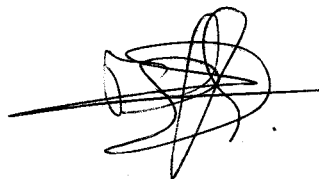


UNIVERSIDAD DE SEVILLA. FACULTAD DE BIOLOGÍA. DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA

**ECOLOGÍA, BIOGEOGRAFÍA Y DIVERSIDAD DE LOS
BREZALES DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR
(SUR DE ESPAÑA, NORTE DE MARRUECOS)**

Trabajo presentado por el licenciado Fernando
Ojeda Copete, para optar al título de Doctor en
Biología por la Universidad de Sevilla



Sevilla, Enero de 1995

A handwritten signature in black ink, featuring a large, stylized initial 'J' and a horizontal line at the bottom.

Directores: Dr Juan Arroyo Marín

A handwritten signature in black ink, with a large, stylized initial 'T' and a horizontal line at the bottom.

Dr Teodoro Marañón Arana



Erica australis L.

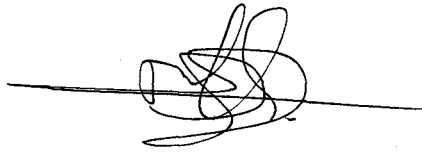
D/D^a .. FERNANDO OJEDA COPETE

con D.N.I. n^o 28.705.797, autor/a de la Tesis Doctoral titulada ECOLOGÍA, BIOGEOGRAFÍA Y DIVERSIDAD

DE LOS BREZALES DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR..... autoriza la consulta de la citada Tesis según

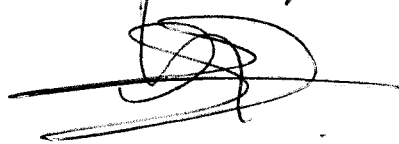
la/s modalidad/es abajo indicadas:

- SI Consulta en Sala
- ~~SI~~ reproducción parcial ~~NO~~
- SI reproducción total ~~NO~~
- SI préstamo a otras bibliotecas



Sevilla. 27 de Febrero de 1995

→ Fernando Ojeda



27/04/00

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
SECRETARÍA GENERAL

Queda registrada esta Tesis Doctoral
al folio 169 número 50 del libro
correspondiente.

Sevilla, 12 ENE. 1995
El Jefe del Negociado de Tesis.

Alvaro Raffelli

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Depositado en *Biología Vegetal y Ecología*
de la *Facultad de Biología*
de esta Universidad desde el día 13 / I / 95
hasta el día 30 / 2 / 95

Sevilla 13 de Enero de 19 95
EL DIRECTOR DE

J. Valde

*A mi padre. A mi madre.
A M. Ángeles*

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta Tesis ha sido financiada por la National Geographic Society (grant 4474-91), por la DGICYT (proyecto PB91-0894) y por ayudas de la Consejería de Educación de la Junta de Andalucía a los grupos de investigación (grupo 4087). El Gobierno de Marruecos, a través de su consulado en Málaga, y la Dirección del Parque Natural de "Los Alcornocales" posibilitaron y facilitaron los trabajos de campo.

Juan y Teo, mis directores, creyeron y confiaron en mí desde el principio. Sus conocimientos, su ayuda y su apoyo continuos han sido decisivos en mi carrera. Hemos llegado a formar un equipo que a buen seguro tendrá continuidad.

Benito Valdés, Director del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla accedió amablemente a que me integrara en esta "santa casa". Sus conocimientos de la flora andaluza y nordmarroquí me sacaron de no pocos apuros con algunos "ejemplares" recolectados, prácticamente indeterminables. Salvador Talavera contribuyó no menos en este aspecto.

La ayuda de Carlos Romero alcanzó cotas muy elevadas. Si me animé a estudiar el estrato herbáceo y las criptógamas de algunas comunidades fue porque pude contar con él. ¡Qué cuesta arriba se hubiera vuelto este apartado de la Tesis sin su ayuda y sin la colaboración de "las niñas" (Charo, Mónica, Emma y Blanca)!

Sergio y Marta me ayudaron en el estudio de distribución de la biomasa de los brezos. Aún me siento un poco culpable cuando recuerdo aquella "tarea de chinos".

En el seguimiento del brezal quemado conté con la impagable ayuda de Moli y Marta, de Sergio y Pepa, de Quini y de Mustafa.

En Moli busqué un ayudante de campo para las expediciones de trabajo a Marruecos y, no sólo encontré al mejor, sino que descubrí un amigo. Las vivencias pueden unir a las personas más que los años. Hubo más personas que se ofrecieron a acompañarme y me ayudaron en la realización de muestreos en el norte de Africa. Diego (de Ecología), César y Cachi. La verdad es que nunca me faltó la ayuda.

Puede sonar un poco extravagante reconocerle su trabajo a "Halufu", mi Land-Rover, pero no me perdonaría (ni Moli tampoco) si no lo hiciera. Mi abuelo me lo regaló. Cumplió sus 30 años con nosotros, llevándonos hasta seis veces a Marruecos.

Ardnt Hampe y Francisco J. Fernández me proporcionaron listas elaboradas de especies vegetales a ambos lados del Estrecho.

Javier Herrera y José Antonio Mayor Gallego me ofrecieron desinteresadamente su ayuda en el temido (al menos por mí) mundo de la estadística. No hubiera podido avanzar mucho sin su apoyo constante.

Maribel Serrano cosió las "miles" de bolsas de tela que utilicé en algunos experimentos de polinización en los brezos.

No quiero olvidar tampoco a Diego Medán, de Buenos Aires, ni a John Pannell, "ciudadano del Mundo", cuyos comentarios fueron siempre muy didácticos y provechosos. Byron Lamont, de la Universidad de Curtin (Perth, Australia) me envió una buena colección de sus publicaciones y me brindó su ánimo y su apoyo desde las antípodas.

Con beca o sin beca, una tesis es un trabajo duro, aunque muchas veces gratificante. Pero si tienes la posibilidad de compartir los momentos duros, son muy llevaderos ¿verdad, Rocío?. En el departamento siempre he contado con el aliento y el compañerismo de todos, especialmente de Franja, a quien nunca tuve que pedirle las cosas dos veces, y de Pepa. Con ella di mis primeros pasos en el mundo de la investigación, los más importantes.

La temida burocracia es menos temida (que no menos burocracia) teniendo cerca a Mercedes y a Gloria.

Mis padres han sido mis mecenas durante todos estos años. Su apoyo y su comprensión en todo momento ha sido lo más valioso que he tenido. A ellos va dedicado este trabajo.

Y M. Angeles, que puedo decir de ella. Su nombre habría sido el más repetido si la hubiera nombrado en todos los apartados de la tesis en los que ella me ha ayudado, desde los trabajos de campo en Algeciras y Marruecos hasta la edición final de esta Memoria. Ella ha soportado mi mal humor y ha sufrido todos los momentos duros tanto o más que yo (es como dormir con alguien que ronca). A ella va dedicada este trabajo.

Así pues, han sido muchas, muchísimas, las personas con las que he podido contar. Esta tesis es un poco de todos ellos. Si la tuviera que repartir cabría a poco más de una palabra para cada uno, así es que le doy, con todo mi corazón, la misma palabra a todos: gracias.

ÍNDICE

<i>Resumen</i>	13
<i>Summary</i>	15
1. Introducción	19
2. Área de estudio	
2.1. Localización del área de estudio	25
2.2. Geología: formación del Estrecho de Gibraltar y naturaleza geológica de los materiales	27
2.3. Edafología	29
2.4. Climatología	31
2.5. Vegetación	35
2.6. Población y usos del territorio	37
2.7. Fitogeografía de la región del Estrecho	39
3. Biogeografía de la subfamilia Ericoideae (familia Ericaceae) en Europa y la Cuenca Mediterránea	
3.1. Introducción	43
3.2. Métodos	45
3.2.1. Obtención de datos	45
3.2.2. Análisis numéricos	48
3.3. Resultados	49
3.4. Discusión	58
3.4.1. Patrones ecogeográficos	58
3.4.2. Patrones biológicos	60
4. Ecología cuantitativa de las comunidades	
4.1. Introducción	65
4.2. Métodos	66

4.2.1. Obtención de los datos	66
4.2.2. Análisis numéricos	69
4.3. Resultados	69
4.3.1. Clasificación de las comunidades	69
4.3.2. Ordenación de las comunidades y relación con las variables ambientales	73
4.4. Discusión	76
5. Biodiversidad de las comunidades: riqueza de especies, endemismo y singularidad taxonómica	
5.1. Introducción	83
5.2. Métodos	84
5.3. Resultados	86
5.3.1. Riqueza de especies	86
5.3.2. Espectros de distribución. Endemismo	89
5.3.3. Singularidad taxonómica	91
5.4. Discusión	94
5.4.1. Diversidad, endemismo y singularidad taxonómica en la región del Estrecho de Gibraltar	94
5.4.2. Comparaciones a través del Estrecho de Gibraltar	95
5.4.3. El brezal en clima mediterráneo	99
6. Diversidad a escala 0,1 Ha en comunidades típicas de la región del Estrecho de Gibraltar: comparación con otras áreas mediterráneas	
6.1. Introducción	103
6.2. Métodos	104
6.3. Resultados	106
6.3.1. Riqueza de especies a escala 0,1 Ha	106
6.3.2. Diversidad del estrato herbáceo en las comunidades	107
6.3.3. Diversidad de criptógamas en las comunidades	108
6.3.4. Diversidad corológica, endemismo, y singularidad taxonómica	109
6.4. Discusión	111
6.4.1. Comparaciones entre las comunidades	111
6.4.2. La diversidad de los brezales del Estrecho de Gibraltar en el contexto de la vegetación mediterránea	113
7. Estudio de la regeneración de un brezal sobre areniscas después de un incendio	

7.1. Introducción	121
7.2. Área de estudio y métodos	122
7.3. Resultados	125
7.3.1. Regeneración de las especies leñosas	125
7.3.2. Regeneración del estrato herbáceo	133
7.4. Discusión	136
8. Ecología de los brezos	
8.1. Introducción	143
8.2. Métodos	145
8.2.1. Determinación de nichos	145
8.2.2. Estudios sobre las poblaciones contrastadas	146
8.3. Resultados	149
8.3.1. Repartición ecológica de los brezos	149
8.3.2. Distribución de la biomasa	151
8.3.3. Crecimiento de los brezos	155
8.3.4. Fructificación	157
8.4. Discusión	158
8.4.1. Requerimientos ecológicos de los brezos. Capacidad competitiva. Coexistencia	158
8.4.2. Ecología reproductiva: importancia en la competencia de los brezos	161
9. Discusión general	
9.1. Procesos ecológicos e históricos	167
9.2. El brezal mediterráneo	169
9.3. Biodiversidad y conservación	171
10. Conclusiones	177
11. Referencias	183
12. Apéndices	201

RESUMEN

Los brezales sobre suelos ácidos son las comunidades leñosas dominantes en la Europa atlántica. También pueden encontrarse, aunque de forma más aislada, en la Cuenca Mediterránea. Se ha realizado un estudio biogeográfico de la subfamilia Ericoideae, para determinar las afinidades ecogeográficas de las especies de esta subfamilia (i.e. brezos) a escala europea y de la Cuenca Mediterránea.

La región del Estrecho de Gibraltar constituye uno de los ejemplos más notables de brezales en el oeste de la Cuenca. Se ha estudiado la ecología de estas comunidades leñosas mediante la selección de 63 puntos de muestreo en ambos lados del Estrecho de Gibraltar. Se han reconocido diferentes tipos de brezales según su estructura y composición florística y se han relacionado con una serie de variables ambientales mediante la aplicación de técnicas multivariantes. Se ha detectado una tendencia principal de variación de estas comunidades relacionada con las características de acidez y fertilidad de los sustratos. Esta tendencia se ha observado de forma paralela en ambos lados del Estrecho.

Se han determinado los patrones de variación de la diversidad ecológica, corológica y taxonómica (como componentes de la biodiversidad) de estas comunidades a lo largo del gradiente de acidez y fertilidad. Las diferencias a este respecto entre ambos lados del Estrecho se han relacionado con el modelo de disposición espacial más fragmentado y aislado de los suelos ácidos en la península tingitana y con unos niveles superiores de perturbación de la vegetación marroquí.

Los procesos ecológicos e históricos de la región del Estrecho de Gibraltar se reflejan en los patrones de diversidad, estructura y composición florística de sus comunidades leñosas. Se han comparado estos patrones con los de otras comunidades mediterráneas del Globo y con los de los brezales templados de Europa con el fin de situar los brezales del Estrecho de Gibraltar en el contexto de la vegetación mediterránea. Además, en algunas comunidades el estudio de la diversidad se ha ampliado a todas las especies vegetales macroscópicas (vasculares y no vasculares) a la escala 0,1 Ha con el fin de detectar patrones en los distintos estratos.

