (62 individuos de 17 poblaciones) como en otros territorios ibéricos: Galicia, Asturias, León, Pirineo (incluido el Parque Nacional de Aigüestortes), Sistema Ibérico (Cuenca), Sistema Central (Gredos-Béjar y Guadarrama-Somosierra) y Granada (Parque Nacional de Sierra Nevada). Los ejemplares se selec-

cionaron al azar tratando de guardar entre ellos, siempre que fue posible, la distancia suficiente para asegurar su individualidad genética; en cualquier caso, durante los recorridos se examinó el mayor número posible de pies para detectar la convivencia de táxones o sus presuntos híbridos. En bastantes poblaciones no se pudo alcanzar el número máximo fijado de 10 individuos por falta de pies accesibles y fructíferos. Aparte de otras características morfológicas usadas habitualmente en la sistemática del género, el estudio se centró en la morfometría de brácteas y sámaras, cuyos caracteres han sido los más empleados a la hora de diferenciar táxones infraespecíficos. Para ello, se digitalizaron 15 sámaras y otras tantas brácteas por cada individuo, extraídas de la parte central de dos o tres amentos maduros. Sobre las imágenes obtenidas se midieron 9 caracteres, a partir de los cuales se calcularon una serie de variables derivadas, como se indica en la Fig. 1. Los valores obtenidos permitieron cuantificar los distintos niveles de variación (individual, intrapoblacional, interpoblacional y por procedencias geográficas), y se sometieron a análisis numéricos multivariantes para evaluar la diferenciación taxonómica de las poblaciones. Se emplearon análisis de componentes principales (PCA) para explorar la estructura de individuos y poblaciones según las variables morfométricas y las redundancias entre éstas; y análisis canónicos de correspondencias (CCA) para seleccionar y testar la capacidad discriminante de las variables (previamente transformadas con el fin de mejorar su normalidad) para separar poblaciones de distintas procedencias geográficas. En estos análisis se han utilizado los programas CANOCO (TER BRAAK & SMILAUER, 1998), PC-ORD (MCCUNE & MEF-FORD, 1999; MCCUNE & GRACE, 2002) y Statistica® v. 6 (STATSOFT, 2003).

Estructura de los abedulares y patrones del reclutamiento

Durante el verano-otoño de 2005 los principales abedulares del territorio se muestrearon mediante una serie de transectos orientados en la dirección del gradiente de hidromorfía, desde el cauce de los arroyos o surgencias de agua hasta el exterior del bosque ribereño. Los transectos se subdividieron en cuadrados de $2 \times 2 \text{ m}^2$, en los que se esti-



	VARIABLES PRIMARIAS	VARIABLES DERIVADAS (RATIOS)
Sámaras:	1: LAQ (longitud del aquenio) 2: WAQ (anchura del aquenio) 3: LAL (longitud del ala) 4: WAL (anchura del ala) 5: DAL (anchura total de alas) 6: STY (longitud del estilo) 7: SST (espacio subestilar)	$RWLAQ = WAQ / LAQ$ $RWLAL = DAL / LAL$ $DISTAL = LAQ + STY - LAL$ $RALST = LAL / (LAQ + STY)$ $RLALAQ = LAL / LAQ$ $RWALAQ = WAL / WAQ$ $RDALAQ = DAL / WAQ$
Brácteas:	1: LBR (longitud de la bráctea) 2: WBR (anchura de la bráctea)	$RWLBR = WBR / LBR$

Figura 1. Variables morfométricas medidas en las sámaras (izquierda) y brácteas (derecha) analizadas en los abedules estudiados, y variables derivadas empleadas también en los análisis numéricos.

Figure 1. Morphometric variables measured on fruits (samaras; left) and bracts (right) of the sampled specimens of birches and derived ratios utilised in numerical analyses. Variables: akene length (LAQ) and width (WAQ), wing length (LAL) and width (WAL), style length (STY), substylar space (SSP).

maron: las coberturas totales de los distintos estratos verticales y de cada una de las especies leñosas, tanto arbóreas como arbustivas altas; la microtopografía; un indicador de herbivoría basado en los signos observables de ramoneo, pisoteo u hozado y presencia de deyecciones (ponderados para obtener un valor combinado comprendido entre 0 y 8); y la cobertura de diferentes microhábitats considerados relevantes para el reclutamiento. Estos datos se han explorado mediante ordenaciones numéricas y se han aplicado en el análisis posterior de otros aspectos del funcionamiento regenerativo de los abedules.

Simultáneamente con este muestreo, en los mismos transectos y cuadrados se cuantificó el regenerado de las especies arbóreas y arbustivas, separando plántulas de menos de un año e individuos juveniles. En el caso de las plántulas de abe-

dul, el censo representó a las germinadas en primavera supervivientes tras la aridez estival, más las recién germinadas tras la dispersión estival de frutos que había comenzado antes de la realización de los muestreos. Además, los abedules estudiados se recorrieron exhaustivamente en busca de regenerados de abedul, que se censaron mediante cuadrados adicionales muestreados según los mismos protocolos. Las preferencias de microhábitat que muestra el regenerado de abedul se ha analizado mediante análisis de varianza multivariadas (MANOVA, Statistica® v. 6) aplicados a los 410 cuadrados de 4 m² muestreados en total.

Composición florística de los abedules de los Montes de Toledo

Entre 2005 y 2008 se levantaron 41 inventarios florísticos que cubren la práctica totalidad de los

abedulares de los Montes de Toledo. Los inventarios –incluyendo 6 adicionales publicados previamente por PEINADO *et al.* (1984) y VELASCO *et al.* (1986)– se analizaron mediante procedimientos numéricos multivariantes (NMDS procesado en PC-ORD; MCCUNE & GRACE, 2002) para examinar los principales patrones de variación florística, y además se han utilizado para comprobar la presencia en cada abedular de especies protegidas regionalmente. Por otra parte, del banco de datos SIVIM (FONT *et al.*, 2010) se extrajeron cerca de 800 inventarios pertenecientes al resto de los abedulares ibéricos y a diferentes bosques ribereños silícícolas del occidente peninsular (alisedas, saucedas atrocenicentas, fresnedas, choperas y loreras), que se compararon mediante ordenaciones (NMDS) y clasificaciones (distancia de Sørensen, algoritmo beta-flexible, $\beta=-0.25$) con los abedulares oretanos, con objeto de confirmar la individualidad de estos últimos como tipo de hábitat y sus afinidades.

Fenología, producción y viabilidad de frutos de los abedules

Durante 2007 y 2008 se realizó un seguimiento fenológico mediante visitas quincenales a los abedulares de Ventilla (*B. pubescens*) y Piedras Picadas (*B. pendula*), seleccionados para este fin por su accesibilidad. En otoño de 2007 se recolectaron frutos de un total de 42 pies de abedul distribuidos en 6 abedulares del Parque Nacional de Cabañeros, con los que, previa estratificación, se desarrollaron una serie de experimentos de germinación controlada en convivrones, bajo las condiciones estándar de fotoperíodo (10 h de luz), temperatura (20 °C) y humedad relativa (70%) recomendadas para estas especies (BASKIN & BASKIN, 1998). El seguimiento de la germinación se mantuvo hasta que dejaron de apreciarse germinaciones espontáneas, y a los 50 días se añadió ácido giberélico a las placas de germinación. El nuevo pulso germinativo se siguió hasta que se consideró agotado, a los 110 días. Los frutos no germinados se sometieron al test de tetrazolio (BASKIN & BASKIN, 1998) para comprobar su viabilidad y se inspeccionaron para identificar las posibles causas de inviabilidad. En total, en este experimento se han empleado cerca de 34000 semillas.

Seguimiento de la supervivencia de plántulas y plantaciones

Durante la primavera y verano de 2008 (del 13-03 al 14-10) se realizó un seguimiento quincenal de las plántulas germinadas en 5 cuadrados de 1 m² ubicados en microhábitats favorables para la germinación del abedular de La Ventilla, mediante marcaje individual utilizando placas móviles de metacrilato en las que se anotaba la posición de cada plántula. El contenido hídrico del suelo se midió paralelamente en cada cuadrado con un sensor WET-2/d de Delta-T. En total, el seguimiento incluyó 1870 plántulas. Otro seguimiento similar se desarrolló en el abedular de Piedras Picadas, aunque en este caso, por problemas logísticos, no fue posible el marcaje individualizado de las plántulas. Por otra parte, se ha realizado un seguimiento durante el primer año de una plantación de 243 plantones de una savia de *Betula pendula parvibracteata* realizada en invierno de 2007 en Valdeyernos (Quintos de Mora). La plantación se ubicó en un fondo de valle ocupado por prados vivaces de *Agrostis castellana* (ballicares), sin apenas cobertura de arbolado y con un eficaz vallado de exclusión. Cada 1-2 semanas se registró la mortalidad de los plantones y se midió el contenido hídrico del suelo con el mismo tipo de sensor en el entorno inmediato de cada plantón. Al principio (27 de julio) y al final (tras la marcescencia) del seguimiento se tomaron medidas del crecimiento (altura y diámetro basal) de los plantones.

PRINCIPALES RESULTADOS

Demografía de los abedules de los Montes de Toledo

Se ha documentado la presencia de *Betula pubescens* s.l. en una sola población (La Ventilla, PN de Cabañeros) y de *B. pendula* s.l. en un total de 16 poblaciones de los Montes de Toledo, dos de ellas (Riofrío y Valdelapedriza) en los denominados Montes Norte de Ciudad Real, además de otras dos poblaciones introducidas o reintroducidas (Brezoso, en el PN de Cabañeros, y Valdeyernos (Sierra de los Torneros), en Quintos de Mora; esta última podría considerarse como reintroducción de acuerdo con los antiguos topónimos del paraje:

C. Rodríguez Vigal, com. pers.). En la Tabla 1 se resumen los censos disponibles para cada población, incluyendo dos referencias de abedules aislados que no han vuelto a encontrarse. Se ha descartado, asimismo, la presencia de abedules en las sierras mariánicas (CHARCO *et al.*, 2008).

Los abedulares oretanos se ubican en tramos de cabecera de arroyos de curso permanente, a menudo encajados e incluso abruptos, a veces asociados a surgencias de ladera o veneros que se mantienen activos durante el verano, y más raramente, como en el caso de La Ventilla, a depresiones higróturbosas de cierta extensión. La presencia de pequeños bonales o turberas es frecuente a lo largo de los tramos de ribera ocupados por estos bosques. Su dependencia de caudales permanentes –o casi– de aguas nacientes, oligótroficas, o distróficas cuando están asociadas a turberas, limita su distribución a lo largo de los perfiles fluviales oretanos, pues desaparecen hacia las cabeceras, por falta de flujo, y también a partir del nivel, aguas abajo, en que aumentan la trofía de las aguas y las oscilaciones del caudal. En la vertiente del Tajo se localizan en

las cabeceras de los ríos Pusa, Gévalo y Torcón, mientras que en la guadianesa, el Bullaque y sobre todo la vertiente oriental y la cabecera del Estena concentran la mayor parte de los abedulares (Fig. 2).

La única población de *B. pubescens*, con 806 pies adultos en apenas 1.7 ha, constituye el mayor abedular del territorio, a la vez que la localidad más meridional de esta especie en la Península. La población de *B. pendula* de Riofrío ocupa 16 ha y contiene el 45% de los individuos adultos de esta especie en el territorio; el Parque Nacional de Cabañeros suma otro 43% de los contingentes de la especie. En total, las poblaciones de *B. pendula* totalizan 1687 pies adultos y ocupan unas 34 ha, pero sólo cuatro, aparte de la anterior, superan los 100 individuos. Según los tamaños estimados para las poblaciones mínimas viables de especies arbóreas y los criterios poblacionales utilizados en la categorización de especies amenazadas (MACE & LANDE, 1991, UICN, 2001, BLANCA & MARRERO, 2003), sólo las cuatro poblaciones mayores (VEN, RFR, VMO y PPI) más a lo sumo las de CNJ y ROB, consideradas

Denominación de la población	Abr.	Cuenca fluvial	Especie	Nº pies adultos
Boquerón	BOQ *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	9
El Robledo (Cabañeros)	CAB *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	8
Chiquillas	CHI *	Bullaque (G)	<i>B. pendula</i>	25
El Chorro	CHO *	Pusa (T)	<i>B. pendula</i>	45
Chopera	CHP *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	12
Chozuela	CHZ *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	75
Candilejo	CNJ *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	137
Garbanzuelo	GAR *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	14
Garganta de las Lanchas	LAN	Gévalo (T)	<i>B. pendula</i>	2
Manojar	MAN	Bullaque (G)	<i>B. pendula</i>	42
Chorrera de Muelas	MUE *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	14
Piedras Picadas	PPI *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	167
Riofrío	RFR	Río Frío (G)	<i>B. pendula</i>	773
Robledo de Montalbán	ROB	Torcón (T)	<i>B. pendula</i>	118
Vallemolino	VMO *	Estena (G)	<i>B. pendula</i>	224
Valdelapedriza	VPE	Río Frío (G)	<i>B. pendula</i>	22
Brezoso	BRE *	Bullaque (G)	<i>B. pendula</i>	(R) 65
Valdeyernos (Quintos de Mora)	QUI	Bullaque (G)	<i>B. pendula</i>	(R) 69
Valle Leor	*	Estena (G)	<i>B. pendula?</i>	Ext? (1)
Chorrera (Cabañeros)	*	Estena (G)	<i>B. pendula?</i>	Ext? (1)
Ventilla (VEN)	VEN *	Bullaque (G)	<i>B. pubescens</i>	806

Tabla 1. Relación de las poblaciones conocidas de abedules en los Montes de Toledo: denominación, abreviatura usada en el texto y en otras figuras de este trabajo (*: pertenencia al PN de Cabañeros); cuenca fluvial (G: Guadiana; T: Tajo); especie de abedul presente y número de individuos adultos (Ext: extinta; R: introducida o reintroducida).

Table 1. List of the birch populations currently known in the Montes de Toledo: name, abbreviation used in text and other figures (the asterisk marks those populations located in the National Park of Cabañeros), river basin (G: Guadiana river; T: Tagus river), birch species and number of adult trees (Ext: extinct; (R): introduced or reintroduced population).