La regeneración de la vegetación después del fuego es una característica común al conjunto de comunidades mediterráneas así como al conjunto de los brezales del mundo. En la zona de estudio, el fuego ha sido una de las variables

ambientales más determinantes de la estructura y composición de las comunidades. Se ha realizado un estudio descriptivo de la regeneración de un brezal después de un incendio, determinando la importancia de las diferentes estrategias de regeneración de las especies leñosas en el restablecimiento de la comunidad y la relevancia de las especies herbáceas anuales y perennes en la ecología de la regeneración.

Finalmente se ha llevado a cabo un estudio de las poblaciones de los brezos más frecuentes en situaciones contrastadas dentro del gradiente de acidez y fertilidad. Se ha observado una segregación ecológica de las diferentes especies de brezo en las comunidades. Este patrón se repite a ambos lados del Estrecho, con algunas diferencias y se ha explicado mediante la existencia de fenómenos de competencia y estrategias de coexistencia. El modelo espacial de "islas" ácidas y los mayores niveles de perturbación en la vegetación marroquí se sugieren como las dos causas fundamentales de las diferencias norte-sur en la segregación ecológica de los brezos.

SUMMARY

Heathlands on acidic soils are the predominant woody plant communities in the atlantic European region. They can also be found, although more isolatedly, in the Mediterranean Basin. A biogeographical study of the subfamily Ericoideae has been made for determining ecogeographical affinities of the species of this subfamily (i.e. heaths) on the European and Mediterranean Basin scale.

The Gibraltar Strait region is one of the most striking examples of heathlands in the Western Mediterranean Basin. The ecology of these woody plant communities has been studied choosing a total of 63 plots on both sides of the Gibraltar Strait. Different kinds of heathlands have been recognized according to their structure and their floristic composition, and have been related with a number of environmental variables using multivariate procedures. A main variation trend in these communities related with soil acidity and fertility has been detected. This trend has been observed on both sides of the Gibraltar Strait.

Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity (considered as biodiversity components) along the acidity and fertility environmental gradient have been determined. Differences on both sides of the Gibraltar Strait have been related with the more fragmented and isolated acid soils model in the tingitane peninsula, and higher disturbance levels in the Moroccan vegetation.

Ecological and historical processes in the Gibraltar Strait region are reflected in diversity, structure, and floristic composition patterns of their woody plant communities. These patterns have been compared to those from other Mediterranean woody plant communities and European temperate heathlands to put the Gibraltar Strait heathlands in a Mediterranean vegetation context. Moreover, in several communities, the study of diversity has been extended to all plant species (including vascular and non-vascular ones) on the 0.1 Ha scale for detecting diversity patterns in the different community strata.

Restablishment after fire is a common trait of all the Mediterranean woody plant communities and world-wide heathlands. In the study area, fire has been one of the most-determining environmental variables in explaining the structure and composition of communities. A descriptive study of the after-fire regeneration of a heath community sample has been carried out, quantifying the meaning of different

woody plant regeneration strategies in the community reestablishment, and the relevance of annual and perennial herbs in the regeneration ecology.

Finally, an ecological repartition of heath species in different community types has been observed. Pairs of populations of more frequent heath species in contrasted situations of the acidity and fertility environmental gradient were chosen to carry out a study of their ecology. The pattern of heath species ecological distribution is similar on both sides of the Gibraltar Strait, although with some differences, and has been explained by the existence of interspecific competition and coexistence strategies. The edaphic 'islands' spatial model and the higher disturbance levels in the Moroccan vegetation have been suggested as the main causes of the north-south differences in the ecological distribution of heath species along the environmental gradient.

1. INTRODUCCIÓN

El brezal. Los brezales son formaciones vegetales dominadas por arbustos de hoja pequeña, perenne, esclerófila y linear (hoja "*ericoide*"). Constituyen uno de los tipos de vegetación más extendidos por toda la Tierra (Specht 1979a). Pueden encontrarse desde los trópicos a las regiones polares, desde las zonas bajas a enclaves subalpinos.

Las familias Ericaceae, Epacridaceae y Empetraceae son las más representativas de estas formaciones vegetales. La primera es característica de los brezales europeos, macaronésicos y africanos. Los representantes de la familia Epacridaceae se restringen casi en su totalidad a los brezales de Australia, Nueva Zelanda y, en menor medida, Sudamérica. La familia Empetraceae, en cambio, tiene una distribución templada. La estrecha relación filogenética entre estas familias hace suponer un origen ancestral común (Kron & Chase 1993). Los brezales del mundo parecen provenir de un tipo común de vegetación ericoide ancestral compuesta por una flora poco diferenciada que se extendía a principios del Terciario por gran parte del Globo (Specht 1979b; Linder *et al.* 1992). Parte de esa vegetación ancestral ha sobrevivido a los movimientos de los continentes y a los cambios ambientales, sufriendo procesos de diferenciación y diversificación florística, pero manteniendo una fisionomía y una estructura comunes que los hace reconocibles en diferentes partes de la Tierra bajo el nombre común de "*brezales*" (Specht 1979c).

Los brezales se encuentran hoy día bajo climas aparentemente muy diferentes, si bien parecen asociarse a regímenes térmicos amortiguados y a una moderada humedad ambiental (Gimingham 1972; Specht 1979b). Pero, sobre todo, es la fertilidad de los sustratos el factor determinante de la presencia de este tipo de vegetación, encontrándose bajo los suelos más infértiles y de carácter ácido (Groves 1981; Woolhouse 1981).

Los brezales constituyen uno de los principales tipos de vegetación del oeste de Europa (Gimingham *et al.* 1979; Rivas-Martínez 1979), donde se desarrollan sobre suelos ácidos y pobres en nutrientes. En numerosas revisiones (*e.g.* Gimingham *et al.* 1979), estos brezales europeos se han considerado característicos del noroeste de Europa, excluyéndose la Cuenca Mediterránea de su área de distribución, dominada por un tipo de vegetación diferente ("*maquis*" *sensu* Quezel 1981), predominantemente calcícola. Sin embargo, Rivas-Martínez (1979) considera que el

área geográfica de los brezales europeos (Clase *Calluno-Ulicetea*) se extiende por el oeste de la Península Ibérica hasta el extremo norte de África, dentro de la Región Mediterránea, aunque bajo la influencia atlántica e invariablemente sobre suelos de naturaleza ácida.

Los brezales son las comunidades más características de la región del Estrecho de Gibraltar (Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1994, 1995a, b), favorecidos por la presencia de suelos ácidos y pobres en nutrientes derivados de areniscas oligomiocénicas (CSIC-IARA 1989) y la influencia oceánica del Estrecho. Estos brezales, si bien han sido incluidos dentro del conjunto de brezales europeos por su composición florística (*cf.* Rivas-Martínez 1979) pueden diferenciarse claramente de ellos por su riqueza en especies leñosas, también superior a la de las comunidades calcícolas circundantes, y su elevada proporción de taxones endémicos (Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1995a).

Diversidad. La diversidad biológica o biodiversidad representa una idea compleja que incluye tanto la diversidad florística (número de especies) como aspectos ecológicos e históricos de las especies (*e.g.* Pressey *et al.* 1993). Generalmente se estudia a nivel de floras (y faunas) regionales. Sin embargo, el estudio de la biodiversidad a nivel de comunidades es incipiente (véase no obstante Ojeda *et al.* 1995a) y proporciona una valiosa información tanto desde un punto de vista teórico como práctico. La diversidad de una comunidad es consecuencia de los procesos ecológicos a escala local (*e.g.* competencia, predación) y los procesos históricos o evolutivos (*e.g.* aislamiento, diversificación) a escala regional (Ricklefs 1987). Así pues, el análisis de la biodiversidad a este nivel permite plantear hipótesis sobre el conjunto de procesos ecológicos e históricos que han operado y operan en una región (*e.g.* Ojeda *et al.* 1995b), sobre todo cuando la aproximación es comparativa, incluyendo diversos tipos de comunidades. Desde el punto de vista práctico, el estudio de la biodiversidad a nivel de especies, comunidades o regiones representa el punto de partida para el diseño de estrategias de conservación que preserven este valioso recurso (véase Díaz-Pineda *et al.* 1991).

Objetivos. Esta Memoria recoge el estudio de la ecología, biogeografía y diversidad de las comunidades leñosas sobre suelos ácidos a ambos lados del Estrecho de Gibraltar. El interés científico de dicho estudio está determinado no sólo por el elevado valor ecológico y biogeográfico de su flora y vegetación (Ojeda *et al.* 1994) sino por las peculiares condiciones físicas y el carácter de frontera cultural de esta región. La disposición espacial más fragmentada y aislada de los suelos ácidos

en el lado marroquí (*cf.* Didon *et al.* 1973) y el modo e intensidad diferenciales de ocupación del suelo y utilización de los recursos por parte del hombre (Deil 1990) actúan sobre una flora y una vegetación muy similares a ambos lados del Estrecho como consecuencia de las semejanzas ecológicas y fitogeográficas (Deil 1990; Valdés 1991; Ojeda *et al.* 1995b). Así pues, como caso de estudio, el Estrecho de Gibraltar ofrece una situación excelente para analizar las consecuencias del aislamiento ecológico (*i.e.* edáfico) y los efectos de la acción del hombre sobre la estructura de las comunidades.

Los objetivos parciales afrontados para la elaboración de esta Memoria han sido los siguientes:

1.- Realización de un estudio ecológico y biogeográfico de la subfamilia Ericoideae (familia Ericaceae) en el conjunto de Europa y la Cuenca Mediterránea. Esta subfamilia incluye la gran mayoría de especies de brezos de esta área geográfica. Dicho estudio permitirá conocer los principales patrones de distribución geográfica, diversidad de especies y afinidad ecológica de los brezos a una escala biogeográfica amplia. Tradicionalmente, el brezal europeo se ha considerado un tipo de vegetación templado-oceánica (Gimingham *et al.* 1979). Este estudio permitirá mostrar si la diversidad de especies de esta subfamilia es superior donde este tipo de vegetación es más frecuente y ayudará a definir la identidad de los brezos mediterráneos.

2.- Realización de un estudio analítico de la ecología de las comunidades arbustivas sobre suelos ácidos del Estrecho, definiendo los principales grupos de comunidades y relacionándolos cuantitativamente con tres importantes grupos de factores ambientales: *a)* las características de acidez y fertilidad de los sustratos, *b)* el nivel de perturbación y *c)* el grado de cobertura arbórea.

3.- Análisis de los niveles de biodiversidad de las comunidades, descomponiéndola en varios componentes, riqueza de especies, endemismo y singularidad taxonómica (*sensu* Ojeda *et al.* 1995a), y determinar sus patrones de variación en relación con las características ambientales (fundamentalmente edáficas y de perturbación).

4.- Cuantificación de la diversidad vegetal (incluyendo especies leñosas, herbáceas y criptógamas macroscópicas) a escala 0,1 Ha. en cuatro ejemplos de comunidades representativas del área de estudio.

5.- Realización de un estudio sistemático de la regeneración de un brezal sobre areniscas tras un incendio fortuito con el fin de definir su grado de resistencia a este tipo de perturbación (determinando las estrategias de regeneración de las especies leñosas) y conocer la dinámica de los primeros estadios de la sucesión.

6.- Descripción de los patrones de segregación ecológica (*i.e.* separación de nichos) de los brezos en el área de estudio en función de las características de acidez y fertilidad de los sustratos, y relación de las posibles diferencias a ambos lados del Estrecho con el diferente modelo de disposición espacial de los suelos ácidos y los distintos niveles de perturbación. A través del patrón de distribución de la biomasa en las especies de brezo más representativas se estima la capacidad competitiva de estas especies en diferentes situaciones de acidez y fertilidad de los sustratos y relación de el grado de coexistencia entre especies con diferencias en sus estrategias de regeneración.

El objetivo final de este estudio es, por un lado, definir los patrones estructurales y funcionales que caracterizan a los brezales del Estrecho de Gibraltar, determinando los procesos ecológicos y evolutivos que actúan y han actuado sobre ellos. Ello permitirá una comparación posterior con los patrones descritos para otras comunidades mediterráneas del mismo carácter en el mundo, así como brezales oceánicos europeos con el fin de detectar posibles convergencias o analogías. De este modo se situarán los brezales sobre suelos ácidos del Estrecho de Gibraltar en el contexto de la vegetación mediterránea y de los brezales del mundo.

Por otro lado, se valora el nivel de conservación que merecen los tipos de comunidades estudiados desde una perspectiva múltiple. Para ello se analiza la biodiversidad de las comunidades leñosas del Estrecho de Gibraltar en función de varios de sus componentes que tienen en cuenta tanto procesos ecológicos como históricos, por lo que la cuantificación de la biodiversidad de las comunidades de brezal permitirá determinar de un modo más amplio su estatus y valor de conservación, más que simplemente teniendo en cuenta sólo la cantidad de especies o el interés de sólo algunas de ellas.

2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. LOCALIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El Estrecho de Gibraltar se localiza a 35°50' - 36°0' de latitud norte y 5°20' - 6°0' de longitud oeste. Lo forma el enfrentamiento de dos pequeñas penínsulas, la gaditana (España) y la tingitana (Marruecos), y comunica el Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo. Estas dos penínsulas constituyen la **región del Estrecho de Gibraltar**.