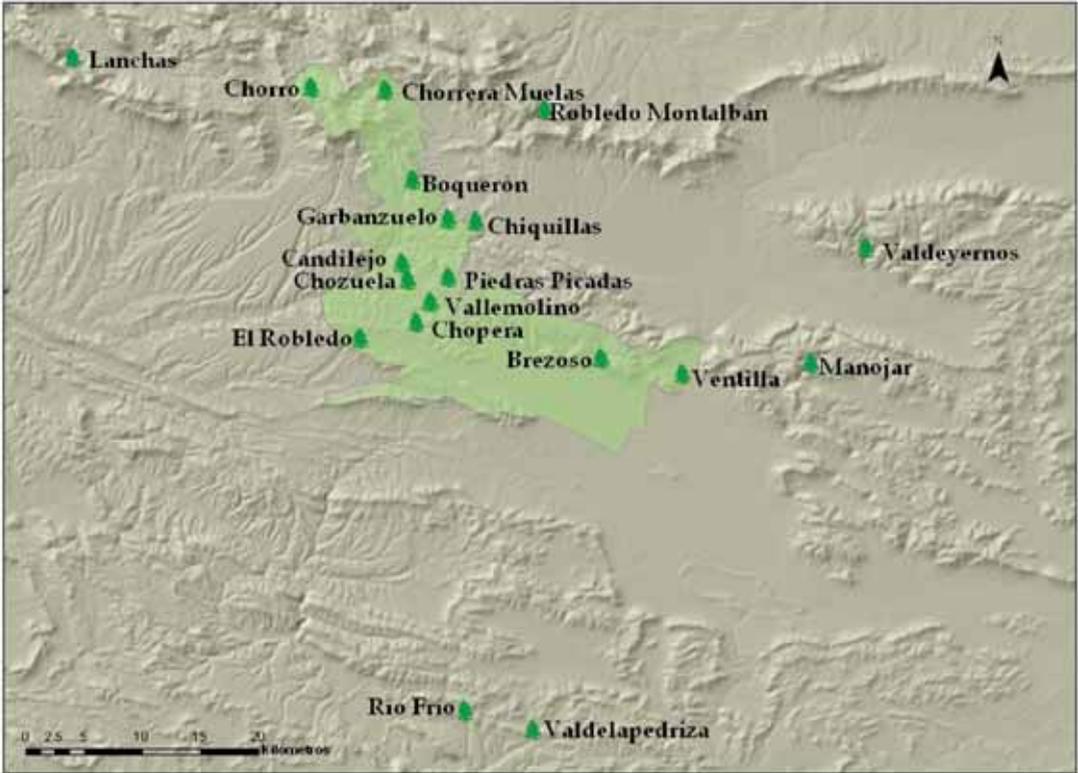


Figura 2. Localización de las poblaciones de abedul en los Montes de Toledo, con la silueta del Parque Nacional de Cabañeros.

Figure 2. Location of birch populations in Montes de Toledo, and silhouette of the National Park of Cabañeros.

individualmente, satisfacerían los requerimientos de viabilidad a largo plazo.

El conjunto de las poblaciones oretanas de *B. pendula* s.l. se hallan distribuidas en un triángulo invertido de alrededor de 70 km de lado (Fig. 2), pero una parte importante de las mismas, que suman algo más de 700 individuos, se concentran en los afluentes orientales del Estena, a lo largo de la sierra del Chorito, en un radio de apenas 10-15 km, todas a menos de 5 km y algunas a menos de 2 km de la más próxima. A pesar de ello, ninguna está situada aguas abajo de otra, puesto que se ubican en subcuencas fluviales diferentes.

Las estructuras diamétricas revelan poblaciones en su mayoría envejecidas y con baja proporción de pies jóvenes (Fig. 3). Las poblaciones más pe-

queñas son las que muestran mayor variación; los abedulares de arroyos abruptos (CHO, MUE, BOQ) contienen mayor proporción de arbolado joven. De las poblaciones grandes, VEN es la que presenta una estructura menos envejecida y PPI la peor. En el abedular de Riofrío se ha conseguido una regeneración importante hace unos años mediante el aclarado del pinar perimetral – que aumentó espectacularmente la emergencia de plántulas, aunque no su supervivencia– y la instalación de vallados de exclusión, de superficie reducida, en los que se han introducido plantones cultivados en vivero a partir de semillas del propio abedular, pero también se registra regeneración natural. En una de estas parcelas de apenas 0.4 ha hemos contabilizado hasta 45 pies juveniles de origen natural (estos pies no están incluidos en los recuentos de la Tabla 1 y la Fig. 3). La estructura rejuvenecida de la pequeña

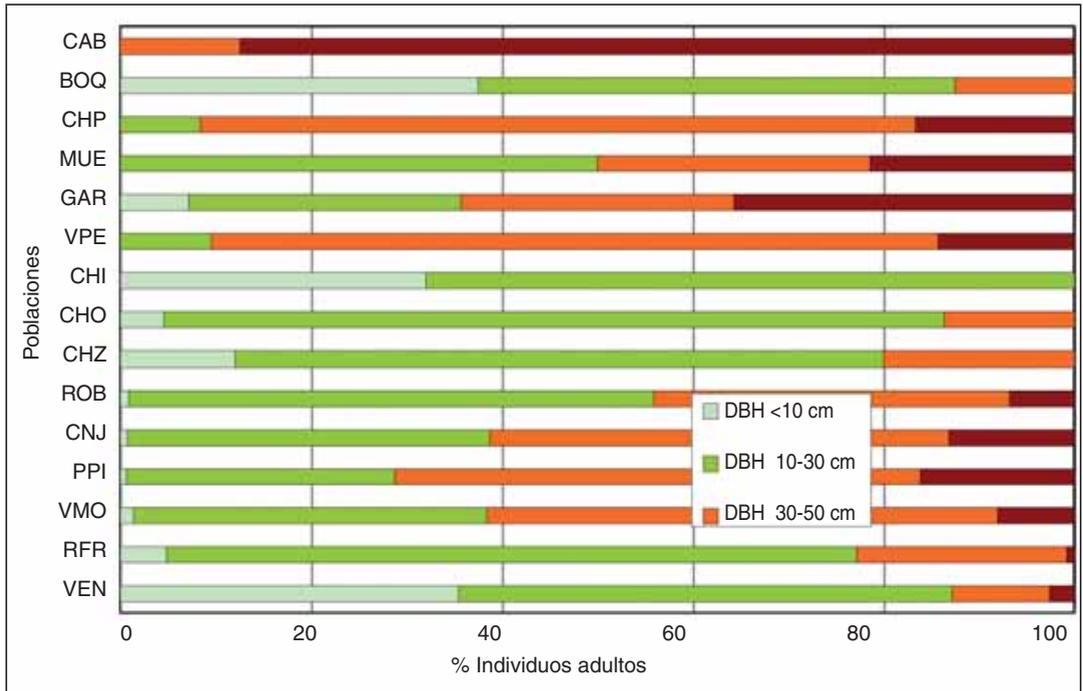
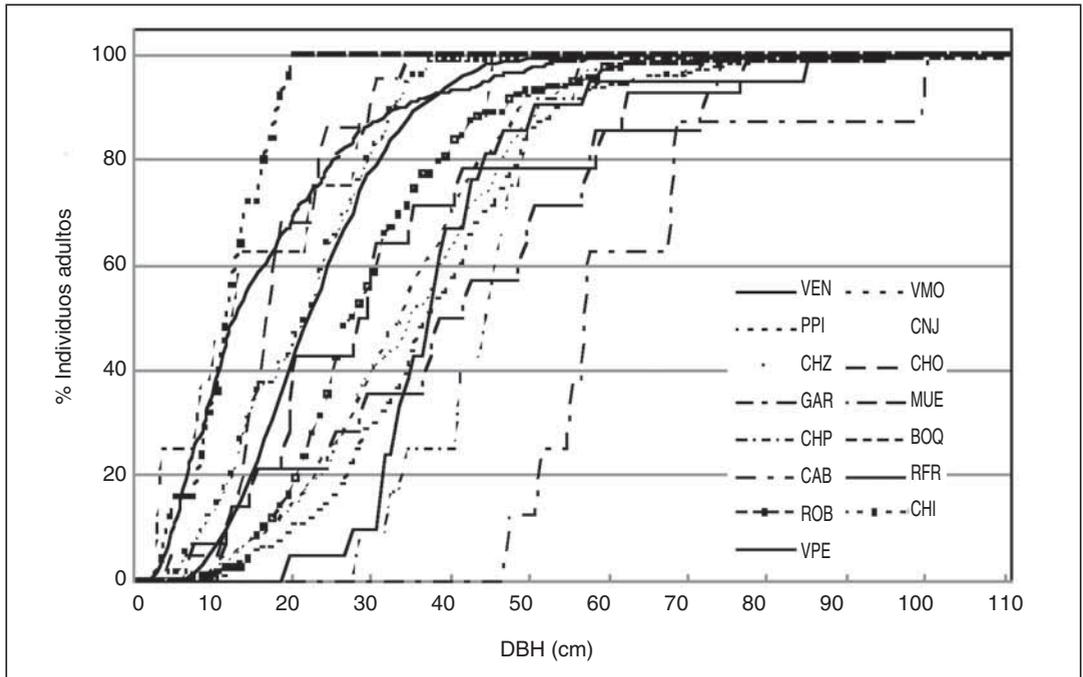


Figura 3. Estructura diamétrica (pies adultos) de varios abedulares de los Montes de Toledo.

Figure 3. Diametric structure of adult trees in several birch populations from the Montes de Toledo.

población de CHI se debe a que fue afectada por un incendio a principios de la década de los 80 y gran parte de los troncos provienen del rebrote posterior. Seis poblaciones (VEN, PPI, ROB, CAB, VPE, VMO) tienen abedules cuyo tronco principal supera 85 cm de diámetro, y en las dos primeras los hay de más de 100 cm.

La proporción de pies pluricaules o policórmicos se ha relacionado en abedules y otros árboles rebrotadores con el efecto de perturbaciones (ATKINSON, 1992). En los abedulares oretanos los pies pluricaules representan normalmente alrededor de un 20%, con la excepción del abedul de Riofrío, que sufrió un incendio en 1971 (DÍEZ, 2007) y en el que esta proporción sube al 52%, y el de CHI, afectado más recientemente por otro incendio y en el que el 80% de los pies son pluricaules (Fig. 4). Proporciones del 50% se presentan también en ROB y MUE, aunque se desconoce la historia de sus perturbaciones.

Caracterización taxonómica

La pertenencia de los abedules de la población de La Ventilla a *Betula pubescens* Ehrh. se ha confirmado por su morfología foliar, la pubescencia de las ramas jóvenes y el número cromosómico ($2n=56$). El análisis morfométrico de brácteas y sámaras muestra que la población de La Ventilla no difiere significativamente de otras poblaciones centro- y noroccidental-ibéricas de la especie, pero que las poblaciones pirenaicas poseen dimensiones del fruto (longitud del aquenio, anchura de ala) significativamente mayores que todas las del occidente peninsular. El PCA (Fig. 5) establece un gradiente entre los individuos pirenaicos y el resto confirmado por el CCA de la misma figura, que selecciona la longitud del aquenio como la principal variable discriminante (Fig. 6). En cambio, la discriminación de los individuos oretanos frente al resto de los ibéricos occidentales a lo largo del segundo eje del CCA, basada en pequeñas diferencias en el espacio su-

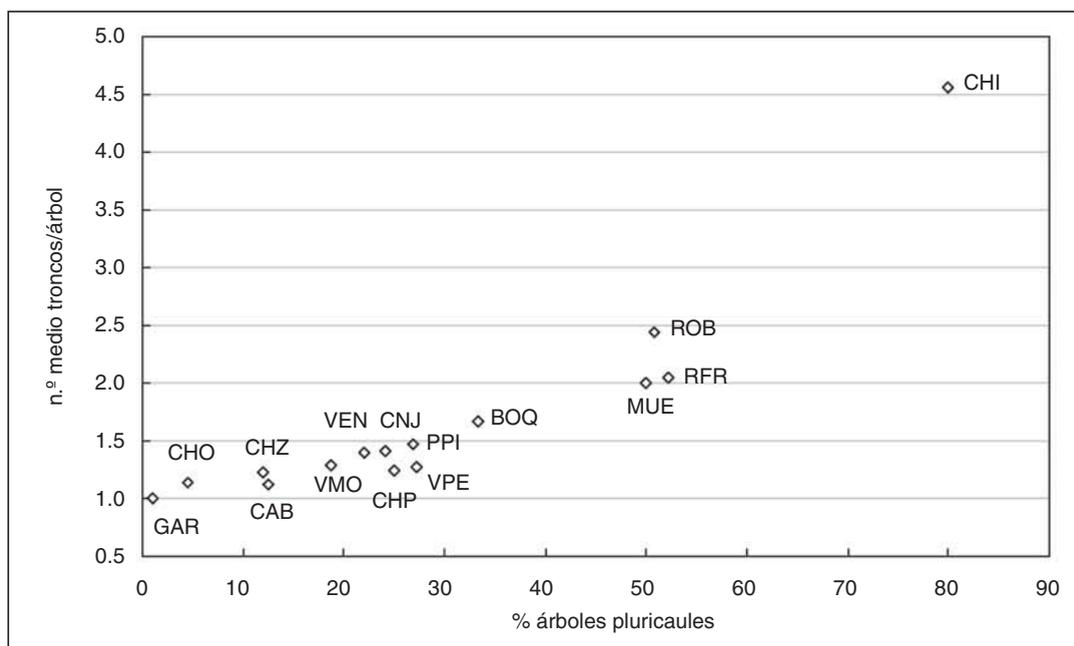


Figura 4. Proporción de pies policórmicos (con uno o varios troncos) y número medio de troncos por árbol en 15 abedulares de los Montes de Toledo.

Figure 4. Percentage of polycormic trees (with one or several trunks) vs average number of trunks (at breast height) by tree in 15 birch woods from Montes de Toledo.

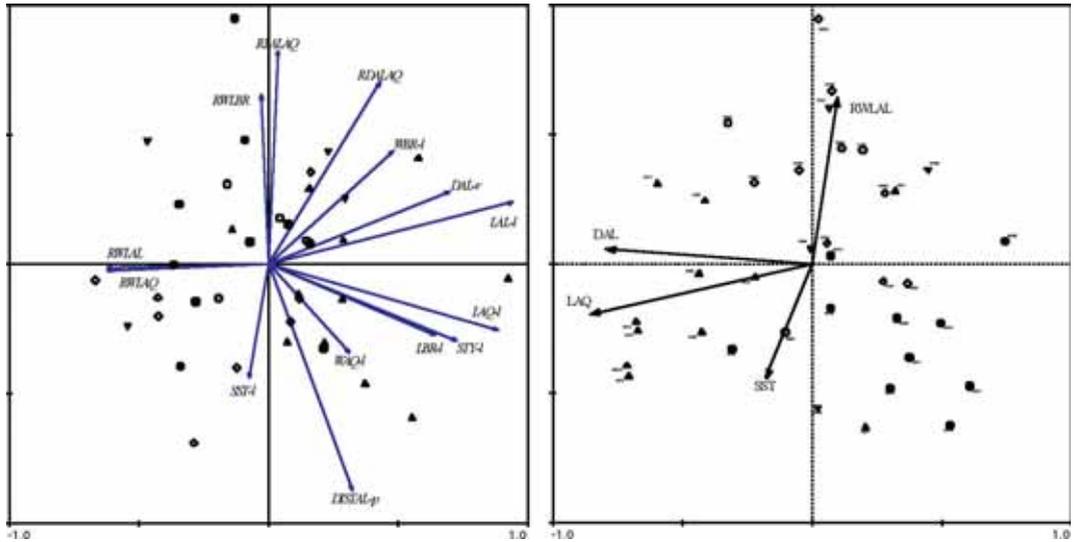


Figura 5. PCA de 37 individuos de *B. pubescens* y 14 variables morfométricas de brácteas y frutos (izquierda), y CCA de los mismos individuos con selección de variables hacia delante (derecha), aplicado a las tres procedencias geográficas siguientes: 1) Pirineo (triángulos negros), 2) Montes de Toledo (círculos negros) y 3) NW peninsular (círculos huecos), Gredos (triángulos huecos) y Guadarrama (rombos). Sólo el primer eje extraído del CCA fue significativo ($p < 0.01$) de acuerdo con un test de permutaciones.

Figure 5. Left, results of a PCA applied to 37 individuals of *B. pubescens* and 14 morphometric variables of bracts and fruits (left), and CCA for the same individuals with forward selection of variables applied to the following three geographical provenances: 1) Pyrenees (up-triangles), 2) Montes de Toledo (solid circles) and 3) NW of the Iberian peninsula (empty circles) and sierras of Gredos (empty down-triangles) and Guadarrama (diamonds). Only the first axis extracted from CCA was significant ($p < 0.01$) according to a permutation test.

bestilar y la forma del ala, muestra mayores superposiciones (Fig. 6). En el material analizado de *B. pubescens* no se han encontrado especímenes adscribibles a la var. *glabrata*.

Las restantes poblaciones prospectadas en los Montes de Toledo pertenecen al agregado de *B. pendula* Roth, son diploides ($2n=28$) y bastante homogéneas morfológicamente. El análisis numérico de la morfometría de 142 abedules peninsulares de esta especie muestra una separación significativa entre los abedules con sámaras de alas largas y anchas (en relación con el aquenio) y brácteas también anchas, de procedencia principalmente pirenaica (subsp. *pendula*), frente a los de alas cortas y estrechas, principalmente extrapirenaicos, que pertenecerían a la subsp. *fontqueri* (Fig. 7, primer eje del PCA y del CCA). Los abedules pirenaicos entran en su casi totalidad en el primer grupo, mientras que los oretanos lo hacen en el segundo. Sin embargo, los abedules del Sistema Central (sierras de Béjar, Gredos y Somosierra),

Sistema Ibérico meridional (Cuenca) y Sierra Nevada aparecen repartidos entre los dos grupos: aunque son predominantes los de alas pequeñas, las poblaciones contienen algunos individuos con brácteas y sámaras similares a las del grupo pirenaico. El segundo eje del CCA (Fig. 7) introduce una discriminación secundaria entre los abedules nevadenses, que tendrían espacios subestilares mayores y brácteas relativamente más anchas, y los conqueses, con tendencias opuestas; los primeros se concentran en el extremo positivo del eje y los segundos en el negativo, dejando a los oretanos y carpetanos en el espacio intermedio. El tercer eje del CCA (no mostrado), todavía significativo, refleja una diferenciación menor entre los abedules oretanos y los carpetanos, que tendrían brácteas ligeramente más largas.

Estos resultados en el agregado de *B. pendula* confirman que existe una diferenciación bastante neta en cuanto a las dimensiones de alas y brácteas.

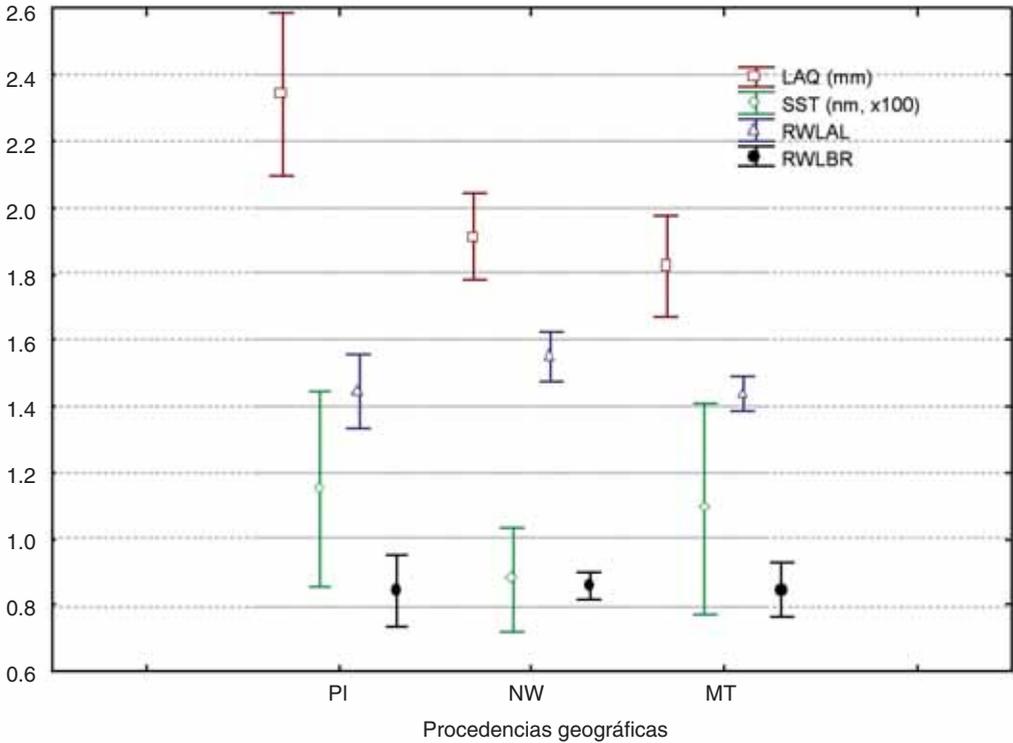


Figura 6. Medias e intervalos de confianza al 95% de algunas variables morfométricas de *B. pubescens* (ver Fig. 1). Procedencias geográficas de los grupos: PI, Pirineo (n=11); NW, Sistema Central y NW peninsular (n=16); MT, Montes de Toledo (n=10).

Figure 6. Plot of means \pm 95% confidence intervals for some morphometric variables in *B. pubescens* (see Fig. 1). Geographical group provenances: PI: Pyrenees (n=11); NW: Central System and NW Iberian (n=16); MT: Montes de Toledo (n=10).

teas, con las poblaciones pirenaicas en un extremo del gradiente y las oretanas en el otro. Sin embargo, la variabilidad de las restantes poblaciones ibéricas de montaña complica la traducción taxonómica de las diferencias detectadas. El CCA establece una secuencia de divergencia morfométrica entre territorios, que separa primero las poblaciones pirenaicas, y a continuación las nevadenses y las conquenses; la separación entre las oretanas y carpetanas sería la más débil.

Estructura de los abedulares y patrones del reclutamiento

Las coberturas de los diferentes estratos verticales permiten separar dos extremos de variación en los abedulares: unos en los que el estrato ar-

bustivo (hasta 4 m de altura) es dominante, y otros en los que los estratos arbóreos altos predominan claramente sobre el arbustivo (Fig. 8). Los primeros (BOQ-CAB en la figura) son típicos de arroyos abruptos y encajados; los segundos (CHP-VEN) están ligados a topografías de fondo de valle fluvial o depresión, e incluyen las poblaciones más nutridas.

El índice de presión de herbivoría (Fig. 8) alcanza valores muy elevados en las poblaciones ubicadas en fincas de uso cinegético, valores medios-altos en la mayoría de los abedulares muestreados, y sólo muestra valores moderados en aquellas poblaciones (BOQ, MUE) ubicadas en las topografías más abruptas. VEN, actualmente cercado, encaja en este último grupo.

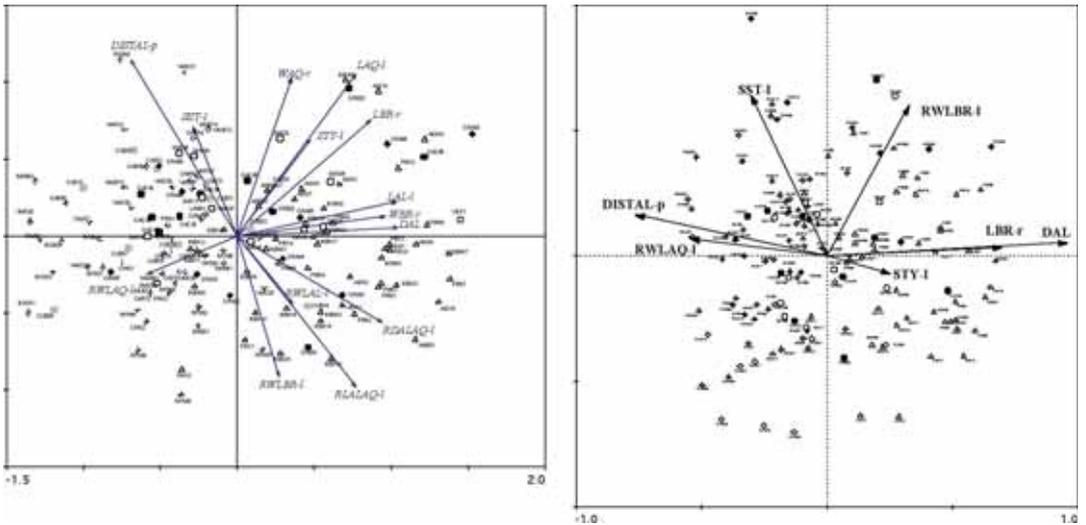


Figura 7. PCA (izquierda) de 142 individuos de *B. pendula* y 14 variables morfológicas de brácteas y sámaras, y CCA (derecha, ejes 1-2) de los mismos individuos con selección de variables hacia delante, aplicado a seis procedencias geográficas: Pirineo (triángulos huecos), Gredos-Béjar (círculos negros), Somosierra (círculos huecos), Serranía de Cuenca (rombos huecos), Sierra Nevada (rombos negros) y Montes de Toledo (estrellas). Los dos ejes extraídos del CCA fueron significativos en el test de permutaciones aleatorias ($p < 0.05$).

Figure 7. PCA (left) applied to 142 individuals of *B. pendula* and 14 morphometric variables of fruits and bracts, and CCA (right, axes 1-2) of the same individuals with forward selection of variables applied to six geographical provenances: Pyrenees (up-triangles), sierras de Gredos-Béjar (solid circles), Somosierra (empty circles), Serranía de Cuenca (empty diamonds), Sierra Nevada (solid diamonds) and Montes de Toledo (stars). Both axes extracted from CCA were significant ($p < 0.05$) according to a permutation test.

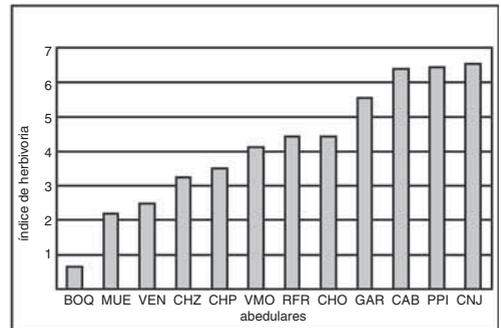
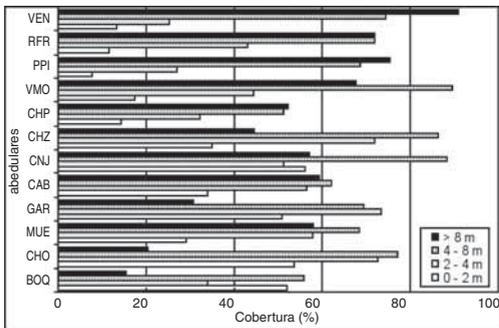


Figura 8. Cobertura por estratos verticales (izquierda) e índice de presión de herbívoros (derecha) en 12 abedulares de los Montes de Toledo.

Figure 8. Cover of vertical strata (left) and value of the index of herbivore pressure (right) in a subset of 12 birch woods from Montes de Toledo.

De los 15 tipos de microhábitats diferenciados, el suelo recubierto de hojarasca, el suelo desnudo y los afloramientos de roca son los más frecuentes y los que suman más del 75% del área ocupada por los abedulares (Fig. 9). El primero es el dominante en los abedulares de fondos de valle, en

los que también es importante la cobertura de suelo desnudo (Fig. 10), en tanto que el tercero predomina en los abedulares de barranco (BOQ, MUE, CHO). El suelo cenagoso, un microhábitat importante para la germinación, supone apenas un 6%, y, como otros microhábitats higrófilos, es

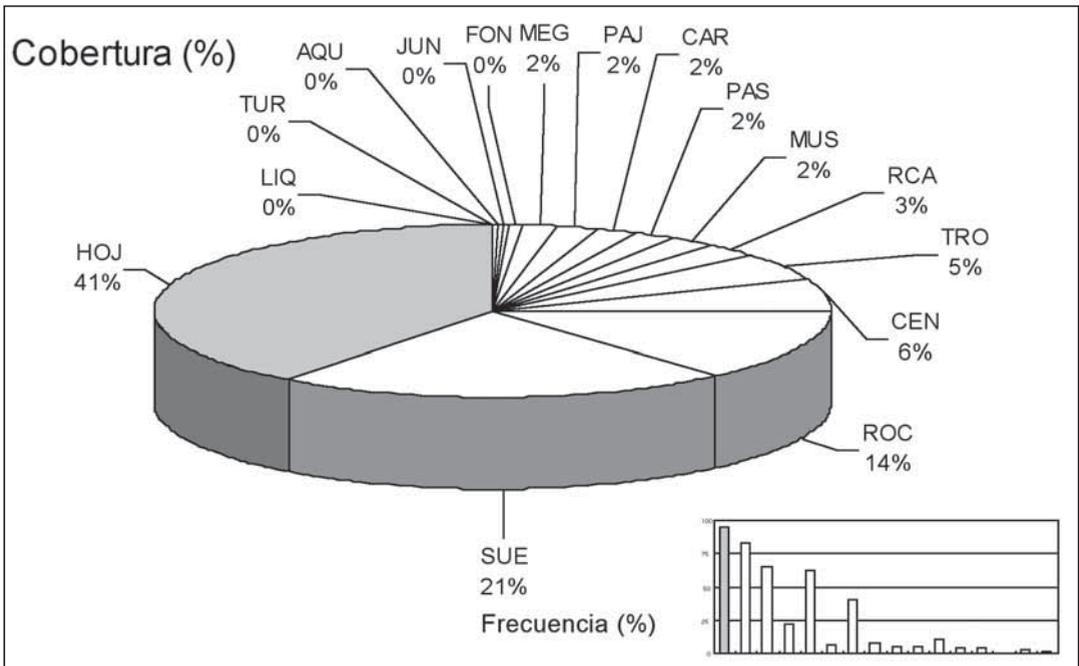


Figura 9. Cobertura porcentual y (en el inserto) frecuencia en el conjunto de los cuadrados de 2x2 m² de los distintos tipos de microhábitats de los abedulares muestreados. HOJ: suelo recubierto de hojarasca; SUE: suelo desnudo; ROC: rocas; CEN: suelo cenagoso; TRO: troncos y raíces superficiales; RCA: cauces rocosos; MUS: tapices de musgo; PAS: céspedes; CAR: cepellones de grandes cárices; PAJ: pajonales de *Molinia*; MEG: herbazales; FON: vegetación fontinal; JUN: juncales; AQU: superficies de agua; TUR: turberas; LIQ: líquenes.