El área de estudio incluye la mayor parte de las formaciones derivadas de areniscas oligomiocénicas presentes en la región del Estrecho (Fig. 2. 1). Los límites de la parte española se corresponden en gran medida con los del Parque Natural "Los Alcornocales", limitando al noreste con las sierras calizas que constituyen la dorsal Bética. Corológicamente, se ha incluido dentro del subsector Aljibico del sector Gaditano, en la provincia Gaditano-Onubo-Algarviense (Rivas-Martínez 1988). Es una zona montañosa cuyo punto más alto es el pico del Aljibe (1092 msnm).

La zona africana comprende el área al norte del Oued Loukos y al oeste de la Dorsal calcárea. Es también una zona montañosa, cuyas cumbres más elevadas, Jbel Soukna y Jbel Bou Hachem superan los 1650 msnm. Las areniscas presentan un modelo espacial más fragmentado (*cf.* Didon *et al.* 1973; Fig. 2.1) y existe, en general, un mayor nivel de perturbación en la vegetación debido a una mayor intensidad de la ocupación y utilización del suelo por el hombre (Deil 1990, 1993). Se corresponde corológicamente con el sector Tingitano y parte del sector del Bajo Loukos (Deil 1993), aunque uno de los puntos de muestreo (58) se encuentra fuera de estos límites (véase Fig. 2.1), en la región de Bab Berred. Ésta es una pequeña zona aislada de vegetación similar que, debido a su tamaño, no se ha recogido en sectorizaciones tradicionales.

También se ha realizado un muestreo puntual de la vegetación en un área alejada de la región del Estrecho, en Bab Azhar (Jbel Tazzeke), en el suroeste de la región de Taza (Fig. 2.1), una zona de alcornocales sobre esquistos que tienen en su composición florística algunas especies comunes con la región del Estrecho (*e.g.* *Stauracanthus boivini*) (Sauvage 1961).

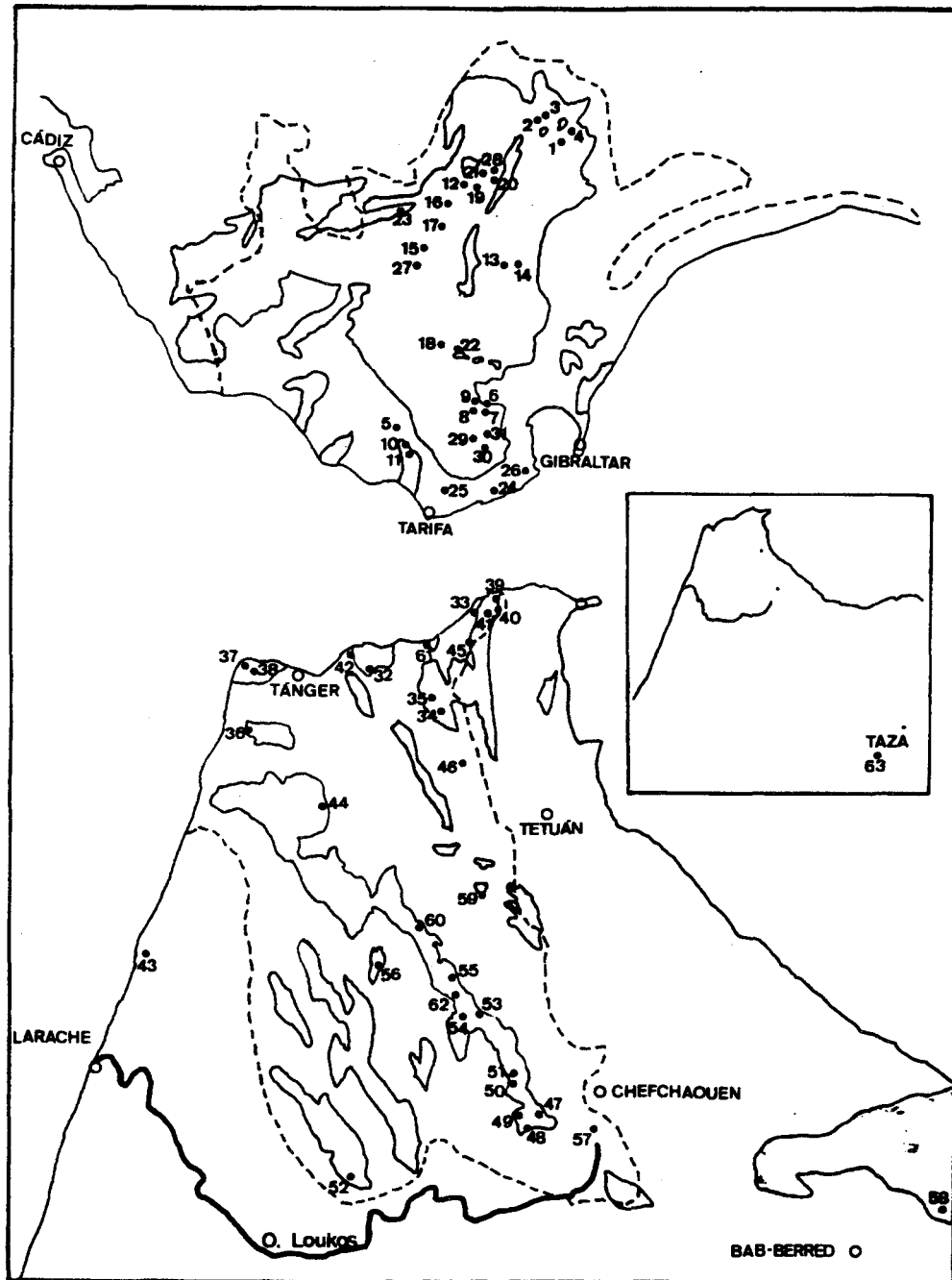


Fig. 2.1. Mapa del área de estudio mostrando los 63 puntos de muestreo. Con línea continua se representan las áreas geomorfológicas *numidica* y *tissirene*, que incluyen areniscas oligomiocénicas (a partir de *Didon et al* 1973). Las líneas discontinuas representan el subsector biogeográfico español Aljibico (Rivas Martínez 1988) y el subsector marroquí Tingitano (Deil 1993).

2.2. GEOLOGÍA: FORMACIÓN DEL ESTRECHO DE GIBRALTAR Y NATURALEZA GEOLÓGICA DE LOS MATERIALES

La región del Estrecho se ubica en la zona de intersección de tres placas tectónicas: las microplacas ibérica y de Alborán y la placa africana (SECEGSA 1983).

La historia de la génesis del Estrecho comenzó en el Jurásico (hace unos 200 millones de años) y la constituyen episodios de disrupciones y de acercamientos de estas placas, incluso colisiones, originándose geosinclinales que actuaron como cuencas de sedimentación (Hsü *et al.* 1977; Durand-Delga & Fontbote 1980; SECEGSA 1983). A partir de entonces, estas cuencas han ido recibiendo aportes sedimentarios de los materiales denominados "*flyschoides*" (*sensu* Pendon 1978 en Ibarra 1993) transportados por corrientes marinas de turbidez.

Desde mediados del Cretácico hasta comienzos del Mioceno inferior los movimientos de las placas supusieron una aproximación relativa de Europa y Africa. Este hecho provocó la emersión del sedimento ya tectonizado y una "*torsión en plano*" del mismo, esbozándose el llamado Arco de Gibraltar (Durand-Delga & Fontbote 1980; SECEGSA 1983; Almazán 1991). Durante el Mioceno inferior, todo este sistema sufrió una colisión de la placa de Alborán por el lado derecho, provocando el arrastre de sedimentos antiguos de las zonas profundas hasta unirlos con los materiales flyschoides del Arco de Gibraltar (Didon *et al.* 1973; Durand-Delga & Fontboté 1980). En esa época geológica, el mar Mediterráneo quedaba unido al océano Atlántico por dos estrechos, el Bético y el Rifeño (Hsü *et al.* 1977; Durand-Delga & Fontbote 1980).

El acercamiento de la placa africana a la euroasiática a mediados del Mioceno (durante la orogenia Alpina) provocó el cierre del Mediterráneo por el Este al Paratethys, pequeño océano que hasta entonces servía de comunicación hacia el Océano Indico (Hsü *et al.* 1977). Posteriormente, en el Messiniense (Mioceno tardío), el acercamiento de las dos grandes placas culminó con el cierre por el oeste de los estrechos Bético y Rifeño. El Mediterráneo se convirtió en un mar cerrado. Sobrevino la llamada *Crisis de salinidad* (Hsü 1972): coincidiendo con un aumento de la aridez, el Mediterráneo se secó por evaporación en un periodo de alrededor de 1000 años.

En el Plioceno, hace unos cinco millones de años, se restableció la comunicación entre el Mediterráneo y el Atlántico, apareciendo el Estrecho de Gibraltar. Este hecho es conocido como *Revolución Pliocénica* (Hsü 1972). La apertura del Estrecho pudo realizarse bien por la génesis de una fosa tectónica o como consecuencia de un simple proceso erosivo (Almazán 1991). En cualquier caso, el resultado fue la precipitación de las aguas desde el Atlántico hacia el Mediterráneo, como una gran cascada, produciendo una erosión brutal y caótica similar a la originada por la rotura de una gigantesca presa (Hsü 1972).

A partir del Plioceno, la actividad tectónica no ha provocado grandes cambios, tomando mayor relevancia en el modelado del relieve la acción de los agentes morfogenéticos (Ibarra 1993). También hay que destacar los mantos arenosos pliocénicos que rellenan los valles y los extensos depósitos pleistocénicos de los ríos que desembocan en el Atlántico (Dupuy 1929; Gavala 1929; Ibarra 1993).

El resultado de la historia geológica del Estrecho de Gibraltar es un relieve estructural con importantes contrastes topográficos y litológicos que se repiten en ambas orillas. Numerosos estudios realizados en el área han destacado la homología geológica existente entre las dos penínsulas que conforman el Estrecho (*e.g.* Gavala 1929; Dupuy 1929; Didon *et al.* 1973; Durand-Delga & Fontboté 1980; SECEGSA 1983)

Las zonas internas del Arco están formadas por materiales paleozoicos de los estratos profundos (rocas ultramáficas) que han sufrido procesos de metamorfización y que fueron acumulados por el arrastre de la placa de Alborán.

Las zonas externas sin embargo, están constituídas casi exclusivamente por sedimentos mesozoicos y terciarios. La franja interior, que contacta con los materiales paleozoicos de las zonas internas, la constituyen sedimentos jurásicos carbonatados, que han originado los paisajes kársticos de las sierras subbéticas en la península gaditana y de las montañas calizas del Rif (Didon *et al.* 1973; Durand-Delga & Fontboté 1980). Estos sedimentos afloran de forma aislada en franjas más externas del Arco, dentro del área de estudio, conformando pequeñas sierras y cerros abruptos diseminados por zonas de llanura y campiña (Dupuy 1929).

Los *flyschs* alóctonos gaditanos y tingitanos los componen, en primer lugar, sustratos margosos del Eoceno. Estas margas eocénicas conforman las campiñas onduladas de Cádiz, encontrándose también en la península tingitana (Dupuy 1929). En estas zonas aparecen intrusiones del magma muy localizadas que forman los afloramientos ofíticos y que, en algunos casos, arrastraron hasta la superficie importantes masas de margas yesosas del Triásico (Dupuy 1929).

En segundo lugar, las margas y areniscas del Oligoceno y del Mioceno dieron origen a las *Areniscas del Aljibe* (*sensu* Gavala 1916 en Gavala 1929), de naturaleza silíceas, denominadas así por constituir las sierras gaditanas del mismo nombre pero que vuelven a aparecer con las mismas características en la península tingitana aunque de forma más aislada y fragmentada (véase Fig. 2.1).

Por último, se encuentran los llamados terrenos post-orogénicos, formados por los mantos arenosos pliocénicos y los aportes fluviales cuaternarios (Didon *et al.* 1973).

2.3. EDAFOLOGÍA

La diversidad geológica y topográfica del Estrecho de Gibraltar le confiere a este área una notable variedad de tipos de suelos (CEBAC-CSIC 1963; INIA 1970; AMA 1984; CSIC-IARA 1989; Ibarra 1993).

A partir de las areniscas del Aljibe se desarrollan distintos tipos de suelos que varían en el número de horizontes y potencia de los mismos. Sin embargo todos tienen una serie de características comunes: textura arenosa, pH ácido a muy ácido, abundancia en materia orgánica poco alterada, ausencia casi absoluta de carbonatos, baja capacidad de cambio (suelos pobres) y niveles elevados de aluminio en el complejo absorbente (INIA 1970; Ibarra 1993; este estudio).

En las cumbres y crestas de las sierras de esta unidad geológica aflora la roca, formándose sólo algunos litosoles o *leptosoles líticos* (Ibarra 1993) con un perfil AR por alteración de la roca madre.

En las laderas altas y cumbres también se desarrollan unos suelos tenues muy pedregosos con un perfil AC definido. Son *regosoles eútricos* (Ibarra 1993), con un horizonte A de unos 10 cm de espesor, color pardo grisáceo a oscuro y textura francoarenosa. Tienen un pH muy bajo y son ricos en aluminio cambiante, pobres en nutrientes aunque con un elevado contenido en materia orgánica poco alterada (tipo *Mor*) característica de los suelos ácidos bajo brezales (Duchafour 1960; Gimingham *et al.* 1979).