Figure 9. Cover and (in the inset) frequency in the set of 2x2 m² quadrats of the microhabitat types sampled in the birch woods. HOJ: litter; SUE: bare soil; ROC: stones and rock outcrops; CEN: muddy soil; TRO: stumps and shallow roots; RCA: stony banks; MUS: moss carpets; PAS: pastures; CAR: sedge tussocks; PAJ: *Molinia* tussocks; MEG: forb vegetation; FON: vegetation of springs; JUN: rush tufts; AQU: water surfaces; TUR: peat bogs; LIQ: lichen carpets.

menos abundante en los abedulares de estaciones abruptas.

La casi totalidad de las plántulas detectadas en los muestreos de 2005 responden, por sus características, a la germinación post-dispersiva estivo-otoñal, lo que indicaría que la acusada sequía estival propia del territorio suprime el reclutamiento primaveral; este extremo se ha confirmado con los seguimientos de la supervivencia de los germinados de primavera que se comentan en el apartado 5. Por la época en que se realizaron los muestreos, al final del verano y antes de las lluvias otoñales, es razonable asumir que los microhábitats suficientemente humectados para favorecer la germinación se hallan reducidos a su mínima expresión, por lo que representan adecuadamente los nichos de

regeneración en los que las plántulas podrían subsistir durante su primer año completo de vida. En épocas del año más húmedas, la superficie suficientemente humectada adecuada para que se verifique la germinación será más extensa, pero incluirá áreas expuestas a la desecación estival en las que la supervivencia de las plántulas no esté garantizada.

Las plántulas dominan el conjunto del regenerado, puesto que muy pocas de ellas prosperan como juveniles. De hecho, sólo se lograron detectar juveniles en tres de los doce abedulares muestreados: en RFR, donde el aclarado del pinar adyacente y las exclusiones con vallado cinagético han permitido tasas importantes de regeneración a pequeña escala (las parcelas de exclusión no se han incluido en los muestreos reflejados en la

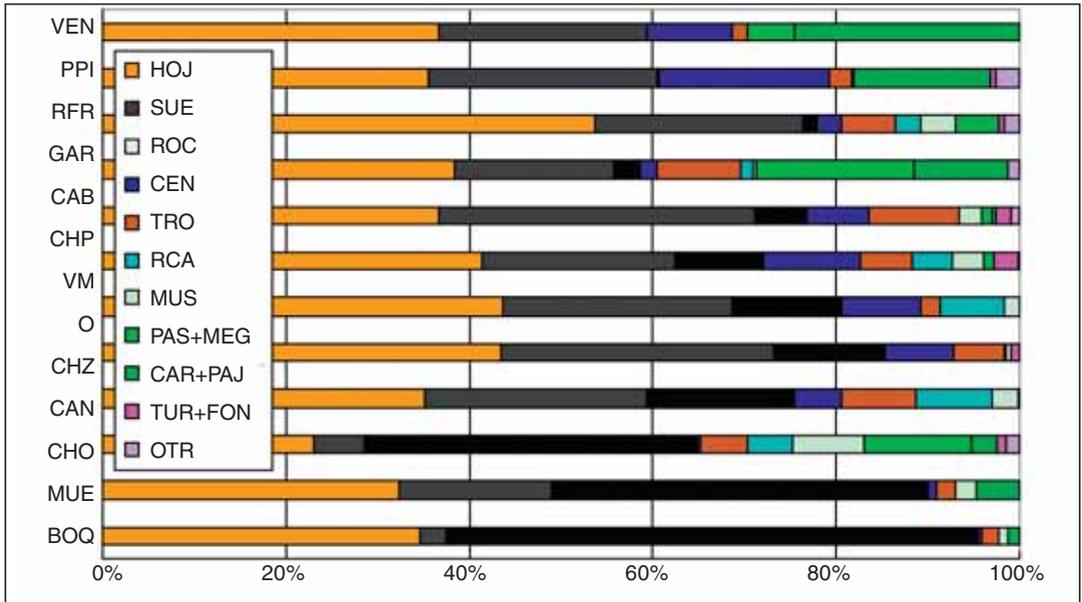


Figura 10. Cobertura porcentual de los distintos tipos de microhábitats en cada uno de los abedulares muestreados. Abreviaturas como en Tabla 1 y Fig. 9 (OTR: otros tipos).

Figure 10. Cover (%) of the different types of microhabitats in each of the birch woods sampled. Abbreviations like Table 1 and Fig. 9 (OTR: other microhabitat types).

Fig. 11); en VEN, con exclusión imperfecta; y en VMO, en un barranco abrupto en la cabecera del abedular. Con excepción de RFR y VMO, la regeneración de los abedules es menor que la de otras especies arbóreas con las que convive (Fig. 11), tendencia que podría favorecer a largo plazo la sustitución progresiva del abedul, y que se vería agravada por las proyecciones disponibles sobre el cambio climático en el territorio (FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2005, 2009). Es indicativo que sólo en una de las parcelas valladas de RFR se han contabilizado más del doble de abedules juveniles, provenientes de regeneración natural, que en todos los demás abedulares muestreados.

Las preferencias de microhábitat que muestra el regenerado de *Betula* en el conjunto de los abedulares muestreados (410 cuadrados de 4 m²) se resume en la Fig. 12. Los microhábitats con buenas disponibilidades hídricas son más frecuentes en los cuadrados con regenerado, y las plántulas los prefieren, con diferencias altamente significativas en el caso de los suelos cenagosos, los cauces rocosos y las turberas. Los microhábitats más frecuentes y

abundantes (hojarasca, suelo desnudo, afloramientos de roca) son, en cambio, seleccionados negativamente por las plántulas, a causa de su insuficiente abastecimiento hídrico, aparte de otros factores. Aunque el escaso número de juveniles detectados ha impedido su análisis independiente, es destacable su concentración en los cepellones de grandes cárces y de *Molinia*, en donde parecen encontrar refugio frente a los herbívoros, a la vez que humedad suficiente para la supervivencia de las plántulas que los originaron. Respecto a la relación entre reclutamiento y otras variables estructurales de los abedulares (SÁNCHEZ *et al.*, 2010; análisis no mostrados), cabe destacar la asociación negativa con la cobertura de arbustos.

Composición florística

El análisis de la composición florística de los abedulares oretanos separa los enclavados en la vertiente norte o a lo largo de la divisoria, a mayores altitudes (entre (700)800-1070 m) y en valles abruptos (Fig. 13, extremo positivo del eje 2), de los propios de fondos de valle fluvial y depresio-

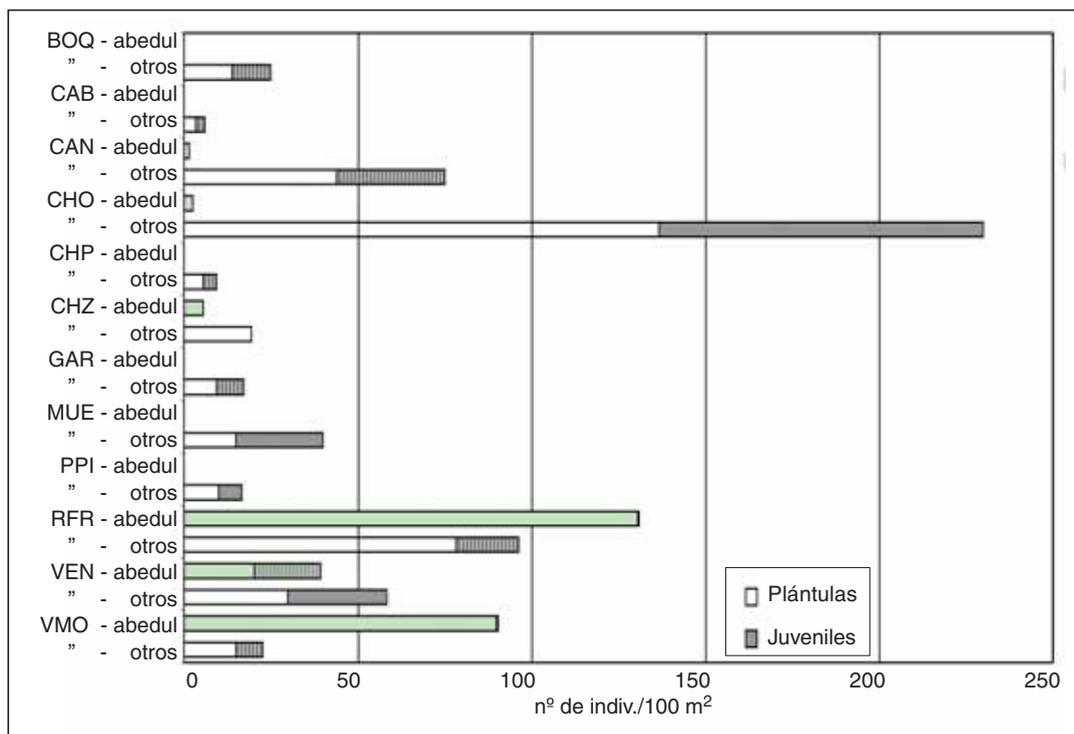


Figura 11. Densidad de regenerado natural (plántulas y juveniles) del abedul y de otras especies leñosas (principalmente: *Frangula alnus*, *Fraxinus angustifolia*, *Salix atrocinerea*, *Quercus spp.*, *Ilex aquifolium*, *Rubus spp.*, *Erica spp.*) en los abedulares muestreados.

Figure 11. Seedling and sapling densities of birch and other trees and shrubs (mostly: *Frangula alnus*, *Fraxinus angustifolia*, *Salix atrocinerea*, *Quercus spp.*, *Ilex aquifolium*, *Rubus spp.*, *Erica spp.*) in the birch woods studied.

nes higroturbosas de la vertiente sur (600-800 m). A su vez, dentro de estos últimos se separa un grupo más ribereño hacia el extremo positivo del primer eje de la ordenación, diferenciado por la mayor presencia y abundancia de elementos nemorales propios de los bosques caducifolios y de flora higrófila, y otro más xerófilo, propio de valles más encajados, empobrecido en estos elementos y con mayor participación de arbustos esclerófilos como madroños (*Arbutus unedo*) y olivillas (*Phillyrea angustifolia*). El abedular de Ventilla se relaciona con el grupo ribereño, sobre todo si se excluye del análisis el efecto debido a la diferente especie de abedul dominante. El abedular de Valdelapedriza ocupa una posición intermedia entre estos dos últimos grupos; es el que se utilizó para describir la asociación *Galia broteriani-Betuletum parvibracteatae* (PEINADO et al. 1984), en la que se reúnen actualmente el conjunto de los abedulares oretanos.

En total, en los abedulares muestreados se han detectado cerca de 250 especies de las que 25 son especies protegidas, lo que representa un 5% de la flora regional protegida concentrada en una fracción minúscula del territorio castellano-manchego. Estas especies se reparten entre tres grupos ecológicos principales: árboles y arbustos raros en el territorio (como los mismos abedules, los tejos y acebos, etc.), flora nemoral de exigencias higrófilas y afinidades más septentrionales, y flora turfófila o higrófila ligada a los ambientes ribereños que habitan los abedulares. Los abedulares de la vertiente norte y la cabecera del Estena resultan los más ricos en especies protegidas, con más de 10 en CHR y MUE y hasta 16 en ROB; en el resto se contabilizan entre 2 y 7 por abedular.

La comparación con los restantes abedulares y bosques ribereños ibéricos (resultados no mostrados) pone de manifiesto la individualización neta

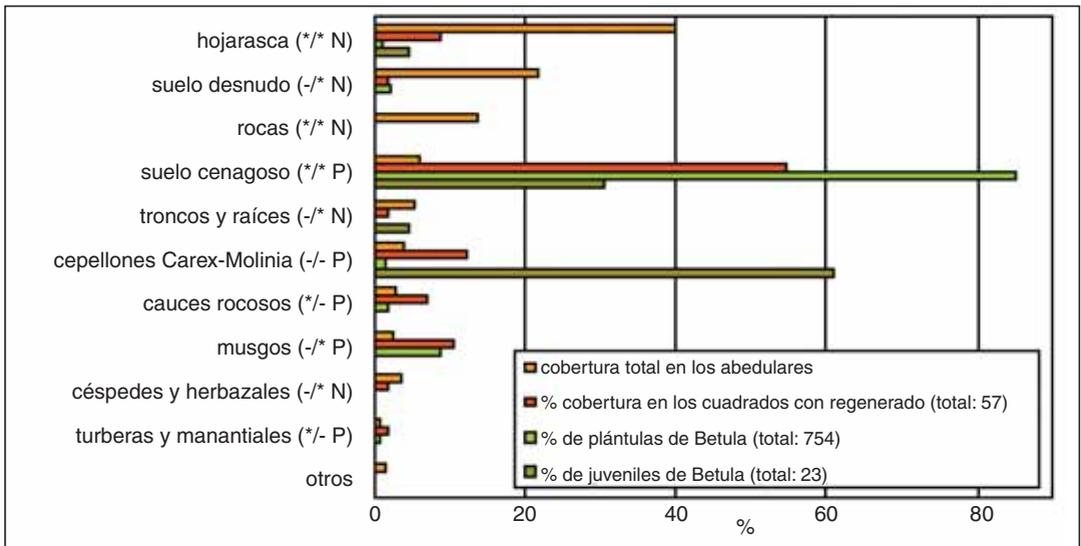


Figura 12. Distribución del regenerado natural de los abedules (plántulas y juveniles) según los tipos de microhábitats. Se ilustra la cobertura total de cada tipo de microhábitat en el conjunto de los abedulares muestreados y en los cuadrados de 2x2 m² en los que se detectó regenerado, y el porcentaje de plántulas y juveniles observados en cada tipo de microhábitat. Entre paréntesis, se indican también los resultados de dos MANOVAs aplicados a las preferencias de microhábitat para el reclutamiento: el primer asterisco indica una asociación significativa ($p < 0.05$) entre reclutamiento y frecuencia del microhábitat en el conjunto de los cuadrados muestreados, mientras que el segundo asterisco indica asociación significativa entre el área del microhábitat usada efectivamente por las plántulas y el área total disponible del microhábitat; P y N indican el signo positivo (uso > disponibilidad proporcional) o negativo (uso < disponibilidad) de la selección de microhábitat por parte de las plántulas.

Figure 12. Distribution of birch seedlings and saplings among the different types of microhabitats. Total cover of each microhabitat type in the birch woods sampled and in the 2x2 m² quadrats in which birch regeneration was detected, as well as the percentage of seedlings and saplings (juveniles) observed in each microhabitat type are shown. Results of two MANOVA tests performed on the microhabitat preferences for recruitment are shown between brackets after the name of the microhabitat: the first asterisk indicates a significant association ($p < 0.05$) between recruitment and frequency of the microhabitat in the whole set of quadrats, while the second asterisk indicates a significant association between area of the microhabitat effectively used by seedlings and the total available area of the microhabitat; P indicates a positive selection of the microhabitat for recruitment (use > proportional availability) and N indicates a negative selection (use < proportional availability). Both tests were significant (Willk's lambda = 0.7952 ($F_{10,399} = 10.274$, $p < 0.001$) and 0.1895 ($F_{10,443} = 189.48$, $p < 0.001$), respectively).

de los abedulares oretanos, tanto en las ordenaciones como en las clasificaciones, y tanto usando matrices de presencia/ausencia como de índices de cobertura transformados de las especies. Los abedulares oretanos se hallan florísticamente alejados de los restantes abedulares ibéricos (*Betulo-Populetalia tremulae*), encajan claramente en el conjunto de los bosques ribereños silicícolas (*Populetalia albae*) y, dentro de él, en la alianza *Os-mundo-Alnion*. Sus mayores afinidades se establecen con algunas saucedas atrocenicentas de *Salix atrocinerea*, aunque en las ordenaciones se aprecian también relaciones con las loreras de *Prunus lusitanica*, con las que comparten una combinación florística en la que coexisten elementos ribereños e higrófilos junto a otros propios de los

bosques y arbustadas esclerofilos de *Quercetea ilicis*. Loros y abedules conviven en al menos dos localidades oretanas (Piedras Picadas y Las Lanchas).

Fenología, producción y viabilidad de frutos de los abedules de Cabañeros

El seguimiento fenológico ha puesto de manifiesto que el comportamiento territorial de *B. pubescens* es más precoz (entre 2 y 4 semanas, dependiendo de las fases) que el de *B. pendula*, sobre todo en lo que respecta a la foliación y la floración (Fig. 14). Este comportamiento es interesante por cuanto difiere del observado en latitudes más septentrionales, donde *B. pendula*

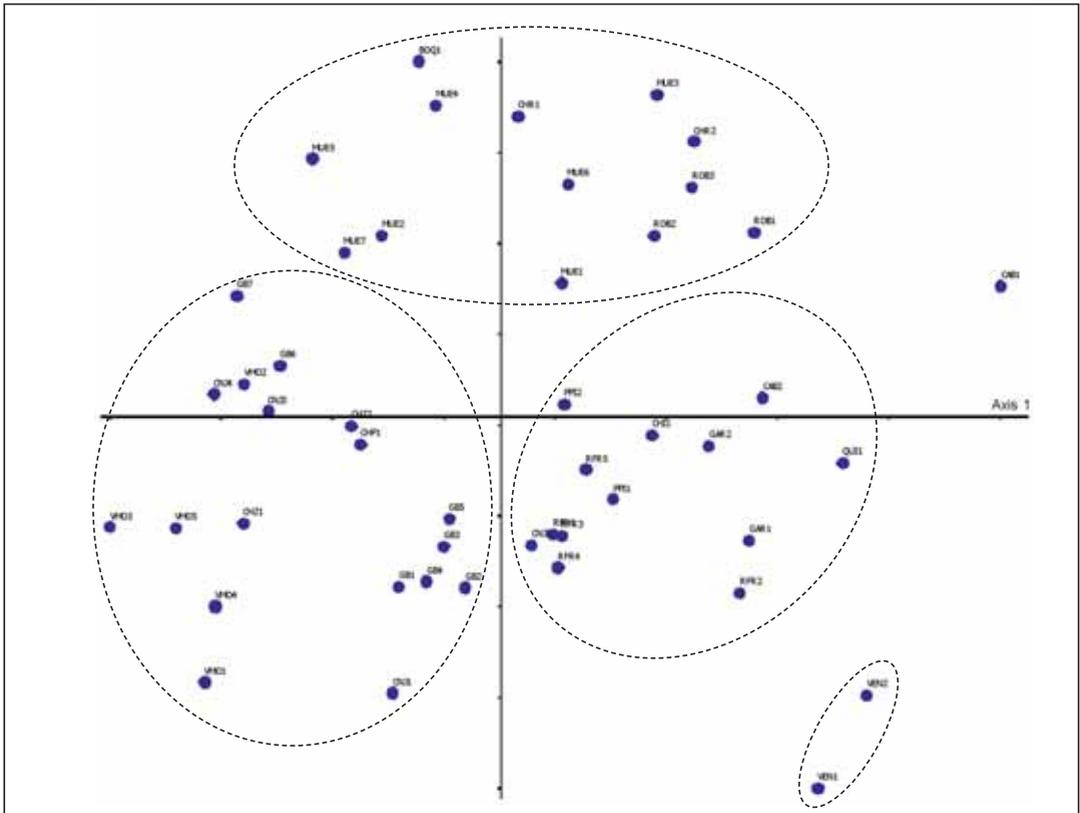


Figura 13. Ordenación mediante NMDS (escalamiento multidimensional no métrico) de 47 inventarios de abedulares oretanos. Detalles en el texto.

Figure 13. NMDS (non-metric multidimensional scaling) ordination applied to 47 relevés of birch woods from the Montes de Toledo. See text for comments.

anticipa su desarrollo respecto a *B. pubescens* (ATKINSON, 1992). Tras la floración a finales del invierno y principios de la primavera, el desarrollo de los frutos se prolonga durante el verano y la dispersión de semillas comienza a mediados de julio en *B. pubescens* y a principios de agosto en *B. pendula*, es intensa hasta mediados de septiembre y se prolonga a menor ritmo hasta finales de octubre. El marchitamiento del follaje se produce sincrónicamente en las dos especies.

El número medio de frutos por amento femenino es de 559 ± 58 ($n=6$) en el abedular de *B. pubescens* de La Ventilla, y algo superior en las poblaciones de *B. pendula* del Parque Nacional de Cabañeros (medias de población entre 570-780;

media conjunta de 671 ± 144 ; 19 individuos de 5 poblaciones).

Las primeras germinaciones se producen de modo inmediato, si las sámaras han caído en sustratos adecuados y bien humectados, y pueden ser localmente abundantes. La importancia de la germinación estivo-otoñal en estos abedulares mediterráneos no parece tener equivalencia en los de latitudes más septentrionales, a tenor de la literatura consultada. En primavera se produce un nuevo pulso germinativo, como se documenta en el apartado siguiente.

La viabilidad de los frutos de los abedulares de Cabañeros muestra una gran variabilidad entre

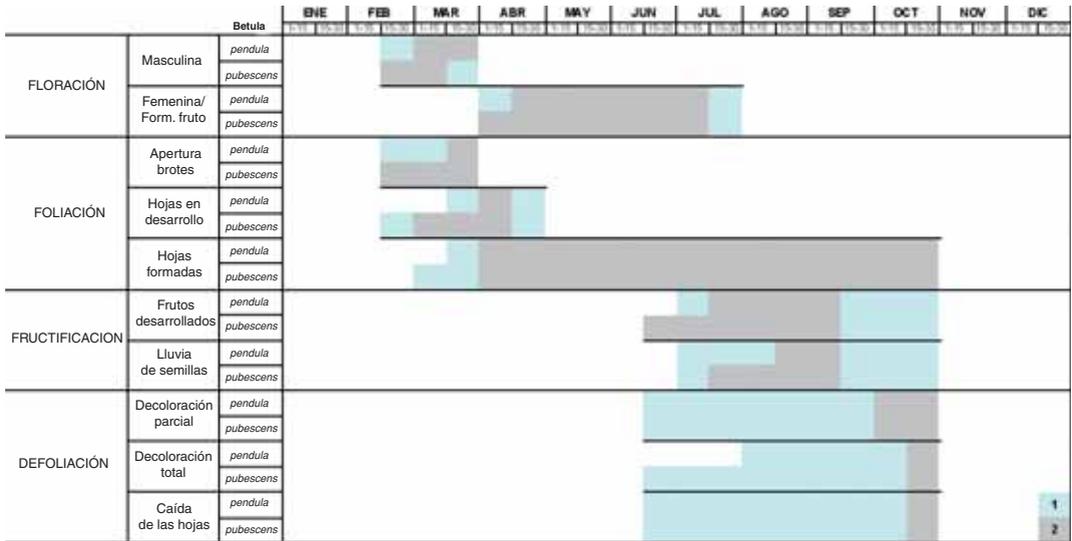


Figura 14. Sinopsis de la fenología de *Betula pendula parvibracteata* y *B. pubescens* en los Montes de Toledo, de acuerdo con los seguimientos efectuados en los abedulares de Piedras Picadas y Ventilla, respectivamente. El sombreado 1 indica que una fase se ha iniciado pero su desarrollo todavía es incompleto o parcial en la población; el sombreado 2 se refiere a fases completadas o predominantes en la población.

Figure 14. Synthesis of the phenological behaviour of *Betula pendula parvibracteata* and *B. pubescens* in the Montes de Toledo, according with the monitoring carried out in the birch woods of Piedras Picadas and Ventilla, respectively. Shading 1 indicates incipient or incompletely developed phases, and shading 2 phases completed or predominant in the population.

pies, entre poblaciones de una misma especie (*B. pendula*) y entre especies (Fig. 15). En VEN (*B. pubescens*), donde se obtuvieron los mejores resultados, las respuestas individuales oscilan entre el 18 y el 66%. Las poblaciones de *B. pendula* arrojan valores bastante inferiores, con medias de entre 0.5% (CAB) y 14.7% (CNJ); en todas estas poblaciones al menos un individuo mostró tasas de germinación inferiores al 1%.

La adición de ácido giberélico se ha revelado como un buen método para testar la viabilidad de las semillas de abedul, puesto que la práctica totalidad de las no germinadas al cabo del experimento se demostraron inviables con el test de tetrazolio. La giberelina incrementó en promedio un 75% la tasa de germinación previa. De las semillas no germinadas, entre el 50-60% tienen contenido pero carecen de embrión viable, y entre el 25-30% son vanas. El 10-20% restante habían sido masivamente infectadas por hongos al término del experimento. En parte de los aquenios se han

observado signos de predación por larvas no identificadas, aunque su incidencia global es pequeña.

Seguimiento de la supervivencia de plántulas y plantaciones

Los resultados del seguimiento individualizado de plántulas en el abedular de La Ventilla se resumen en la Fig. 16, que muestra el curso particular de 4 de los 5 puntos muestreados. A pesar de que los cuadrados se ubicaron en microhábitats favorables para la germinación y la instalación de plántulas, de acuerdo con lo expuesto en el apartado 3, las variaciones en el número de germinaciones a lo largo de la primavera y en el número de plántulas vivas fueron considerables. La suma de las germinaciones primaverales supera ampliamente el número de plántulas inicial, que al menos en parte pueden provenir de la germinación post-estival, pero con los datos disponibles no es posible comparar la importancia cuantitativa de ambas cohortes. La densidad total de germinaciones a lo largo del período osciló entre 134-583 plántulas·m⁻².

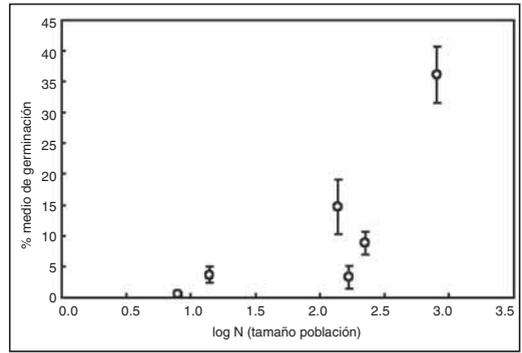
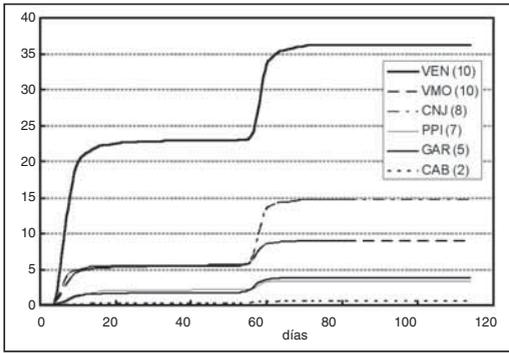


Figura 15. Germinación y viabilidad de semillas en los abedules del Parque Nacional de Cabañeros. Izquierda, valores medios del porcentaje de germinación para cada una de las poblaciones estudiadas (entre paréntesis se indica el número de individuos usados en el ensayo; la inflexión responde a la adición de ácido giberélico a las placas de germinación el día 50). Derecha, relación entre la tasa de germinación (porcentaje de semillas viables \pm SE, véase texto) y el tamaño de cada población.

Figure 15. Germination and seed viability of birches from the National Park of Cabañeros. Left, average values of the germination rate of the populations studied (number of individuals between brackets; the inflection correspond to the addition to germination dishes of gibberelic acid on day 50). Right, relationship between germination rate (% viable seeds \pm SE, see text) and population size.