En los piedemontes de estas sierras, en áreas de topografía más suave, el suelo puede alcanzar mayores niveles de desarrollo, con horizontes B_t argílicos ricos en arcillas y sesquióxidos, dando lugar a *luvisoles háplicos* (Ibarra 1993), con un perfil característico AB_tC. Sobre estos suelos se encuentran los extensos bosques de alcornoques y, en las umbrías, los quejigares, confiriéndole al suelo características de

suelo forestal (CEBAC-CSIC 1963; INIA 1970; CSIC-IARA 1989; Ibarra 1993). Por encima del horizonte A suele desarrollarse un horizonte O u horizonte húmico cuya naturaleza varía de *mull* forestal a *moder* forestal dependiendo del nivel de clareo y degradación del bosque (Duchafour 1960; Ibarra 1993). El horizonte B_t tiene color pardo-amarillento a amarillo-rojizo y su textura es franco-arcillo-arenosa a arenarcillosa. El pH sigue siendo muy ácido, detectándose contenidos muy bajos de carbonatos en el complejo de cambio (Ibarra 1993). En algunos lugares, estos suelos acusan características de hidromorfia en profundidad, apareciendo entonces horizontes de pseudogley (C_g) de color gris rosado por debajo del horizonte B_t argílico. Cuando no aparecen estos fenómenos de hidromorfia, el horizonte C es amarillento.

Sobre las colinas y lomas calcáreo-margosas formadas a partir de materiales eocénicos pueden encontrarse suelos arcillosos de color oscuro y niveles elevados de fertilidad, contrastando con la escasa fertilidad de los suelos derivados de areniscas. Son *vertisoles*, conocidos localmente como "*bujeos*" (CSIC-IARA 1989). En las cimas de estas colinas pueden aparecer *regosoles calcáreos* o *cambisoles cálcicos* (CSIC-IARA 1989).

A partir de los sedimentos triásicos que constituyen las colinas de margas yesíferas, areniscas y calizas, se forman *cambisoles cálcicos* y *vérticos* que en las zonas más altas pasan a *regosoles calcáreos* debido a la erosión "en surcos" favorecida por la deforestación. Son suelos básicos (pH de 7 a 8) de texturas finas y bajo contenido en materia orgánica, con una saturación de cationes de calcio y magnesio en el complejo absorbente (CSIC-IARA 1989).

Sobre los conglomerados y margas del Pleistoceno y también sobre calizas se forman *luvisoles*, suelos rojos a pardo-rojizos cuyos perfiles presentan horizontes argílicos bien definidos (CSIC-IARA 1989). Sobre relieves alomados se asocian a otros suelos fuertemente calcáreos (*regosoles calcáreos* y *cambisoles cálcicos*) que aparecen como consecuencia de los procesos de erosión por deforestación ancestral y laboreo excesivo (CSIC-IARA 1989).

Por último, en los valles fluviales, sobre sedimentos aluviales recientes (arenas y gravas pleistocenas) se desarrollan *fluvisoles*, con perfiles AC poco diferenciados (CSIC-IARA 1989).

2.4. CLIMATOLOGÍA

El Clima Mediterráneo no comenzó a aparecer como tal en la Cuenca hasta la apertura del Estrecho de Gibraltar, hace unos cinco millones de años. Hasta el Mioceno, toda el área mediterránea tenía un clima tropical o subtropical húmedo. Durante la "Crisis de Salinidad" del Messiniense, el clima pasó a ser un clima estepario y seco, casi desértico (Hsü 1972; Hsü *et al.* 1977). Con la apertura del Estrecho, la Cuenca Mediterránea volvió a llenarse y el clima estepario se volvió más húmedo, aunque con un periodo más o menos prolongado de sequía estival: apareció el *Clima Mediterráneo*. Durante el Pleistoceno se sucedieron las Glaciaciones, periodos fríos o glaciares intercalados con periodos más cálidos o interglaciares. La última glaciación finalizó hace 10000 años, cuando comenzó el Holoceno, último periodo geológico hasta la actualidad (Cox & Moore 1993). Sin embargo, parece ser que las glaciaciones no afectaron directamente a la mayor parte del área del Estrecho, ya que en esas latitudes sólo hay evidencias de modelado glaciar a altitudes superiores a 2000 msnm. Las zonas inferiores a 600 msnm ni siquiera sufrieron las consecuencias del clima periglaciario (Cox & Moore 1993; Ibarra 1993).

El clima actual de la región del Estrecho de Gibraltar tiene, como cabe esperar, las características del Clima Mediterráneo, aunque con particularidades muy relevantes como consecuencia de su orografía y de su situación geográfica (Benabid 1982a; Gil *et al.* 1985; Ibarra 1993).

Tanto la península gaditana como la tingitana se caracterizan por la predominancia de los vientos del Este, con una frecuencia superior al 40% (Benabid 1982a; Almazán 1991; Ibarra 1993). Éstos, conocidos en España como vientos de Levante y en Marruecos como *Chergui*, son a veces muy fuertes, con características de temporal. Esto es debido al "efecto Ventury" producido por las cordilleras Bética y Rifeña, que se estrechan a modo de embudo hacia el Estrecho de Gibraltar. En Tarifa pueden registrarse vientos de hasta casi 150 Km/h (Almazán 1991). Los vientos del Este son más frecuentes en verano y, en las zonas interiores, suelen ser cálidos y secos (CEBAC-CSIC 1963). Sin embargo, en las áreas de ambas penínsulas próximas al Estrecho, el efecto que producen estos vientos es muy diferente. Vienen cargados de humedad proveniente del Mar Mediterráneo y provocan nubes de Estrecho tienen unos valores medios mensuales de humedad relativa cercanos al 75% (Benabid 1982a; Almazán 1991). La consecuencia más importante es que en gran

parte de este área quedan suavizados los efectos de la sequía estival propia del clima mediterráneo en esas latitudes, aunque son también escasas las precipitaciones en forma de lluvia (Benabid 1982a; Gil *et al.* 1985).

Los vientos de Poniente vienen asociados a los frentes que penetran por el oeste y producen las precipitaciones. Éstas oscilan entre los 600mm y los 1700mm de media anual en ambas penínsulas (Sauvage 1961; Benabid 1982a; Gil *et al.* 1985; Ibarra 1993). No obstante, en las zonas altas de Grazalema, en la dorsal Bética (fuera del área de estudio pero aún en la región del Estrecho), y en el área marroquí de Bou Hachem (a 1094 msnm), se alcanzan valores cercanos a 2200 mm debido a situaciones locales de precipitación orogénica (Benabid 1982a; Aparicio & Silvestre 1987).

La influencia oceánica es determinante en el clima de la región del Estrecho. Ésta se expresa en unos inviernos de temperaturas suaves, siendo escasos los días de heladas (Sauvage 1961; Benabid 1982a; Ibarra 1993). El clima se vuelve más continental en las zonas interiores de ambas penínsulas, con inviernos más fríos (Fig. 2.2). A pesar de estos matices, el área de estudio se caracteriza por un régimen de temperaturas homogéneo y temperado (Tabla 2.1), como consecuencia de la influencia oceánica. Esta influencia oceánica no aparece ya en la estación de Bab Berred, fuera de los límites del área de estudio. Los regímenes de precipitación son más heterogéneos a lo largo del área, debido fundamentalmente a zonas puntuales con pluviosidad muy elevada (más de 1000 mm/año, Tabla 2.1).

Los años de estudio de campo para la realización de esta Memoria han sido excepcionalmente secos en toda la región andaluza y el norte de Marruecos. Tal vez haya sido en el área del Estrecho, por las peculiaridades climáticas anteriormente mencionadas, donde con menor rigor se haya expresado esta sequía. Los datos de precipitación de estos años en la zona norte del área de estudio se muestran en la Tabla 2.2.

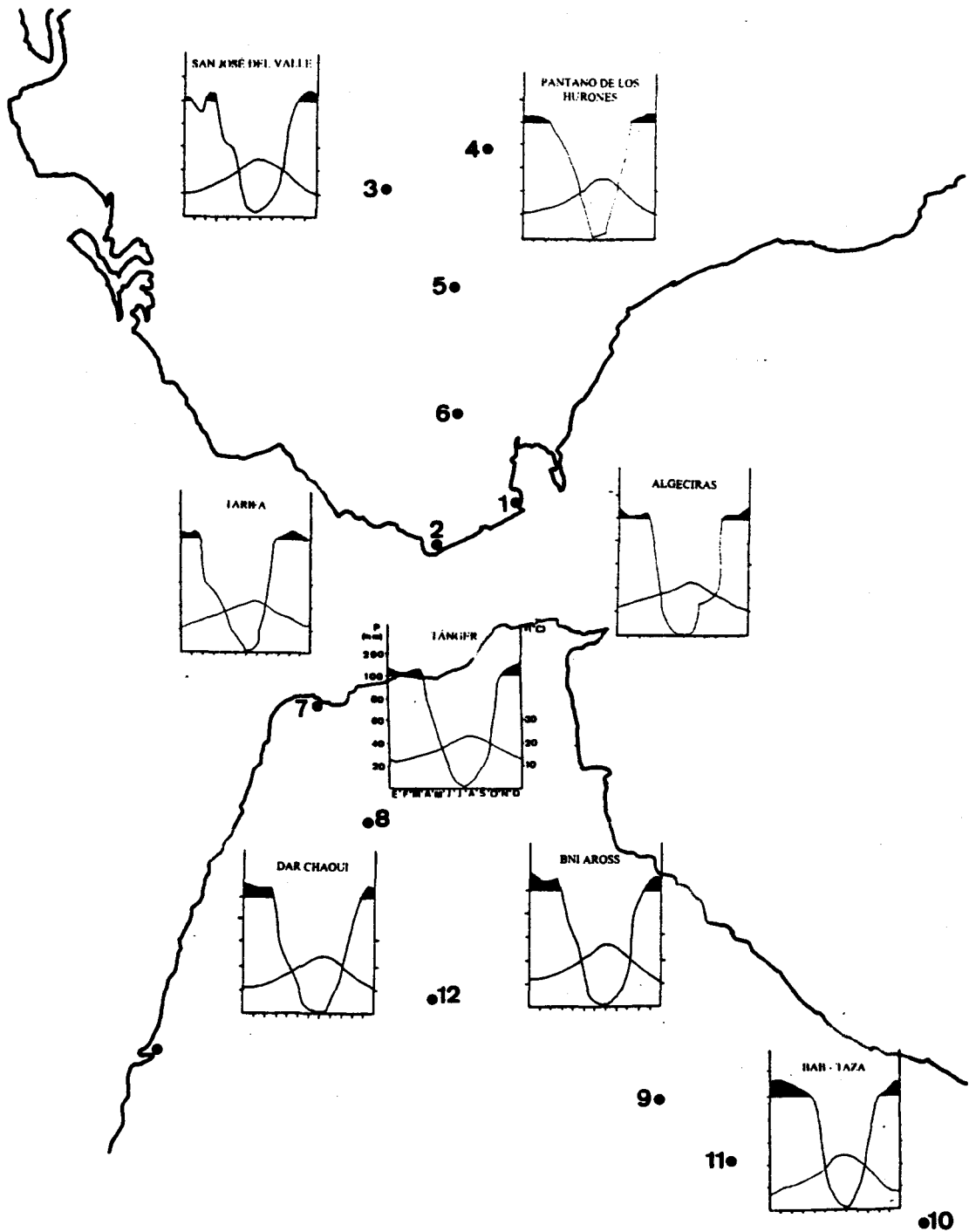


Fig. 2.2. Representación gráfica de los diagramas ombroclimáticos en algunos puntos de la región del Estrecho de Gibraltar (véase más información en Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Datos climáticos en puntos de la región del Estrecho de Gibraltar. (M, temperatura media de las máximas del mes más cálido; m, temperatura media de las mínimas del mes más frío; T máx, temperatura media de las máximas anual; T mín, temperatura media de las mínimas anual); T, temperatura media anual; P, precipitación media anual.

ESTACIONES	nº orden	M	m	T max	T min	T	P (mm)
Algeciras ⁽¹⁾	1	27,9	8,2	20,4	14	17,2	778,4
Tarifa ⁽²⁾	2	27,0	10,1	21,3	12	18,1	668,6
S. José del Valle ⁽²⁾	3	33,2	6,2	23,4	14,9	17,7	867,2
Pantano de los Hurones ⁽⁵⁾	4	33,6	3,2	-	-	16,7	985,0
Hernán Martín ⁽³⁾	5	-	-	-	-	-	1208,9
Murta ⁽¹⁾	6	-	-	-	-	-	1429,1
Tánger ⁽⁴⁾	7	26,8	9,6	20,7	14,2	17,4	887,0
Dar-Chaoui ⁽⁶⁾	8	32,0	6,1	23,4	11,9	17,7	816,8
Taza ⁽⁶⁾	9	37,1	4,2	24,1	11,3	17,7	699,0
Bab Berred ⁽⁴⁾	10	28,4	0,9	19,3	6,9	13,1	1225,0
Bab Taza ⁽⁶⁾	11	32,5	2,5	21,1	8,7	14,6	1482,2
Bouhachem ⁽⁶⁾	12	-	-	-	-	-	2168,1

Datos elaborados a partir de ⁽¹⁾ C.S.D.I.C. 1983; ⁽²⁾ CEBAC-CSIC 1963; ⁽³⁾ datos inéditos del INM; ⁽⁴⁾ Sauvage 1961; ⁽⁵⁾ Galan 1993; ⁽⁶⁾ Benabid 1982a.

Tabla 2.2. Valores de precipitación registrados en tres estaciones de la zona norte del área de estudio durante los años 1990, 1991, 1992 y 1993.

ESTACIÓN	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
1990													
Algeciras	121,9	0,0	72,7	147,9	8,6	0,0	0,0	0,0	8,4	90,1	77,4	431,9	958,9
Tarifa	53,5	0,0	24,7	91,2	0,7	1,4	0,1	0,0	3,2	93,2	31,6	241,7	541,8
San José del Valle	131,5	0,0	21,5	105,5	7,5	-	-	-	-	138,3	87,8	134,0	-
1991													
Algeciras	35,7	181,2	194,0	69,4	0,0	5,0	0,0	6,6	64,6	194,9	128,6	123,4	1003,4
Tarifa	22,3	130,3	99,6	46,6	0,0	1,5	0,7	1,4	35,4	77,9	14,3	41,8	471,8
San José del Valle	13,3	163,4	158,7	54,6	-	-	-	-	54,2	145,7	39,7	11,0	-
1992													
Algeciras	25	111,6	57,3	76,6	7,4	120,3	2,0	0,0	24,4	189,7	9,3	115,4	739,0
Tarifa	13,7	51,9	50,6	60,5	8,5	57,2	4,0	0,0	17,1	141,3	10,0	60,3	475,1
San José del Valle	5,5	61,6	42,7	93,6	-	68,3	-	-	20,0	159,3	21,0	37,1	-
1993													
Algeciras	32,1	97,2	194,3	109,2	58,2	2,2	0,0	0,4	31,6	216,7	196,9	12,8	951,6
Tarifa	31,4	99,8	79,5	166,2	73,9	4,0	0,0	5,5	4,0	132,4	147,7	5,7	750,1
San José del Valle	35,0	19,8	29,8	73,4	56,8	14,4	-	0,0	6,0	114,5	166,8	15,2	-

2.5. VEGETACIÓN

La Cuenca Mediterránea se ha desplazado más de 30° de latitud hacia el norte desde el Cretácico hasta el Eoceno debido a la deriva continental. La vegetación que dominó en toda la región hasta el Oligoceno-Mioceno era una vegetación tropical, con una elevada riqueza en taxones del elemento "Indo-Malayo" (Pons & Quezel 1985). A principios del Mioceno los bosques caducifolios, anteriormente restringidos a regiones del norte de Europa, se extendieron por la Cuenca (Axelrod 1983). En dichos bosques dominaba el elemento holártico (Laurasiático) junto con elementos americanos no tropicales (Raven & Axelrod 1974; Pons & Quezel 1985).

La "Crisis de salinidad" del Messiniense determinó una extinción masiva de la flora hasta entonces establecida y la expansión de una vegetación "tipo savana" donde predominaban especies del elemento irano-turánico (Bocquet *et al.* 1978; Quezel 1985). Sin embargo, la región del Estrecho, por su posición geográfica junto al Océano Atlántico, debió mantener unos niveles de humedad más elevados y un clima más suavizado. Estas condiciones determinaron el establecimiento de refugios de especies terciarias anteriormente distribuidas por la Cuenca (Rivas-Goday 1968), al igual que parece haber ocurrido en algunas zonas de los Balcanes y, sobre todo, en Macaronesia (Bramwell & Richardson 1973).

Los primeros indicios de presencia de especies pertenecientes a la actual vegetación mediterránea no aparecieron en la Cuenca hasta finales del Terciario (Pons 1981; Pons & Quezel 1985). En los sedimentos paleopolínicos del Plioceno se han registrado ericáceas (Pons & Quezel 1985).

Durante los periodos interglaciares del Pleistoceno hay evidencias de bosques templados húmedos, pero con una presencia notable de familias como oleáceas, cistáceas y ericáceas. Desde el punto de vista biogeográfico, los periodos glaciares del Pleistoceno fueron muy relevantes para la flora del Estrecho de Gibraltar. Si bien los hielos no cubrieron la región, el nivel del mar descendía, reduciendo la anchura del estrecho y pudiendo permitir migraciones norte-sur de diferentes especies (Quezel 1985).

Hasta finales del Pleistoceno, después de la última glaciación, no tuvo una presencia dominante en la Cuenca lo que hoy se conoce como matorral mediterráneo, siendo su presencia modesta hasta entonces. La expansión del matorral mediterráneo

se ha visto claramente favorecida por la presencia y actividad humana en el Holoceno (Reille 1977; Pons 1981).

En el periodo Boreal del Holoceno (hace unos 8500 años) los bosques de cedro eran dominantes en las montañas interiores de la península tingitana (e.g. Bab Taza), mientras que los bosques caducifolios de *Quercus* eran raros. El periodo holocénico posterior (Atlántico, c.7000-5000 años)) se distinguió por un recalentamiento del clima. En dicho periodo se expandieron los bosques caducifolios en toda la Cuenca, incluida la región del Estrecho, y sufrieron una regresión clara los cedrales, aunque éstos volvieron a tener un periodo de expansión durante el Subboreal (c.2000 años), coincidiendo con un nuevo enfriamiento climático (Reille 1977). Durante este periodo aparecieron los primeros indicios de actividad agrícola en la región del Estrecho, favoreciendo la expansión de los bosques de *Quercus* perennifolios (e.g. *Q. suber*) en detrimento de los caducifolios (Reille 1977).

Los cedrales del Rif y, en general, los bosques de ambas penínsulas -tingitana y gaditana- sufrieron una sobreexplotación fenicia y romana en el periodo holocénico Subatlántico, reduciéndose enormemente su extensión. A partir de la invasión árabe (siglo VII) se inició en la península tingitana una deforestación que se intensificó durante los siglos XI al XIV debido a la gran inmigración de pastores nómadas (Mikesell 1960), favoreciendo la expansión de brezales y matorrales, donde *Erica arborea* es casi siempre el brezo dominante (Reille 1977). Las perturbaciones en la península gaditana estuvieron propiciadas durante los siglos XII al XV por las constantes batallas de la Reconquista (Blanco *et al.* 1991).

Todo este conjunto de características ambientales e históricas, a pesar de la historia de la intervención humana, determinan una vegetación forestal muy desarrollada y diversa en la región del Estrecho de Gibraltar (Benabid 1982a, 1984; Díez Garretas *et al.* 1986; Arroyo & Marañón 1990; Ibarra 1993; Benabid & Fennane 1994) y una flora común en ambas penínsulas, muy rica y singular (Rivas-Goday 1968; Mollesworth 1971; Dalgren & Lassen 1972; Mollesworth 1976; Gil *et al.* 1985; Deil 1990; Marañón & Arroyo 1991; Valdés 1991; Galán 1993; Ojeda *et al.* 1995a). Sin embargo, el Estrecho ha actuado también como barrera biogeográfica eficaz para la dispersión de algunas plantas leñosas (e.g. *Rhododendron ponticum*, *Erica multiflora*, *Tetraclinis articulata*, *Thymus riatarum*).

Las principales comunidades leñosas son bosques perennifolios (de *Quercus suber*) o marcescentes (de *Quercus canariensis*) y brezales seriales sobre suelos ácidos. Además de estas comunidades, hay bosques riparios en valles umbríos que incluyen taxones relicticos relacionados con las regiones pónica y atlántica y con la Región Macaronésica (Rivas-Goday 1968; Bramwell 1972; Dalgren & Lassen

1972; Sunding 1979). Aún más reducidos son los bosques de melojo (*Quercus pyrenaica*), residuales de fases climáticas más frías, como ocurre con el acebo (*Ilex aquifolium*), que no llega siquiera a ser dominante localmente.

Se han realizado numerosos estudios descriptivos de la vegetación tanto a un lado como a otro del Estrecho de Gibraltar (e.g. Sauvage 1961; Barbero *et al.* 1981; Benabid 1982a, 1984; Díez-Garretas *et al.* 1986; Asensi & Díez-Garretas 1987; Galán 1993; Pérez-Latorre *et al.* 1993; Benabid & Fennane 1994). Aunque la mayoría de ellos se restringen a una u otra orilla del Estrecho, muchos de ellos han resaltado las semejanzas florísticas, estructurales y paisajísticas entre ambas penínsulas. Galán (1993) estudió un área de la península gaditana, pero realizó inventarios en la península tingitana y apuntó semejanzas en la vegetación de ambas orillas. Pérez-Latorre, Nieto y Cabezudo (1993) realizaron un estudio de síntesis sobre los alcornoques andaluces, en el que reconocieron una *subserie silicícola del alcornocal* Aljibica y Tingitana, destacando la semejanza de los alcornoques a ambos lados del Estrecho. Anteriormente, también en un estudio sobre los alcornoques, aunque esta vez en el Norte de Marruecos, Sauvage (1961) observó una semejanza florística entre las dos penínsulas. Valdés (1991) resaltó esta semejanza en la flora a ambos lados del Estrecho a una escala aún más amplia (Andalucía y el Rif).

Estas semejanzas florísticas y estructurales entre ambas penínsulas han determinado una simetría paisajística muy acusada a ambos lados del Estrecho, sólo distorsionada a causa de las diferencias entre las culturas en ellas establecidas. Deil (1990) estudió el efecto de la acción del hombre en la vegetación de la región del Estrecho. Es tal vez el primer autor que estudia ambas penínsulas como una unidad homogénea en cuanto a la vegetación, aunque sometidas a diferentes intensidades y tipos de ocupación del suelo.

2.6. POBLACIÓN Y USOS DEL TERRITORIO

La población del norte de Marruecos es fundamentalmente rural, mientras que la población rural de la península gaditana está en clara regresión (Deil 1990, 1993; Ibarra 1993). La densidad de población rural en la península tingitana es dos veces más elevada que en la gaditana (Deil 1990). En la región marroquí esta población la componen familias que practican agricultura y ganadería de subsistencia, mientras que en la zona gaditana la actividad agropecuaria es llevada a cabo por grandes propietarios (Deil 1993).

El alcornocal en Cádiz está sometido a un manejo sistemático para la extracción del corcho con fines industriales. El descorche se produce aproximadamente cada nueve años (Montoya 1988), para lo cual el estrato arbustivo es sometido a una roza o aclarado con esa periodicidad con el fin de facilitar dicha labor. Los alcornocales son menos frecuentes en la península tingitana y su distribución más fragmentada (Sauvage 1961), como consecuencia de la intensa deforestación de estos bosques marroquíes a través de la historia (Reille 1977). La explotación intensiva del corcho en los alcornocales marroquíes es menos notable (observación personal). Sin embargo, la presión del matorral por una roza excesiva es mucho mayor en esa zona del Estrecho debido al elevado número de personas que habitan en el campo y que cortan el matorral para hacer vallas, camas para el ganado, cabañas, techumbres, carbón, etc.. Es extremadamente frecuente la imagen del pastor marroquí, hombre, mujer o niño, que lleva por cayado un hocino con mango o "calabozo" con el que corta y acarrea ramas que luego porta a su vivienda por sus propios medios o a lomos de caballerías.

La presión por el ramoneo del ganado doméstico es también diferente en ambos lados del Estrecho. Los alcornocales gaditanos son aprovechados, junto con otras formaciones vegetales del área, para la crianza y alimentación de ganado, fundamentalmente porcino y vacuno (en su mayoría de raza retinta, autóctona y bien adaptada a las condiciones del medio) (CEBAC-CSIC 1963; Deil 1990; Ibarra 1993). En la zona marroquí abunda el ganado ovino y, sobre todo, caprino, de consecuencias mucho más agresivas para la vegetación (Deil 1990).

El carboneo es una actividad presente en ambas zonas, aunque en la zona española es hoy día una actividad marginal en clara regresión (Ibarra 1993). El recurso de la apicultura, sin embargo, está claramente más desarrollado en el área española del Estrecho (observación personal), tanto por la cantidad de colmenas como por los métodos de extracción.

El turismo, tanto rural como costero, es un recurso claramente más explotado en el área española, aportando una mayor diferenciación al paisaje (Deil 1990).

La frecuencia de fuegos naturales y accidentales es muy alta en el área, sobre todo durante el verano (Benabid 1982b; Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1995a).

Así pues, el uso y aprovechamiento diferentes de los recursos en la región del Estrecho de Gibraltar distorsiona en cierto modo la semejanza paisajística que cabría esperar por las similitudes geológica, edáfica, climatológica y florística de ambas penínsulas. Sin embargo, estas diferencias paisajísticas se traducen básicamente en un mayor número de hectáreas sometidas a niveles elevados de degradación en el

norte de Marruecos. Realmente, al cruzar el Estrecho hacia Marruecos es necesario visitar las medinas y zocos o escuchar una llamada a la oración para hacerse a la idea de que Europa ha quedado atrás.