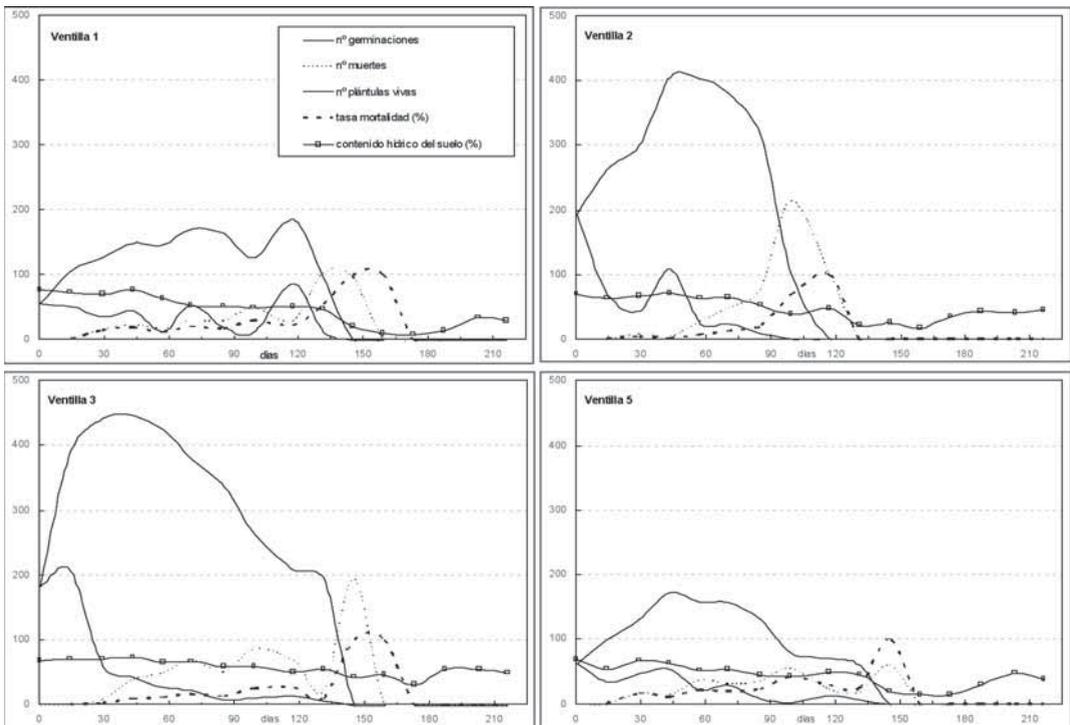


Figura 16. Seguimiento del regenerado natural de *Betula pubescens* en La Ventilla (13-03/14-10-2008). Número de plántulas, germinaciones y muertes, tasa de mortalidad y porcentaje de humedad edáfica en 4 cuadratos de 1 m² ubicados en microhábitats favorables para la germinación.

Figure 16. Seedling monitoring in the *Betula pubescens* wood of La Ventilla, National Park of Cabañeros (13-03/14-10-2008). Numbers of living seedlings, new germinations and deaths, as well as the mortality rate and soil water content are indicated for four 1 m² quadrats located in favourable microhabitats.

En cualquier caso, en los cinco cuadrados se alcanza una mortalidad completa a finales de julio-principios de agosto, cuando el contenido en humedad del suelo acusa el primer descenso importante. Como no en todos los cuadrados se aprecia el mismo descenso de la humedad edáfica, es posible que la abrupta mortalidad final se deba a una combinación de temperaturas elevadas y desecación superficial que no pueden soportar las plántulas de abedul. Episodios de hozado y herbivoría estuvieron también asociados a la mortalidad a lo largo de la primavera (una parte sustancial de la desaparición de plántulas no pudo atribuirse a causas concretas), aunque en el repunte final de mortalidad el marchitamiento de las plántulas fue la causa principal.

Los resultados generales del seguimiento de la plantación de Valdeyernos se resumen en la Fig. 17. Al término del verano del primer año de

plantación sobrevivían el 70% de los plantones, y la mayor parte de la mortalidad se había producido antes de sobrevenir el período agudo de la sequía estival, a causa de marras iniciales en la plantación y de una arroyada originada por una tormenta primaveral. Desde el comienzo del seguimiento, la mortalidad achacable al estío fue de apenas un 14%, y aunque se aprecian dos episodios de mortalidad asociados a los momentos de mayor estrés hídrico, su incidencia fue moderada.

DISCUSIÓN

Demografía y conservación

Los datos demográficos confirman que los abedules y abedulares oretanos son especies y tipos de hábitats cuya conservación está amenazada, a causa de su rareza territorial, grado de fragmenta-

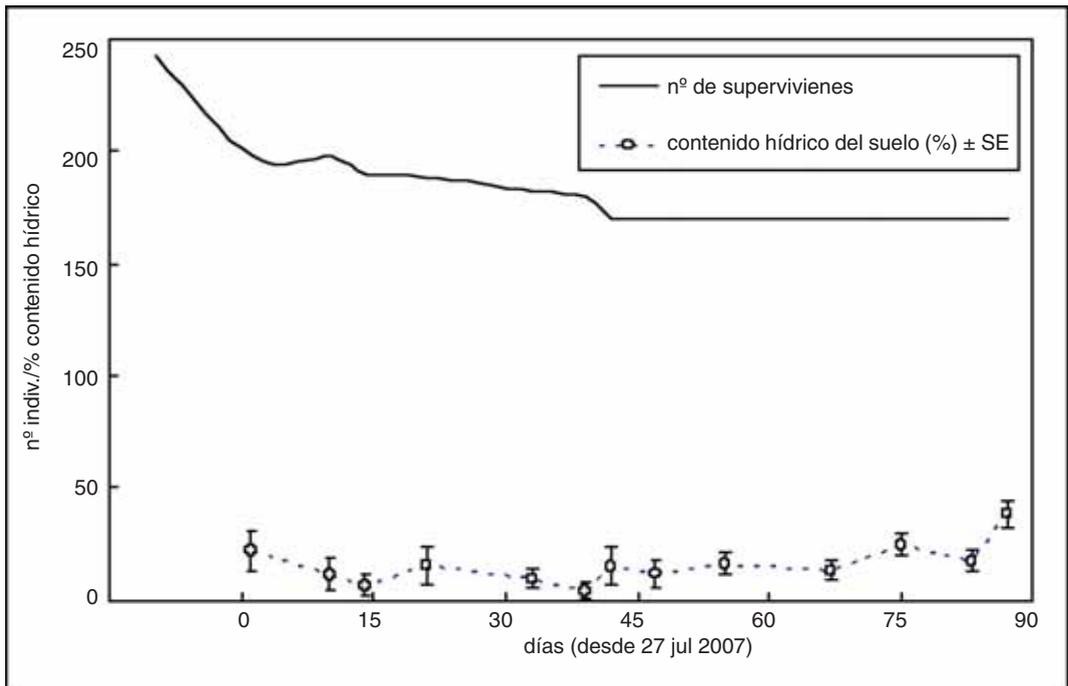


Figura 17. Seguimiento de una plantación de *Betula pendula parvibracteata* en Valdeyernos, Quintos de Mora (Toledo). Se indica el número de plantones supervivientes y el contenido hídrico del suelo (porcentaje \pm SE; n=221).

Figure 17. Survival monitoring in a plantation of *Betula pendula parvibracteata* in Valdeyernos, Quintos de Mora (Toledo). Number of surviving saplings and soil water content (percent \pm SE; n=221) are indicated.

ción, poblaciones en muchos casos de tamaño inferior al viable, estructuras envejecidas del arbolado y escasa regeneración. La problemática de las dos especies es diferente. En el caso de *Betula pubescens* se trata de una población única en el territorio y marginal o extrema con respecto al área de la especie, que las evidencias indican que debe considerarse como una ESU (unidad evolutivamente significativa, CRANDALL *et al.*, 2000) por su aislamiento geográfico respecto a las poblaciones más cercanas (más de 100 km en el caso de las gredenses y 150 en las guadarrámicas) y en apariencia también genético según análisis basados en RAPDs (MARTÍN *et al.*, 2008; la comparación se hace con una población guadarrámica). Aunque su diferenciación morfométrica respecto a las poblaciones ibéricas noroccidentales resulta ciertamente débil, es destacable que se trata de la única población mesomediterránea conocida en el interior peninsular. Aparte de las medidas para favorecer su conservación, que incluyen el mantenimiento de los niveles de hidromorfía de la turbera colmatada en la que se asienta, es importante preservar su identidad genética, por lo que cualquier eventual reforzamiento debería practicarse con materiales provenientes de la misma población.

El caso de *B. pendula* es más complejo, pero el conjunto de los abedulares oretanos de esta especie también deben constituir al menos una ESU, teniendo en cuenta su aislamiento geográfico y reproductivo respecto a otras poblaciones, su diferenciación morfométrica y las evidencias sobre su aislamiento genético, al menos frente a poblaciones morfológicamente relacionadas como las nevadenses, cazorlenses y conquenses (MARTÍN *et al.*, 2008). Datos propios todavía incompletos confirman la marcada diferenciación genética de las poblaciones andaluzas (sobre todo las nevadenses) y conquenses. Los caracteres morfométricos no ponen de manifiesto diferencias significativas entre las distintas poblaciones oretanas (análisis no mostrados), y los datos provisionales del análisis genómico apuntan a una escasa estructuración, siendo la variabilidad genética interpoblacional más baja que la intrapoblacional.

Este asunto se relaciona con las causas próximas de la fragmentación actual, que pueden atribuirse a

una retracción gradual de la especie tras los últimos períodos climáticos hídricamente favorables, pero en la que pueden haber intervenido otros procesos. La relativamente reciente extinción local del abedul en Villuercas (GIL-ROMERA *et al.*, 2008), con una pluviometría más favorable que la de los macizos centrales de los Montes de Toledo, sugiere que en éstos la gestión forestal más controlada ejercida desde la capital entre los siglos XIII y XIX (JIMÉNEZ, 1997; VERDE *et al.*, 2000) haya podido favorecer su conservación o al menos amortiguar su declive. En el territorio existen otros tramos fluviales desprovistos de abedules pero con características hídricas y topográficas similares a las que se observan en los abedulares actuales; las poblaciones introducidas en El Brezoso y Valdeyernos se han establecido satisfactoriamente y muestran una composición florística similar a la de los demás abedulares. Aunque la madera de abedul se emplea para carboneo (ATKINSON, 1992), huellas de carboneras no faltan en las inmediaciones de algunos abedulares actuales. La ausencia de referencias en las crónicas forestales y de datos sobre su uso popular (VERDE *et al.*, 2000) sugieren que el abedul se haya mantenido como rareza forestal en el territorio durante los últimos siglos. Su gran capacidad de diseminación podría haber permitido eventos dispersivos esporádicos de largo alcance asociados a vendavales o a exozoocoria mediante unguados. La dispersión hidrócora a lo largo de los cauces parece limitada, puesto que la mayoría de los abedulares examinados finalizan abruptamente, por lo general cuando el flujo hídrico se torna más intermitente o la eutrofización de las aguas favorece a otros árboles ribereños; no obstante, algunos abedules dispersos en el tramo alto del Estena y en el arroyo del Chorro podrían responder a procesos de diseminación de este tipo. Ignoramos también cuáles pueden ser los flujos génicos entre poblaciones próximas mediante la dispersión de polen, que en los abedules puede recorrer grandes distancias, aunque el pequeño tamaño de las poblaciones facilitaría su dilución atmosférica reduciendo la eficacia de la polinización a larga distancia. Por todo ello, parece recomendable considerar provisoriamente como unidades de conservación separadas los núcleos de abedulares más periféricos (RFR-VPE por una parte y los de la vertiente norte por otra), pero manejar como una sola unidad el núcleo fuertemente fragmentado del Estena, para el cual,

en la medida en que nuevos datos genéticos lo confirmen, será probablemente aconsejable incrementar la conectividad y el intercambio genético entre poblaciones.

En lo que respecta a la conservación, cabe destacar que el abedul de Robledo de Montalbán (ya citado por LAGUNA en 1883, la primera referencia del abedul para los Montes de Toledo) es el único de importancia no incluido en la actualidad en ningún espacio protegido; además, ha resultado el más rico en flora protegida. El estatus actual de protección de los abedulares oretanos es el siguiente (Tabla 1): 14 de los 19 se hallan enclavados dentro del Parque Nacional de Cabañeros, y otros dos en sendos espacios protegidos: Reserva Fluvial de Riofrío y Microrreserva de Las Lanchas. El de Valdeyernos se ubica en las inmediaciones de otra Microrreserva (Turbera de Valdeyernos), y existen propuestas de declaración de microrreservas para los de Valdelapedriza y valle del Beato (Manojar). La complicada orografía del territorio y las dificultades de acceso a través de las fincas privadas no excluyen la posibilidad de que puedan descubrirse nuevas poblaciones, o, lo que es más verosímil, abedules dispersos en otros enclaves.

Aparte de los comentados en este apartado, no se han detectado en las exploraciones de campo otros riesgos importantes para la conservación. No se ha observado predación importante de frutos por aves, impactos importantes de insectos defoliadores se han apreciado sólo en pies aislados, y la respuesta frente a los incendios, que han afectado en las últimas décadas al menos a dos abedulares, parece haber sido favorable. La incidencia de una larva frugívora que afecta a los aquenios es moderada. Según V.M. Díez (com. pers.), las afecciones fúngicas del follaje pueden ser importantes en años húmedos. La caída de árboles viejos a consecuencia de vendavales o avenidas parece una incidencia frecuente que merecería seguimiento, considerando los contados efectivos de varias poblaciones.

Estatus taxonómico

El estudio taxonómico desarrollado pone de manifiesto la dificultad de encontrar buenos caracteres morfométricos discriminantes entre los

supuestos táxones. Ello se debe, en primer lugar, a la importante variabilidad intrapoblacional. Para ambas especies, la separación geográfica más importante es la que se produce entre el territorio pirenaico y el resto de las montañas ibéricas. En el caso de *Betula pubescens*, los resultados sugieren la reconsideración de una entidad taxonómica ibérica occidental independiente (subsp. *celtiberica*), que no fue reconocida en *Flora iberica* (MORENO & PEINADO, 1990) porque los caracteres del indumento que se habían argumentado para diferenciarla no son consistentes, conclusión que nuestros estudios ratifican. La confirmación de diferencias significativas en algunas dimensiones fructíferas requiere ampliar el muestreo porque el número de poblaciones pirenaicas incluidas en el análisis resulta corto.