2.7. FITOGEOGRAFÍA DE LA REGIÓN DEL ESTRECHO

La singularidad florística y fitogeográfica de la región del Estrecho de Gibraltar es muy notable, como así lo han puesto de manifiesto numerosos autores (e.g. Font-Quer 1927; Mollesworth 1971, 1976; Díez-Garretas *et al.* 1986; Valdés 1991; Acón & Morla 1993). Esta singularidad está determinada, por un lado, por su historia geológica, sus características edáficas y su climatología y, por otro lado, por su situación geográfica de transición. La región del Estrecho se caracteriza por una abundancia en especies endémicas y mediterráneo-occidentales y un número importante de especies de distribución atlántica y macaronésica (Sauvage 1961; Rivas Goday 1968; Dalhgren & Lassen 1972; Deil 1993; García *et al.* 1994; Ojeda *et al.* 1995a, b).

La región del Estrecho de Gibraltar forma parte de la provincia florística Mediterráneo-suroccidental (Takhtajan 1986), dentro de la Región Mediterránea, que incluye el extremo suroccidental de la Península Ibérica y parte de Marruecos.

La zona norte del área de estudio, incluida en la península gaditana, se corresponde con el *subsector Aljibico* de la provincia corológica *Gaditano-Onubo-Algarviense* (Rivas-Martínez 1988), mientras que la zona sur incluye el sector *Ibérico-norteafricano* dentro de la provincia *Mediterráneo-atlántica* (Sauvage 1961).

Ambas penínsulas, tingitana y gaditana, se han incluido tradicionalmente en sectores corológicos diferentes como consecuencia de la realización de los estudios a uno u otro lado del Estrecho por diferentes autores. Sin embargo, son varios los autores que han resaltado las similitudes florísticas y paisajísticas de las dos zonas (e.g. Deil 1990; Valdés 1991; Deil 1993). Sauvage (1961) definió el sector Ibérico para incluir la península tingitana, resaltando la presencia de taxones comunes a la zona europea. Deil (1993) propuso una nueva sectorización de la península tingitana incidiendo en el carácter más europeo que africano de esta región desde el punto de vista florístico. Reconoció cuatro sectores, de los que uno de ellos, el Tingitano, lo consideró parte de un sector Tingitano y Aljibico que incluiría las formaciones de areniscas oligomiocénicas a ambos lados del Estrecho. Anteriormente, Nieto, Pérez-Latorre y Cabezudo (1991) apuntaron la necesidad de realizar estudios más precisos

en el norte de Africa para justificar la ampliación del subsector Aljibico (*sensu* Rivas Martínez 1988) a la península tingitana. Galán (1993) realizó inventarios en el norte de Marruecos y también propuso una ampliación del subsector Aljibico al lado marroquí del Estrecho.

En cuanto a la bioclimatología, en el subsector Aljibico gaditano se han reconocido básicamente dos pisos bioclimáticos (Asensi & Díez-Garretas 1987; Rivas-Martínez 1987, 1988). El primero de ellos, el *meso-termomediterráneo* o *termomediterráneo superior* ocupa las zonas bajas. A alturas más elevadas, en las formaciones montañosas de areniscas, se sitúa el piso bioclimático *mesomediterráneo cálido* o *termo-mesomediterráneo*, más temperado. En las zonas costeras, no incluidas en este estudio, aparece el piso termomediterráneo típico.

En la península tingitana, Benabid & Fennane (1994) reconocieron tres ombroclimas: *subhúmedo*, el más extendido, *húmedo* e *hiperhúmedo*, localizado este último en las zonas altas de Jbel Bouhachen y Jbel Soukna. El primer bioclima puede considerarse equivalente al piso termomediterráneo superior del subsector Aljibico, mientras que los dos últimos pueden equipararse al piso meso-termomediterráneo.

**3. BIOGEOGRAFÍA DE LA SUBFAMILIA ERICOIDEAE
(FAMILIA ERICACEAE) EN EUROPA Y LA CUENCA
MEDITERRÁNEA**

3.1. INTRODUCCIÓN

El análisis de la distribución geográfica de los seres vivos y su relación con los factores biológicos, ecológicos e históricos se ha visto desarrollado con la utilización de técnicas numéricas multivariantes. Estas técnicas, de aplicación frecuente en ecología, son también de considerable utilidad en biogeografía (Jardine 1972; Birks 1976; Crovello 1981; Bolognini & Nimis 1993; Myklestad 1993; Myklestad & Birks 1993). Crovello (1981) definió la aplicación de los métodos numéricos en biogeografía como *Biogeografía cuantitativa*, diferenciándolos de los métodos aplicados en la biogeografía clásica (e.g. Takhtajan 1986 en el caso de la fitogeografía).

Las ericoideas constituyen una de las 6 subfamilias de la familia Ericaceae (Stevens 1971). Está formada por 20 géneros (Heywood 1985) que se distribuyen fundamentalmente por el sur y este de Africa, la Cuenca Mediterránea y Europa. El extremo sur del continente africano constituye el principal centro de diversificación de esta subfamilia (Good 1974).

Esta subfamilia está representada en la Cuenca Mediterránea y resto de Europa por cuatro géneros (*Bruckenthalia*, *Calluna*, *Cassiope* y *Erica*), con un total de 22 especies distribuidas por todo este área salvo el sureste de la Cuenca Mediterránea y Crimea, (de Benito 1948; Tutin *et al.* 1972; Greuter *et al.* 1986). En general, son arbustos perennifolios de tamaño pequeño a mediano, con hojas estrechas y lineares. Las hojas tienen un corto peciolo. En *Calluna* y *Cassiope tetragona* son sésiles, imbricadas y escuamiformes. Las flores son generalmente tetrámeras. Los lóbulos del cáliz son pequeños, salvo en *Calluna* que son petaloideos. La corola es gamopétala, variable en tamaño y persistente en la fructificación.

Calluna y *Bruckenthalia* son géneros monoespecíficos (Willis 1966). *Calluna vulgaris* tiene una distribución geográfica muy amplia: está presente en casi toda Europa, el extremo noroccidental de Marruecos y la franja atlántica de Norteamérica (probablemente introducida), encontrándose también en Nueva Zelanda como especie introducida (Gimingham 1960). *Bruckenthalia spiculifolia* se circunscribe a las regiones interiores del Centro y Sureste de Europa (Willis 1966).

El género *Cassiope*, con 12 especies, se distribuye por dos áreas disyuntas: la Región Circumpolar y el Himalaya (Willis 1966). Sólo dos especies, *Cassiope hypnoides* y *C. tetragona*, aparecen en las áreas más septentrionales de la Región Boreal europea (Hultén & Fries 1986).

Erica es el género con mayor número de representantes, más de 600 especies distribuidas principalmente por el sur de África, que constituye su principal centro de diversidad (Baker & Oliver 1967) y un pequeño grupo de especies (18 especies) por el oeste de Europa y la Cuenca Mediterránea.

Tradicionalmente se han reconocido sólo los brezales del norte y oeste de Europa como ejemplos de brezales paleárticos (e.g. Gimingham *et al.* 1979). Sin embargo, conviene poner de manifiesto la existencia de formaciones vegetales dominadas por ericoideas en zonas del suroeste de Europa y del norte de África (Rivas-Martínez 1979) y resaltar su importancia ecológica y florística.

Los objetivos planteados en este capítulo son los siguientes:

1) En primer lugar, detectar los principales patrones de distribución de las ericoideas en Europa y la Cuenca Mediterránea y relacionarlos con gradientes ambientales definidos por un conjunto de variables climáticas y ecogeográficas a dicha escala geográfica.

2) En segundo lugar, dado que los brezales paleárticos, caracterizados por la presencia de especies de la subfamilia Ericoideae, se han asociado a las regiones templado-oceánicas del noroeste de Europa (Gimingham *et al.* 1979; Specht 1979b), cabe plantearse si la máxima diversidad de estas especies ocurre en esas regiones o si, por el contrario, ocurre en zonas mediterráneas donde estas comunidades presentan una menor extensión.

3) Por último, se relaciona la distribución geográfica de estas especies con sus características biológicas. Dado que este grupo tiene una distribución tan amplia, sobre tipos climáticos muy diferentes y en regímenes de historia muy contrastada, se plantea la hipótesis de la existencia de síndromes morfológicos y ecológicos en las ericoideas asociados a sus áreas de distribución en Europa y la Cuenca Mediterránea.

3.2. MÉTODOS

3.2.1. Obtención de datos

Se construyó una matriz de *datos florísticos* (presencia/ausencia) de especies de ericoideas en áreas geográficas de Europa y la Cuenca Mediterránea (Apéndice II) a partir de la información contenida en *Flora Europaea* (Tutin *et al.* 1972) y *Mediterranean Checklist* (Greuter *et al.* 1986). No se han contemplado categorías inferiores a la especie. Se utilizó también la *Flora Vascular de Andalucía Occidental* (Valdés *et al.* 1987) para incluir *Erica andevalensis*, una especie endémica de la comarca del Andévalo (Huelva, España). Las áreas consideradas han sido las propuestas por Greuter *et al.* (1984-89) para la Cuenca Mediterránea y por Tutin *et al.* (1972) para Europa, respetándose las abreviaturas de las mismas. Se ha excluido el archipiélago de las Azores de este estudio.

Se confeccionó también una matriz de variables ambientales para las mismas unidades geográficas (Apéndice III). Las variables consideradas son de dos tipos: climáticas y geográficas.

Variables climáticas. Éstas se elaboraron como promedio a partir de diagramas ombroclimáticos de Walter y Lieth (1967) de varias estaciones repartidas de forma homogénea en cada unidad geográfica (una media de 6,9 diagramas por cada área geográfica, véase Apéndice III). Estas variables climáticas son:

- Temperatura media anual (T.med, °C).
- Precipitación media anual (Pp.med, mm).
- Oscilación térmica intranual (OT, máxima diferencia entre temperaturas medias mensuales). Esta variable se ha considerado como indicador del grado de continentalidad de cada unidad geográfica. Se obtuvo directamente de los diagramas ombrotérmicos. Se cuantificó para cada estación con valores de 1 a 6, siendo éste el número intervalos de temperatura de 5°C de amplitud.
- Déficit hídrico (DH, número de meses en los que la curva de temperatura es superior a la de precipitación en el diagrama ombrotérmico). Esta variable expresa el carácter de mediterraneidad.
- Número de meses con riesgo de heladas (n(a)), es decir, con temperatura mínima absoluta inferior a 0°C.

- Número de meses con heladas seguras ($n(b)$), es decir, con temperatura media de las mínimas es inferior a 0°C .

- Temperatura media de las mínimas del mes más frío (t_m , $^{\circ}\text{C}$).

- Temperatura mínima absoluta del mes más frío (t_a , $^{\circ}\text{C}$).

Para 13 de las unidades geográficas no pudieron obtenerse valores de las variables $n(a)$, $n(b)$, t_m y t_a , por lo que la matriz ambiental quedó incompleta en un 7,3% de las celdas. Para solventar este problema metodológico se calcularon los valores medios de dichas variables para las regiones Mediterránea y Boreal europeas. Para la Región Mediterránea se obtuvo la media de 32 estaciones a lo largo de la Cuenca (Fig. 3.1). Para la Región Boreal, sin embargo, se obtuvo la media de los datos disponibles de 13 unidades incluídas por completo o casi por completo en dicha región (Fig. 3.1). Seguidamente se completaron las celdas vacías de cada unidad geográfica con uno u otro conjunto de valores dependiendo de que se encontrase ubicada en mayor proporción en una u otra región florística.

Variables geográficas. Se incluyeron las siguientes en la matriz ambiental:

- Superficie de cada unidad geográfica (Área, en miles de Km^2).

- Longitud de costa a un mar abierto u océano (LA, en Km).

- Longitud de costa a un mar cerrado o interior (LC, en Km).

Los valores para estas dos últimas variables se obtuvieron trazando las "fachadas de costa" (*i.e.*, aproximaciones de las costas a trazos rectilíneos) a partir de un mapa de Europa y Africa a escala 1:3000000 y midiendo dichos trazos con un planímetro. Estos valores no se corresponden con las longitudes de costa reales, pero proporcionan una medida cuantitativa relativa de la influencia oceánica en cada unidad geográfica.