La mayor complejidad se registra en el agregado de *B. pendula*, donde la separación entre las poblaciones pirenaicas y oretanas es nítida, pero en el resto de las montañas extrapirenaicas (Sistema Ibérico, Sistema Central, Sierra Nevada) conviven algunos individuos similares a los pirenaicos junto con otros, en general predominantes, más similares a los oretanos. De hecho, con los caracteres morfométricos empleados es imposible discernir algunos individuos nevadenses, conquenses o carpetanos de los pirenaicos, o algunos carpetanos de los oretanos. Por otra parte, los análisis genéticos apuntan a que existe diferenciación entre aquellas poblaciones suficientemente aisladas (MARTÍN *et al.*, 2008), a la vez que un potencial de introgresión muy elevado incluso entre táxones de rango específico (HOWLAND *et al.*, 1995; PALMÉ *et al.*, 2004). Nuestros datos parciales, basados en el análisis de microsátélites como marcadores moleculares, con 6 pares de primers que reportaron suficiente variabilidad (38 alelos en 93 individuos analizados de 13 poblaciones), apuntan también en la dirección de que los abedules nevadenses están bien diferenciados genéticamente de las restantes poblaciones, y que existen asimismo diferencias entre las poblaciones de Cazorla y Cuenca con respecto a las oretanas. Estos esquemas de variación son difíciles de compatibilizar con el tratamiento taxonómico adoptado en *Flora iberica* (MORENO & PEINADO, 1990): por una parte supondrían aceptar que las dos subespecies conviven (y se introgreden) en la mayor parte de su

extensión peninsular, y por otra la diferenciación fenotípica y genotípica dentro de *B. fontqueri* no apoya la delimitación de variedades aceptada. La hipótesis de que parte de los individuos extrapirenaicos de alas grandes pudiera tener un origen antrópico no es completamente descartable, puesto que hemos detectado plantaciones de abedules de origen dudoso en la sierra de Gredos, el abedular de Somosierra se halla próximo a áreas urbanas y vías de comunicación, y RUIZ de la TORRE & CEBALLOS (1971) señalan plantaciones de abedules péndulos alóctonos en Sierra Nevada. No obstante, la generalidad del fenómeno y la diferencia con lo observado en las poblaciones oretanas, que se han prospectado mucho más exhaustivamente, es llamativa. La sistemática de los abedules péndulos peninsulares requerirá nuevos análisis filogenéticos que tengan en cuenta la variabilidad de los fenotipos para resolver estas cuestiones. Estrechamente ligada a ellas hay que situar la del posible valor adaptativo de la reducción de la superficie del ala en las poblaciones meridionales.

El riesgo de contaminación genética de las poblaciones autóctonas por cultivos ornamentales o forestales de abedules de otras procedencias es en cualquier caso muy elevado, a causa de la capacidad dispersiva del polen y de la promiscuidad propia de estos táxones. CATLING & SPICER (1988) refieren el proceso de hibridación con el abedul autóctono de Ontario (*B. populifolia*) originado tras la introducción del abedul europeo *B. pendula*. Por ello, entre las medidas de conservación debe incluirse la vigilancia y en su caso la erradicación de abedules exóticos.

Regeneración

Los patrones de reclutamiento observados en los abedulares revelan una marcada selección del nicho de regeneración, cuya disponibilidad superficial es limitada, así como los efectos perjudiciales de los ungulados y las grandes variaciones entre abedulares. Los dos extremos ecológico-estructurales de los abedulares oretanos, valles fluviales y depresiones turbosas frente a barrancos abruptos, muestran condicionantes diferenciados para la regeneración. En los primeros el abedul alcanza mayor desarrollo y abundancia, pero en

contrapartida la presión de los ungulados es más severa. Los segundos, con menor presión de herbívoros, tienen características menos favorables para la regeneración, por la mayor cobertura arbustiva y la menor proporción superficial de microhábitats humectados favorables. El seguimiento del reclutamiento prueba que la instalación de las plántulas es una fase crítica, debido a que la mortalidad puede ser total incluso en los sitios más favorables del abedular más favorable (VEN, con la mayor tasa de viabilidad de semillas y un vallado de exclusión parcial), y apunta hacia la desecación estival del horizonte superficial del suelo, combinada con la presión de herbívoros, como causas principales del fracaso regenerativo. El hecho de que sólo se hayan observado juveniles en exclusiones para ungulados o en estaciones muy abruptas corrobora estos resultados. Las comunidades de grandes macollas de *Molinia* y *Carex* pueden constituir también un refugio temporal efectivo frente a los herbívoros; en cambio, la germinación sobre restos de madera muerta (truncos caídos o tocones), que se ha indicado en algunos estudios (MARX & WALTERS, 2008), resulta menos importante.

La reducida viabilidad de las semillas puede representar un problema añadido en las poblaciones más pequeñas y un aspecto a tener en cuenta en el diseño de reforzamientos poblacionales. Las causas son difíciles de atribuir, pero la fragmentación y el tamaño extremadamente reducido de algunas pueden contarse entre ellas. La Fig. 15 muestra que la tasa de viabilidad está positivamente correlacionada con el tamaño poblacional, aunque el escaso número de poblaciones muestreadas limita las posibilidades de interpretación. Los abedules poseen mecanismos de autoincompatibilidad, aunque ésta es sólo parcial, y parece que son capaces de admitir ciertas dosis de autofecundación. Tamaños poblacionales extremadamente reducidos podrían suponer una merma sustancial de las tasas de allogamia necesarias, incrementando la cosecha de frutos vanos o sin embrión viable.

La vecería en la producción de flores y frutos es otro aspecto que tampoco ha podido abordarse debido al limitado horizonte temporal del proyecto, pero podría ser objeto de seguimiento desde el propio Parque Nacional. El interés de tal

seguimiento estriba en que, previsiblemente, la regeneración de los abedules se produce de forma episódica en años particularmente húmedos (que suponen máxima extensión de los microhábitats favorables) en los que, además, la producción de frutos en el otoño previo haya sido elevada (y con ello su tasa de viabilidad). En la medida en que ambos factores pueden conocerse previamente, el verano siguiente sería idóneo para localizar enclaves dentro de los abedulares con microhábitats adecuados que hayan registrado una germinación abundante. La protección de estos enclaves mediante exclusiones de tamaño reducido permitiría favorecer el proceso de la regeneración natural con costes moderados. Por otra parte, sería interesante conocer el grado de sincronización en la respuesta reproductiva dentro de las poblaciones y entre ellas.

Aunque el análisis de los patrones espaciales de humedad edáfica superficial y sus relaciones con la mortalidad y el crecimiento de los plantones no se detallan en este informe, el seguimiento de la plantación de Valdeyernos muestra que la regeneración asistida del abedul es viable, y que la combinación de plantones de un año (fáciles de obtener en vivero y más resistentes a la sequía que las plántulas), vallados de exclusión eficaces (o, en su defecto, protecciones individuales), y una moderada irrigación de apoyo, es suficiente para garantizar la viabilidad de plantaciones de reforzamiento incluso en hábitats (un prado denso y alto, en este caso) poco favorables para la regeneración natural, y en suelos que pueden experimentar una desecación importante de los horizontes superficiales, como muestran los bajos valores mantenidos en promedio por el contenido hídrico edáfica superficial a lo largo de todo el verano en el que se realizó el seguimiento. Esta opción requiere el adecuado control de procedencia de las semillas para preservar la identidad genética de las poblaciones.

RECOMENDACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

La conservación de los abedules oretanos requiere en primer término garantizar su regeneración, objetivo que puede alcanzarse, de acuerdo con los co-

nocimientos disponibles, por tres vías alternativas y susceptibles de combinarse:

- a) Instalación de vallados de exclusión de pequeña extensión en áreas favorables para el reclutamiento, que son más frecuentes y abundantes en los abedulares de fondo de valle, en los que además la presión de ungulados suele ser mayor. Se ha aplicado con éxito en el abedular de Riofrío.
- b) Instalación de protecciones individuales para pies juveniles cuando se observe su aparición. Requiere la realización de inspecciones para detectar los golpes de reclutamiento que deben producirse bastante esporádicamente en años climatológicamente favorables (lluvias abundantes en primavera o veranos no excesivamente secos), sobre todo cuando están precedidos por una cosecha elevada de frutos de alta viabilidad. El reconocimiento de los microhábitats favorables para el reclutamiento, combinado con un seguimiento sencillo de la producción de amentos femeninos en los distintos abedulares, facilitaría la detección temprana de estos golpes de reclutamiento, antes de que sufran impactos por los herbívoros.
- c) Reforzamiento con plantones, más resistentes a la sequía que las plántulas y fáciles de obtener en vivero. Esta alternativa se está practicando actualmente en el Parque Nacional de Cabañeros y sería la más adecuada para las poblaciones que cuentan con un número muy bajo de efectivos.

Entre las medidas de vigilancia adoptables hay que destacar el control de la introducción de cultivos exóticos de abedul, tanto en medios naturales como en medios urbanos o periurbanos con fines ornamentales; respecto a estos últimos su prohibición debería aplicarse al menos en los términos municipales en cuyo territorio existen abedulares naturales. La modificación de las características hidrológicas de los cauces es otro factor desfavorable para la conservación, tanto de los abedules como de otros hábitats regionalmente protegidos asociados a ellos, como las tur-

beras o bonales; si puede considerarse controlado en los abedulares actualmente protegidos, deberá vigilarse en los restantes. Viejas canalizaciones se mantienen, por ejemplo, en CHI; un antiguo drenaje practicado en VEN fue corregido. El represamiento temporal y a pequeña escala de los cauces, practicado en el abedular de Riofrío, puede en cambio favorecer localmente las disponibilidades hídricas para, por ejemplo, la regeneración de los abedules.

El seguimiento de la mortalidad de abedules adultos a causa de vendavales o riadas es aconsejable, dado el exiguo tamaño y carácter envejecido de algunas poblaciones. La apertura de huecos en el arbolado no es en principio desfavorable para la regeneración del abedul, pero si ésta falla a causa de otros factores, el desarrollo del estrato arbustivo podría interferir el reclutamiento. A largo plazo las tendencias proyectadas para el cambio climático pueden suponer otra amenaza para la conservación de los abedulares, por lo que sería aconsejable el seguimiento del régimen y calidad de las aguas en combinación con el estado sanitario de los abedules y la posible mayor incidencia de plagas bajo condiciones de estrés hídrico. Es igualmente recomendable el seguimiento de las plantaciones de reforzamiento o de los golpes de reclutamiento en los que puedan desarrollarse actuaciones, con el fin de documentar las causas de mortalidad de plántulas y adaptar las futuras intervenciones. Como se ha indicado en el apartado precedente, el seguimiento de la vecería y su grado de sincronía dentro de y entre poblaciones es otro aspecto de interés y que requiere planificación a medio plazo.

Con la información actualmente disponible puede abordarse la elaboración de un repertorio

de las estrategias más adecuadas para cada abedular concreto, o incluso la selección de enclaves para la introducción de poblaciones nuevas, teniendo en cuenta además aquellos requerimientos particulares derivados de su situación, accesibilidad, régimen de propiedad, uso del territorio, etc. Igualmente, la elaboración de protocolos para cada uno de los posibles seguimientos comentados, adaptables a las capacidades de actuación de la guardería, es ahora factible de forma inmediata.

AGRADECIMIENTOS

La colaboración del personal del Parque Nacional de Cabañeros ha sido fundamental para la consecución de los objetivos del proyecto, facilitando información, localizaciones, accesos a las fincas privadas y compañía. J.C. Rodríguez Vigal y J.M. Sebastián, del Centro Adscrito de Quintos de Mora, han procurado, como siempre, todas las facilidades para el seguimiento de las plantaciones de Valdeyernos. Los Parques Nacionales de Sierra Nevada y Aigüestortes facilitaron nuestras visitas para recolectar muestras de abedules, así como el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. V.M. Díez, Delegado del OAEN de Castilla-La Mancha en Ciudad Real, procuró accesos e información sobre los abedulares de Riofrío y Valdelapedriza. Rafael Hernández Maqueda bregó con los análisis de la diversidad genética. Verónica Salcedo García-Calvo, Juan Diego Galán de la Cruz y Ana Belén Justo Ramírez, alumnos de Ciencias Ambientales de la UCLM, han realizado sus proyectos fin de carrera en líneas de trabajo asociadas al proyecto. Los abedules nos traerán el recuerdo imborrable de Jesús Sánchez-Camacho, que colaboró en las etapas iniciales del proyecto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHLHOLM J., HELANDER M., ELAMO P., SALONIEMI I., NEUVONEN S., HANHIMÄKI S. & SAIKKONEN K. 2002. Micro-fungi and invertebrate herbivores on birch trees: fungal mediated plant-herbivore interactions or responses to host quality? *Ecology Letters* 5: 648-655.
- AIZPURU I., ASEGINOLAZA C., URIBE-ECHEBARRÍA P.M., URRUTIA P. & ZORRAKIN I. 2003. Claves ilustradas de la flora del País Vasco y territorios limítrofes. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz.

- ALEJANO R., MARTÍNEZ MONTES E. & BENGUA J. 1993. *Betula pendula* en la Sierra de las Villas. *Ecología* 7: 203-213.
- ALLUÉ M. & RUIZ DEL CASTILLO J. 1992. *Betula alba* L. en las proximidades de Cuéllar (Segovia). *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* 1: 9-19.
- ANAMTHAWAT-JÓNSSON K. & THÓRSSON A.T. 2003. Natural hybridisation in birch: triploid hybrids between *Betula nana* and *B. pubescens*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 75: 99-107.
- ASPELMEIER S. 2001. Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula* Roth.). Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten der Georg-August-Universität zu Göttingen.
- ATKINSON M.D. 1992. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. *Journal of Ecology* 80: 837-870.
- ATKINSON M.D. & CODLING A.N. 1986. A reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Watsonia* 16: 75-76.
- ATKINSON M., JERVIS A. & SANGHA S. 1997. Discrimination between *Betula pendula*, *Betula pubescens*, and their hybrids using nearinfrared reflectance spectroscopy. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1896-1900.
- BARTOLOMÉ C., ÁLVAREZ J., VAQUERO J., COSTA M., CASERMEIRO M.A., GIRALDO J. & ZAMORA J. 2005. Los tipos de hábitat de interés comunitario de España. Guía básica. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 287 p.
- BASKIN C.C. & BASKIN J.M. 1998. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego Academic Press, San Diego.
- BLANCA G. & MARRERO M. 2003. Las categorías de la UICN: algunas reflexiones y comentarios. In: Bañares Á, Blanca G, Güemes J, Moreno Saiz JC & Ortiz S (Eds) Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España. Taxones prioritarios: 41-45. Dirección General Conservación Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- BOLOS O. & VIGO J. 1990. *Betula* L. In *Flora dels Països Catalans* 2: 503-505. Ed. Barcino, Barcelona.
- BROWN I.R., KENNEDY D. & WILLIAMS D.A. 1982. The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. *Watsonia* 14: 133-145.
- CARRIÓN J.S., MUNUERA M., DUPRÉ M. & ANDRADE A. 2001. Abrupt vegetation changes in the Sagra mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.
- CATLING P.M. & SPICER K.W. 1988. The separation of *Betula populifolia* and *Betula pendula* and their status in Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1017-1026.
- CHARCO J., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ F., GARCÍA R., MATEO G. & VALDÉS-FRANZI A. 2008. Árboles y arbustos autóctonos de Castilla-La Mancha. Centro de Investigaciones Ambientales del Mediterráneo (CIAMED), Ciudad Real, 504 p.
- COSTA TENORIO M., MORLA C. & SAINZ OLLERO H. (Eds.) 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Ed. Planeta, Barcelona.
- CRANDALL K.A., BINIDA-EMONDS O.R.P., MACE G.M. & WAYNE R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 15: 290-295.
- DAVY A.J. & GILL J.A. 1984. Variation due to environment and heredity in birch transplanted between heath and bog. *New Phytol.* 97: 489-506.
- DEVESA J.A. & ORTEGA A. 2004. Especies vegetales protegidas en España: plantas vasculares (Península Ibérica y Baleares). Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 576 p.
- DÍEZ V.M. 2007. El Abedular de Riofrío, joya de la vegetación luso-extremadurens. *Medio Ambiente Castilla-La Mancha* 16: 14-21.
- DORADO M., VALDEOLMILLOS A., RUIZ ZAPATA M.B., GIL GARCÍA M.J. & BUSTAMANTE I. 2002. Climatic changes since the Late-glacial/Holocene transition in La Mancha Plain (South-central Iberian Peninsula, Spain) and their incidence on Las Tablas de Daimiel marshlands. *Quaternary International* 93/94: 73-84.