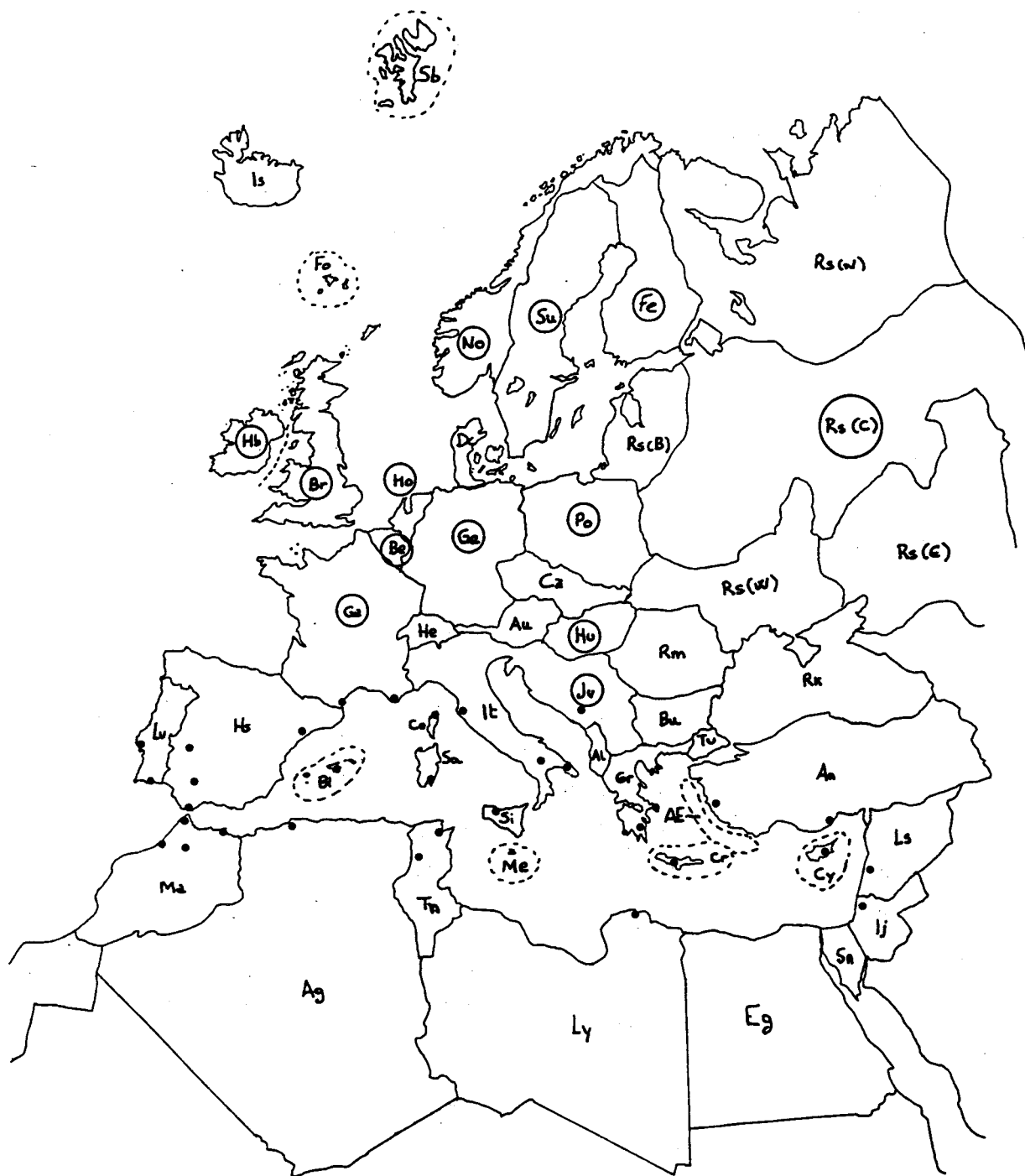


Fig. 3.1. Mapa del área donde se representan las unidades geográficas consideradas (a partir de Tutin *et al.* 1972 y Greuter *et al.* 1984) para el estudio biogeográfico de las ericoideas. Las unidades marcadas con un círculo han sido seleccionadas para obtener los valores climáticos medios en la Región Boreal europea (véase texto). Con puntos negros se indican las estaciones climáticas seleccionadas para el mismo fin en la Región Mediterránea.

Por último, se confeccionó una matriz de *características biológicas* (morfológicas y de hábitat) de las especies consideradas (Apéndice IV) a partir de información obtenida en Webb (1955), Bannister (1965, 1966), Tutin *et al.* (1972), Davis (1978), Pignatti (1980), Valdés *et al.* (1987) y Arroyo & Herrera (1988). Debido al carácter cualitativo de la mayoría de las variables se establecieron categorías mutuamente excluyentes dentro de cada una de ellas. Las variables biológicas consideradas fueron:

- Longitud de la corola (LC, unidades cm).
- Color de la corola (CC). Verde (0); blanca o blanco-rosada (1); rosada (2); rosado-purpúrea o purpúrea (3).
- Disposición exerta de los estambres (EX). Estambres no exertos (0); Estambres exertos (1).
- Carácter revoluto de las hojas (HR). Hojas no revolutas (0); hojas revolutas (1).
- Disposición imbricada de las hojas (HI). Hojas no imbricadas (0); hojas imbricadas (1).
- Presencia de cilios en las hojas (HC). Ausencia de cilios (0); hojas ciliadas (1).
- Pubescencia en hojas y ramas (HP). Hojas y ramas jóvenes no pubescentes (0); hojas y ramas pubescentes (1).
- Altura de la planta (Altu., m).
- Carácter calcícola o acidófilo (Acid.). Especie calcícola (0); indiferente edáfica (1); calcífuga (2).
- Condiciones de encharcamiento en el hábitat (Ench.). Planta no asociada a hábitats encharcados ni muy húmedos (0); planta de hábitats encharcados o muy húmedos (1).

3.2.2. Análisis numéricos

Los datos incluidos en las matrices fueron analizados mediante técnicas de clasificación y de ordenación multivariante con el fin de visualizar y cuantificar las relaciones entre especies, áreas y variables ambientales y biológicas.

Para el análisis de clasificación se utilizó el programa TWINSpan (Hill 1979) y para los análisis de ordenación (análisis de correspondencias -DCA- y canónico -DCCA-) el programa CANOCO versión 3.12 (ter Braak 1991).

Los análisis numéricos realizados para este estudio han sido los siguientes:

- Análisis de clasificación de las especies y las unidades geográficas a partir de la matriz de datos florísticos con el fin de delimitar elementos florísticos y regiones florísticas.

- Ordenación recíproca de especies y áreas mediante un análisis de correspondencias corregido (DCA) con el fin de detectar gradientes florísticos a escala geográfica. La corrección se llevó a cabo mediante polinomios de 2º orden.

- Análisis canónico de correspondencias corregido (DCCA) a partir de la matriz florística y la de características ambientales para detectar correlaciones entre la distribución de las distintas especies de ericoideas y las variables ambientales consideradas y poner de manifiesto posibles respuestas de las especies a dichas variables ambientales a escala biogeográfica amplia (euromediterránea).

- Análisis de regresión simple entre el número de especies de ericoideas y la amplitud del área en cada unidad para cuantificar la relación entre ambas variables.

- Por último, ordenación de las especies mediante un DCA a partir de una matriz florística áreas x especies y comparación posterior con la ordenación de las variables biológicas consideradas (variables biológicas x especies) con el fin de detectar posibles correlaciones entre los caracteres biológicos de las especies y sus patrones de distribución geográfica.

3.3. RESULTADOS

Las 22 especies quedaron agrupadas tras el análisis de clasificación en siete elementos florísticos y las 47 unidades geográficas en seis regiones florísticas (Fig. 3.2, Tabla 3.1). No obstante, la región subatlántica podría también considerarse como una subregión dentro de una región más amplia (mediterránea occidental). La frecuencia relativa de estos elementos en las regiones florísticas se muestra en la Fig. 3.2.

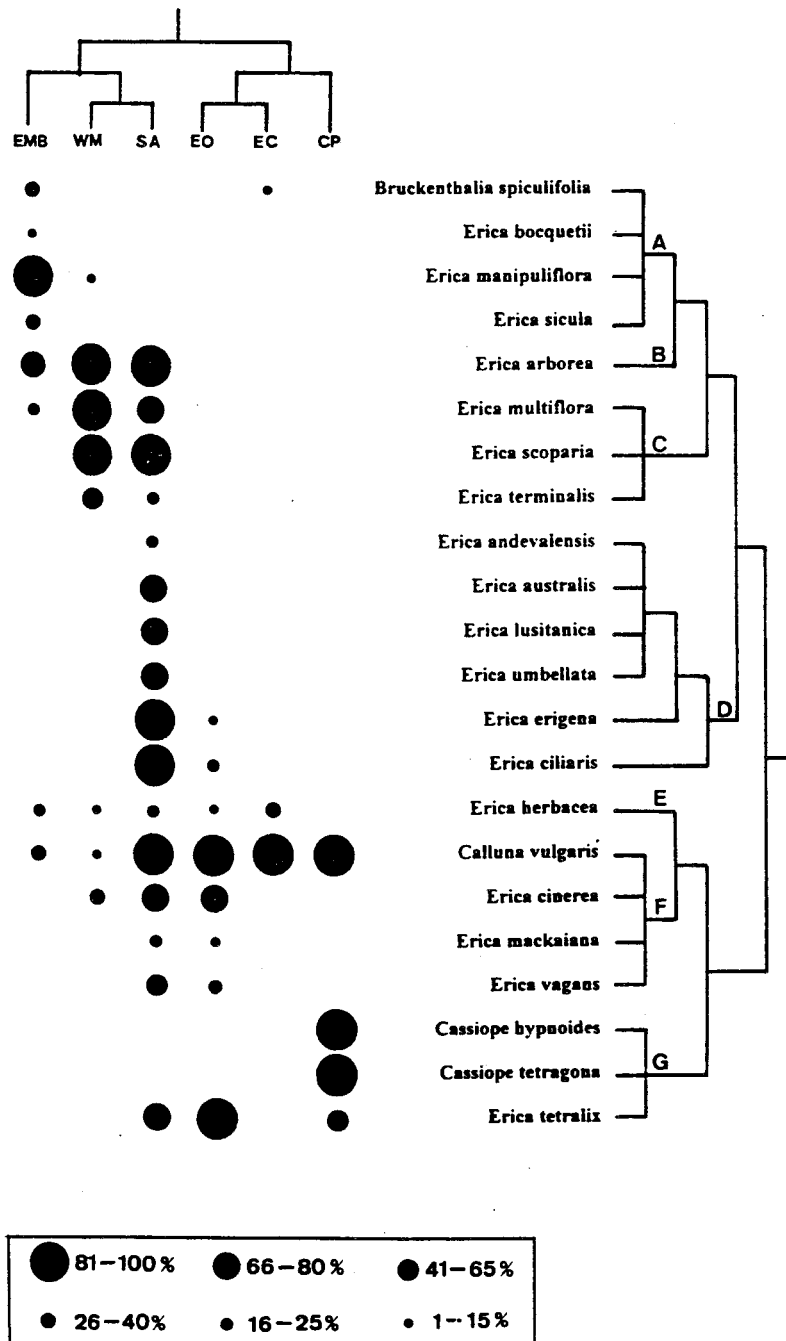


Fig. 3.2. Representación gráfica del análisis de clasificación (TWINSPAN) de las ericoideas según su distribución. En el dendrograma de las especies se indican los nudos que representan los siete elementos florísticos considerados: A, Mediterráneo oriental y balcánico; B, *Erica arborea*; C, Mediterráneo occidental; D, Subatlántico; E, *Erica herbacea*; F, Océanico; G, Circumpolar. Las 47 unidades geográficas se han agrupado en seis regiones florísticas (véase Tabla 3.1): EMB, este del Mediterráneo y Península Balcánica; WM, oeste del Mediterráneo; SA, región subatlántica; EO, región europea oceánica; EC, región europea central; CP región circumpolar. Se representa la abundancia relativa (%) de cada especie en las regiones florísticas (a partir del número de unidades en las que se registra una especie/número total de unidades de cada región florística)

Tabla 3.1. Regiones florísticas definidas en el análisis TWINSPLAN de clasificación.

Mediterránea oriental y Balcánica	Mediterránea occidental	Subatlántica	Europea oceánica	Europea continental	Circumpolar
Bulgaria (Bu)	Italia (It)	Marruecos (Ma)	Irlanda (Hb)	Hungría (Hu)	Finlandia (Fe)
Turquía (Tu)	I. Baleares (Bl)	España (Hs)	Gran Bretaña (Br)	Rusia Centro (RC)	Noruega (No)
Anatolia (An)	Malta (Me)	Portugal (Lu)	Bélgica (Be)	Rusia Oeste (RW)	Suecia (Su)
Grecia (Gr)	Túnez (Tn)	Francia (Ga)	I. Feroes (Fa)	Rusia Este (RE)	Islandia (Is)
Yugoslavia (Ju)	Argelia (Ag)		Holanda (Ho)	Rumanía (Rm)	Rusia Norte (RN)
Albania (Al)	Córcega (Co)		Alemania (Ge)	Austria (Au)	I. Spitzbergen (Sb)
Creta (Cr)	Cerdeña (Ce)		Dinamarca (Da)	Checoslovaquia (Cz)	
I. del Egeo (EA)			Polonia (Po)	Suiza (He)	
Israel-Jordania (IJ)			Rusia Báltico (RB)		
Líbano-Siria (LS)					
Chipre (Cy)					
Libia (Li)					
Sicilia (Si)					

El elemento *Mediterráneo oriental y balcánico* lo constituyen tres especies del género *Erica* (*E. bocquetii*, *E. manipuliflora* y *E. sicula*) y *Bruckenthalia spiculifolia*. Esta última especie se distribuye por la Península Balcánica y Anatolia. *Erica bocquetii* es endémica de Anatolia. *Erica sicula* presenta enclaves disyuntos en Líbano, la península Cirenaica (Libia) e islas de Sicilia, Malta y Chipre. El área de distribución de *E. manipuliflora* es más amplia, extendiéndose por todo el este de la Cuenca hasta Italia.