- EC (European Commission) 2003. Interpretation Manual of European Union Habitats. Version EUR 25. European Commission-DG XI, Bruxelles, 127 p.
- ERIKSSON G. & JONSSON A. 1986. A review of the genetics of *Betula*. Scandinavian Journal of Forest Research 1: 421-434.
- ERN H. 1968. Über das vorkommen der birke (*Betula L. spec.*) in der Spanischen Sierra Nevada. Collect. Bot. (Barcelona) 7: 287-294.
- FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ F., LOIDI J. & MORENO J.C. 2005. Impactos sobre la biodiversidad vegetal. In: Moreno J.M. (Ed.), Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático: 183-247. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ F., PÉREZ BADIA M.R., SARDINERO S., RODRÍGUEZ TORRES A. & CRESPO G. 2009. Espacios naturales protegidos y cambio climático en Castilla-La Mancha. In: Rodríguez Torres A., Fernández Castro H. & Rojano Saura I. (Eds.), Impactos del cambio climático en Castilla-La Mancha. Primer Informe: 206-291. Fundación General de Medio Ambiente de Castilla-La Mancha, Toledo.
- FONT X., RODRÍGUEZ-ROJO M.P., ACEDO C., BIURRÚN I., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ F., LENCE C., LOIDI J. & NINOT J.M. 2010. SIVIM: an on-line database of the Iberian and Macaronesian vegetation. Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz, 10 (en prensa).
- FONT QUER P. 1947. Acerca de algunas plantas raras, críticas o nuevas. Collect. Bot. (Barcelona) 1: 261-314.
- FURLOW J. 1990. The genera of Betulaceae in the southeastern United States. Journal of the Arnold Arboretum 71: 1-67.
- GARCÍA ANTÓN M., MORLA C., RUIZ ZAPATA B. & SAINZ OLLERO H. 1986. Contribución al conocimiento del paisaje vegetal Holoceno en la Submeseta Sur Ibérica: análisis polínico de sedimentos higroturbosos en el Campo de Calatrava, Ciudad Real, España. In: F. López Vera (Ed.), Quaternary climate in western Mediterranean: 189-203. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- GÉNOVA M., GÓMEZ MANZANEQUE F. & MORLA C. (Eds.) 2009. Los bosques de Gredos a través del tiempo. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León, Valladolid, 320 p.
- GIL-ROMERA G., GARCÍA ANTÓN M.A. & CALLEJA J.A. 2008. The late Holocene palaeoecological sequence of Serranía de las Villuercas (southern Meseta, western Spain). Veget. Hist. Archaeobot. 17: 653-666.
- GRIME J.P., HODGSON J.G. & HUNT R. 1988. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.
- HAGMAN M. 1971. On self- and cross-incompatibility shown by *Betula verrucosa* Ehrh and *Betula pubescens* Ehrh. Communicationes Instituti Forestalis Fennicae 73: 1-125.
- HEINKEN T. & RAUDNITSCHKA D. 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in Central European Forests by epizoochory? A case study in NE Germany. Forstw. Cbl. 121: 179-194.
- HJELMROOS M. 1991. Evidence of long-distance transport of *Betula* pollen. Grana 30: 215-228.
- HOLM S.O. 1994. Reproductive patterns of *Betula pendula* and *Betula pubescens* coll. along a regional and altitudinal gradient in northern Sweden. Ecography 17: 60-72.
- HOWLAND D.E., OLIVER R.P. & DAVY A.J. 1995. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula*. *New Phytologist* 130: 117-124.
- JATO V., RODRÍGUEZ-RAJO F.J. & AIRA M.J. 2007. Use of phenological and pollen-production data for interpreting atmospheric birch pollen curves. Ann. Agric. Environ. Med. 14: 271-280.
- JÄRVINEN P., PALMÉ A., MORALES L.O., LÄNNENPÄ M., MARKKU K., SOPANEN T. & LASCOUX M. 2004. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear ADH and chloroplast matK sequences. Amer. J. Bot. 9: 1834-1845.
- JIMÉNEZ GARCÍA-HERRERA J. (1997) El bosque mediterráneo en Cabañeros. In: Jiménez García-Herrera J (Ed.), Cabañeros. Un bosque mediterráneo: 13-24. Organismo Autónomo Parques Nacionales - Lunwerg Ed., Barcelona-Madrid.

- JOHNSON H. 1945. Interspecific hybridization within the genus *Betula*. *Hereditas* 31: 163-176.
- JOHNSON H. 1945. Triploidy in *Betula alba*. *Botaniska Notiser* 97: 84-96.
- KARLSSON A. 1996. Site preparation of abandoned fields and early establishment of naturally and direct-seeded birch in Sweden. *Studia Forestalia Suecica* 199.
- KEINÄNEN M., JULKUNEN-TIITTO R., ROUSI M. & TAHVANAINEN J. 1999. Taxonomic implications of phenolic variation in leaves of birch (*Betula* L.) species. *Biochemical Systematics and Ecology* 27: 243-254.
- KENNEDY D. & BROWN I.R. 1983. The morphology of the hybrid *Betula pendula* Roth x *Betula pubescens* Ehrh. *Watsonia* 14: 329-336
- LAGUNA M. 1883. *Flora forestal española*, vol. 1. 2ª ed., Madrid.
- LI J., SHOUP S. & CHEN Z. 2005. Phylogenetics of *Betula* (Betulaceae) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA. *Rhodora* 107: 69-86.
- LI J., SHOUP S. & CHEN Z. 2007. Phylogenetic relationships of diploid species of *Betula* (Betulaceae) inferred from DNA sequences of nuclear nitrate reductase. *Systematic Botany* 32: 357-365.
- MACE G.A. & LANDE R. 1991. Assessing extinction threats: towards a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conserv. Biol.* 5: 148-157.
- MALIOUCHENKO O., PALMÉ A.E., BUONAMICI A., VENDRAMIN G.G. & LASCOUX M. 2007. Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. *J. Biogeogr.* 34(9): 1601-1610.
- MARTÍN C., PARRA T., CLEMENTE-MUÑOZ M. & HERNÁNDEZ-BERMEJO J.E. 2008. Genetic diversity and structure of the endangered *Betula pendula* subsp. *fontqueri* populations in the south of Spain. *Silva Fennica* 42: 487-498.
- MARTÍN HERRERO J., CIRUJANO S., MORENO M., PERIS J.B. & STÜBING G. 2003. La vegetación protegida en Castilla-La Mancha. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Toledo, 375 p.
- MARRS R.H. 1984. Birch control on lowland heaths: mechanical control and the application of selective herbicides by foliar spray. *J. Appl. Ecol.* 21: 703-716.
- MARX L. & WALTERS M.B. 2008. Survival of tree seedlings on different species of decaying wood maintains tree distribution in Michigan hemlock-hardwood forests. *J. Ecol.*
- MASON P.A., WILSON J. & LAST F.T. 1984. Mycorrhizal fungi of *Betula*. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85: 141-152.
- MATLACK G.R. 1989. Secondary dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. *J. Ecol.* 77: 853-869.
- MATLACK G.R. 1992. Influence of fruit size and weight on wind dispersal in *Betula lenta*, a gap colonizing tree species. *Amer. Midland Nat.* 128: 30-39.
- MCCUNE B. & GRACE J.B. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software, Gleneden Beach, OR, USA.
- MCCUNE B. & MEFFORD M.J. 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data*, Version 4. MjM Software, Gleneden Beach, OR, USA.
- MORENO G. & PEINADO M. 1988. Nota sobre el género *Betula* L. (Betulaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 45: 359.
- MORENO G. & PEINADO M. 1990. *Betula* L. In: S. Castroviejo & al. (eds.), *Flora Iberica* 2: 37-43. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid.
- MORENO J.C. (Ed.) 2008. *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas), Madrid, 86 p.
- MÜLLER-SCHNEIDER P. 1955. *Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen*. Veröff. Geobot. Inst. Rübel (Zürich) 30.
- MUTIKAINEN P., WALLS M., OVASKA J., KEINÄNEN M., JULKUNEN R. & VAPAAVUORI T.E. 2002. Costs of herbivore resistance in clonal saplings of *Betula pendula*. *Oecologia* (Berlin) 133: 364-371.
- NATHO G. 1959. Variationsbreite und Bastardbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen. *Feddes Repert. Beih.* 61: 211-273.

- NATHO G. 1976. Zu fruchtmorphologie und gliederung der gattung *Betula* L. Gleditschia 4: 9-21.
- OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development) 2003. Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth). OECD, Environment Directorate, Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology 28, Paris.
- OLANO J.M., CABALLERO I., LASKURAIN N.A., LOIDI J. & ESCUDERO A. 2002. Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *J. Veg. Sci.* 13: 775-784.
- PALMÉ A.E., SU Q., RAUTENBERG A., MANNI F. & LASCOUX M. 2003. Postglacial recolonisation and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Molecular Ecology* 12: 201-212.
- PALMÉ A.E., SU Q., PALSSON S. & LASCOUX M. 2004. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. *Molecular Ecology* 13: 167-178.
- PEINADO M. & MORENO G. 1989. The genus *Betula* (*Betulaceae*) in the Sistema Central (Spain). *Willdenowia* 18: 343-359.
- PEINADO M., MORENO G. & VELASCO A. 1984. Sur les boulaies lusoextremadurenses (*Galio broteriani-Betuleto parvibracteatae* S.). *Willdenowia* 13: 349-360.
- PELHAM J., GARDINER A.S., SMITH R.I. & LAST F.T. 1988. Variation in *Betula pubescens* Ehrh. (*Betulaceae*) in Scotland: its nature and association with environmental factors. *Bot. J. Linn. Soc.* 96: 217-234
- PEÑALBA M.C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology* 82: 815-832.
- PERALA D.A. 1990. Regeneration silviculture of birch: a review. *Forest Ecol. Manag.* 32: 39-77.
- PERALA D.A. & ALM A.A. 1990. Reproductive ecology of birch: a review. *Forest Ecol. Manag.* 32: 1-38.
- PETERSON C.J. & FACELLI J.M. 1992. Contrasting germination and seedling growth of *Betula alghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. *Amer. J. Bot.* 79: 1209-1216.
- PONS A. & REILLE M. 1988. The Holocene-Pleistocene and Upper-Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain) – a new study. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 66: 243-263.
- PRENTICE I.C. 1981. Pollen separation by analysis of size frequency data. *New Phytol.* 89: 145-157.
- RANTA H., HOKKANEN T., LINKOSALO T., LAUKKANEN L., BONDESTAM K. & OKSANEN A. 2008. Male flowering of birch: spatial synchronization, year-to-year variation and relation of catkin numbers and airborne pollen counts. *Forest Ecol. Manag.* 255: 643-650.
- REGEL E. 1865. Bemerkungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer Arten. *Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou* 38: 388-434.
- REYES O. & CASAL M. 2003. Estrategia reproductiva del abedul frente a los incendios forestales en Galicia. *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.* 15: 171-176.
- REYES O., CASAL M. & TRABAUD L. 1997. The influence of population, fire and time of dissemination on the germination of *Betula pendula* seeds. *Pl. Ecol.* 133: 201-208.
- RIERA S. 2006. Cambios vegetales holocenos en la región mediterránea de la Península Ibérica: ensayo de síntesis. *Ecosistemas* 15(1): 17-30.
- ROTHMALER W. & VASCONCELLOS J.C. 1940. *Betula celtiberica* Rothm. & Vasc., Ein Beitrag zur Systematik der westeuropäischen Birken. *Bol. Soc. Brot., ser. 2*, 14: 139-188.
- RUIZ DE LA TORRE J. & CEBALLOS L. 1971. Árboles y arbustos de la España peninsular. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- SÁNCHEZ DEL ÁLAMO C., BOUSO V., SARDINERO S., HERNÁNDEZ PALACIOS G. & FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ F. 2010. Caracterización de los abedulares relictos de los Montes de Toledo. In: *Naturaleza en Toledo*: 217-226 (en prensa). Diputación de Toledo.
- SARDINERO S. 2004. Flora y vegetación del macizo occidental de la Sierra de Gredos (Sistema Central, España). *Guineana* 10: 1-474.
- SARVAS R. 1948. A research on the regeneration of birch in South Finland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 35: 1-91.

- SARVAS R. 1952. On the flowering of birch and the quality of the seed crop. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 40: 1-38.
- SCHAUMANN F. & HEINKEN T. 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. *Flora* 197: 370-378.
- STATSOFT, Inc. 2003. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- UICN 2001. *Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN, Gland, Suiza.
- TER BRAAK C.J.F. & SMILAUER P. 1998. CANOCO release 4 reference manual and user's guide to Canoco for Windows - Software for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- THÓRSSON Æ.T., SALMELA E. & ANAMTHAWAT-JÓNSSON K. 2001. Morphological, cytogenetic, and molecular evidence for introgressive hybridization in birch. *Journal of Heredity* 92: 404-408.
- VALKAMA E., SALMINEN J.-P., KORICHEVA J. & PIHLAJA K. 2003. Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in Finnish birch species. *Ann. Bot.* 91: 643-655.
- VELASCO A., MARCOS N. & PAJARÓN S. 1986. Contribución al estudio del paisaje vegetal de los Montes de Toledo: los valles del Estena, Chorro y Frío en sus cabeceras. *Trab. Dep. Bot. Univ. Complutense* 13: 77-82.
- VERDE A., FAJARDO J., RIVERA D. & OBÓN C. 2000. Etnobotánica en el entorno del Parque Nacional de Cabañeros. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- VON DER LIPPE M. & KOWARIK I. 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conserv. Biol.* 21: 986-996.
- WAGENITZ G. 1981. *Betula L.* In: Hegi, G. (Ed.), *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, Ed. 3, 3(1): 141-163.
- WALLIN J.E., SEGERSTRÖM V., ROSENHALL L., BERGMANN E. & HJELMROOS M. 1991. Allergic symptoms caused by long distance transported birch pollen. *Grana* 30: 265-268.