El elemento *Mediterráneo occidental* está representado por *Erica scoparia*, *E. terminalis* y *E. multiflora*. Esta última especie tiene la distribución más oriental de este elemento, alcanzando la península Balcánica. En cambio, el área de distribución de *E. terminalis* se restringe a algunos enclaves de la Península Ibérica e Italia y a las islas de Córcega y Cerdeña.

En el elemento *Subatlántico* se incluyeron *Erica australis*, *E. umbellata*, *E. andevalensis*, *E. lusitanica*, *E. erigena* y *E. ciliaris*, todas de distribución fundamentalmente en la zona más atlántica del Mediterráneo occidental. *Erica ciliaris* y *E. erigena*, sin embargo, se distribuyen también por áreas del suroeste de la Región Boreal europea. Este hecho se refleja en el análisis de clasificación (Fig. 3.2), apareciendo más distanciadas de las otras cuatro especies.

El elemento *Oceánico europeo* está representado por *Erica cinerea*, *E. mackaiana*, *E. vagans* y *Calluna vulgaris*. Las amplitudes geográficas de estas tres especies de *Erica* son muy diferentes, pero se circunscriben en mayor o menor medida a la región europea oceánica. Sin embargo, *Calluna* extiende su área de

distribución por todo el continente europeo y el extremo norte de Marruecos, estando ausente sólo en las islas mediterráneas y regiones orientales de la Cuenca.

El elemento *Circumpolar* incluye las dos especies del género *Cassiope* y *Erica tetralix*.

Los dos últimos elementos florísticos diferenciados por el análisis de clasificación son en realidad dos especies no agrupadas. La primera de ellas, *Erica arborea*, tiene una distribución amplia por toda la Cuenca. La segunda, *Erica herbacea*, se extiende por las regiones continentales de Centroeuropa.

En la Fig. 3.3 se ha representado el número de especies de ericoideas existentes en las diferentes unidades geográficas. Puede observarse una mayor riqueza en las áreas más occidentales de la Cuenca y del suroeste de Europa. El tamaño del área, a pesar de la heterogeneidad tan elevada entre las diferentes unidades, no está asociado con la riqueza, no existiendo una correlación significativa entre ambas variables ($r=0,004$, $P=0,80$).



Fig. 3.3. Número de especies de ericoideas en las unidades geográficas.

Tabla 3.2. Resultados del análisis de ordenación (DCA) y correlación de las variables biológicas con los ejes tras la ordenación. Se incluyen sólo las variables que mostraron al menos una correlación significativa con alguno de los ejes (valor crítico= 0,361, p= 0,05, g.l.= 20).

	EJE 1	EJE 2	EJE 3	EJE 4
Autovalores	0,71	0,51	0,32	0,18
Correlaciones especies-variables	0,92	0,80	0,92	0,67
Varianza explicada especies	19,3	13,9	8,5	4,8
Varianza explicada relación especies-variables biológicas	27,6	15,1	12,2	3,7
Altu	-0,385	-0,447	--	--
CC	--	0,389	0,380	--
EX	-0,391	--	--	--
HR	-0,666	--	--	--
HI	0,610	--	--	--
HP	--	--	0,664	--
Acid	0,430	--	--	--
Ench	0,392	--	--	--

Las dos especies del género *Cassiope*, las ericoideas de distribución más septentrional, se situaron en el extremo positivo del eje 1.

En la zona negativa del eje 2 se ordenaron las ericoideas mediterráneo-occidentales junto a las subatlánticas y las europeas oceánicas.

En el cuadrante limitado por la zona negativa del eje 1 y positiva del eje 2 se situaron las ericoideas mediterráneo-orientales y balcánicas y *Erica herbacea*.

La presencia de *Erica arborea* por toda la Cuenca y la amplia distribución de *Calluna vulgaris* quedaron reflejadas en su ordenación en el DCA (Fig. 3.4a). La primera se ubicó en una posición intermedia entre los dos grupos de ericoideas mediterráneas. *Calluna vulgaris* se situó entre las ericoideas continentales del centro y este de Europa (*Erica herbacea* y *Bruckenthalia spiculifolia*) y las oceánicas.

Para la realización del análisis de correlación canónica (DCCA), *Cassiope hypnoides* y *C. tetragona* fueron hechas pasivas (consideradas con peso 0, una opción del DCCA, ter Braak 1991), ya que aglutinaban el resto de especies en el análisis. Este hecho es consecuencia de su presencia exclusiva en 6 unidades geográficas de características climáticas extremas. El análisis DCCA de 20 especies activas y 2 pasivas, 47 áreas y 11 variables ambientales mostró un patrón de ordenación de las especies similar al DCA (Fig. 3.5).

El eje 1 se correlacionó positivamente con la incidencia anual de heladas, $n(a)$ y $n(b)$, y de forma negativa con la temperatura media anual (T.med), los valores mínimos de temperatura (tmm y tma) y el déficit hídrico (DH) (Tabla 3.3). Este eje representa por tanto un gradiente de mediterraneidad decreciente. Las ericoideas de clima mediterráneo se situaron en la zona negativa, mientras que las de mayor influencia boreal se ordenaron en la zona positiva de este eje 1. En el extremo positivo se ubicaron las ericoideas circumpolares.

Tabla 3.3. Resultados del análisis de correlación canónica (DCCA). Se incluyen sólo las variables que mostraron al menos una correlación significativa con alguno de los ejes (valor crítico= 0,496, $p= 0,01$, g.l.= 20).

	EJE 1	EJE 2	EJE 3	EJE 4
Autovalores	0,519	0,403	0,084	0,054
Correlaciones especies-variables	0,919	0,865	0,678	0,631
Varianza explicada especies	16,4	12,7	2,7	1,7
Varianza explicada relación especies-ambiente	33,6	26,0	5,4	3,5
T.med	-0,868	--	--	--
OT	--	0,627	--	--
DH	-0,811	--	--	--
$n(a)$	0,788	--	--	--
$n(b)$	0,629	--	--	--
tm	-0,680	--	--	--
ta	-0,739	--	--	--
LA	--	-0,534	--	--

El eje 2 se correlacionó positivamente con la oscilación térmica (OT) y negativamente con la influencia oceánica (LA) (Tabla 3.3), representando un gradiente de oceanidad-continentalidad. Este eje separó las especies mediterráneo-orientales, sometidas a regímenes continentales más acusados, de las mediterráneo-occidentales (incluidas las subatlánticas). La distribución de *Erica arborea* prácticamente en todo el Mediterráneo volvió a reflejarse en su posición en este análisis (Fig. 3.5a), ubicándose en la zona central del eje 2. En el extremo positivo de este eje 2 también se situaron *Erica herbacea* y *Bruckenthalia spiculifolia*, dos

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. Patrones ecogeográficos

En primer lugar debe advertirse que la información obtenida para la realización de este estudio puede ser considerada *a priori* como poco precisa por los siguientes motivos:

- Los datos de presencia/ausencia de especies por unidad geográfica pesan de igual modo la presencia puntual y escasa que la frecuencia elevada y distribución continua.

- La falta de homogeneidad en la amplitud del área de las 47 unidades.

- La caracterización ambiental de las unidades geográficas se realiza a partir de valores promedio, siendo algunas unidades extremadamente heterogéneas ambientalmente (*e.g.* España, Francia, Italia, Argelia, Marruecos).

Todo ello debe traducirse en:

- Imprecisión de la delimitación de los elementos y, sobre todo, regiones florísticas.

- No detección de algunas correlaciones ambientales; es decir, es un análisis más bien conservador: las correlaciones observadas deben ser muy notables.

A pesar de ello, la amplitud de la escala ha permitido mostrar los gradientes ambientales predominantes y su relación con los patrones de distribución geográfica de las ericoideas (en adelante recibirán también el nombre genérico de "brezos") en Europa y la Cuenca Mediterránea.

Los resultados de la clasificación y la semejanza en la ordenación espacial de las especies en los análisis DCA y DCCA apoyan la idea de que la distribución de estas especies a escala europea y de la Cuenca Mediterránea está estructurada y responde a gradientes ambientales de mediterraneidad y oceanidad-continentalidad. Existen estudios que han detectado patrones de distribución ecogeográfica estructurada de las ericoideas a escala local (*e.g.* Aubert 1977, 1978; Rodríguez *et al.* 1994; capítulo 8) o a escala regional (*e.g.* Gimingham 1972; Gimingham *et al.* 1979).

Los brezos del elemento mediterráneo oriental y balcánico, *Erica bocquetii*, *E. manipuliflora* y *E. sicula*, se encuentran en áreas geográficas de claro carácter mediterráneo y sometidas a regímenes continentales propios del este de la Cuenca. *Bruckenthalia spiculifolia*, la cuarta especie de este elemento, es un brezo

marcadamente continental; se distribuye por las zonas interiores de la Península Balcánica y norte de Anatolia, siendo considerada representante del elemento eurosiberiano (Davis 1978).

Los brezos del oeste del Mediterráneo (incluidos los subatlánticos) se localizan sobre suelos ácidos bajo regímenes climáticos relativamente suavizados (de Benito 1948; Dahlgren & Lassen 1972; Malato-Beliz 1982; Arroyo & Marañón 1990). *Erica multiflora*, una especie calcícola y xerófila (Giroux 1934), constituye una clara excepción dentro de este grupo. Esta especie alcanza regiones del este de la Cuenca en su límite oriental de distribución.

Erica arborea es el único brezo mediterráneo que se distribuye a lo largo de toda la Cuenca, además de en la Región Macaronésica y el este de Africa (Etiopía y Valle del Rift). Es la especie de *Erica* de distribución más amplia. Su amplitud geográfica puede estar relacionada con su elevada amplitud ecológica (Aubert 1977, 1978; Rodríguez *et al.* 1994; capítulo 8). Esta circunstancia ha quedado reflejada en la posición de esta especie en los análisis DCA y DCCA.

Las dos especies del género *Cassiope* limitan su distribución a la región ártica del Globo (Hultén & Fries 1986), por lo que su inclusión en el elemento circumpolar parece plenamente justificada. No ocurre lo mismo con *Erica tetralix*, aunque ésta queda agrupada junto a ellas en el análisis de clasificación. La distribución de esta especie es templado-oceánica, extendiéndose también por zonas costeras del sur y oeste de Noruega, sur de Suecia, y en puntos localizados de la Cuenca del Mar Báltico y regiones interiores del norte de Europa (Hultén & Fries 1986). Su situación en los análisis DCA y DCCA, más cercana a las especies oceánicas que a las dos del género *Cassiope*, está en consonancia con el carácter oceánico de esta especie.

Los dos gradientes ambientales, oceanidad y mediterraneidad, alcanzan los valores más elevados en el extremo occidental de la Cuenca Mediterránea y suroeste de Europa, siendo las unidades de esta zona las más ricas en especies de ericoideas (Fig. 3.3). La influencia templado-oceánica ha sido puesta de manifiesto en la distribución geográfica y la ecología de la mayoría de las ericoideas (*e.g.* de Benito 1948; Gimingham 1960; Bannister 1965, 1966; Gimingham 1972; Gimingham *et al.* 1979). Por el contrario, la Cuenca Mediterránea se ha asociado a la ausencia de comunidades vegetales dominadas por estas plantas (*e.g.* Specht 1979a; Quezel 1981). Los resultados de este estudio indican, sin embargo, que hay un mayor número de especies de ericoideas con afinidad mediterránea (todas ellas pertenecientes al género *Erica*), si bien es cierto que las áreas mediterráneas más ricas en estas especies son las del extremo occidental de la Cuenca, sometidas a una notable influencia atlántica.

3.4.2. Patrones biológicos

Las ericoideas mediterráneas se asocian a variables biológicas que pueden definir el síndrome mediterráneo en esta subfamilia (Fig. 3.6). Son plantas de altura elevada y hojas completamente revolutas (posible adaptación a los periodos de sequía estival) frente al tamaño mediano a pequeño y hojas parcialmente revolutas de los brezos oceánicos. Respecto a las características florales, Arroyo y Herrera (1988) encontraron una tendencia hacia la anemofilia secundaria en ericoideas del suroeste de la Península Ibérica, expresada en una reducción en el tamaño de las flores y pérdida de su vistosidad. En este estudio, el tamaño de la corola no respondió de modo significativo a ningún patrón geográfico, si bien las ericas de flores más pequeñas (*E. scoparia*, *E. arborea*, *E. manipuliflora*) son brezos mediterráneos. La exorción de los estambres tuvo una correlación negativa significativa con el eje 1 del DCA, pudiendo ser considerado a esta escala como un síndrome floral mediterráneo en las ericoideas. Rebelo *et al.* (1985) asociaron este carácter en brezos sudafricanos a la polinización por himenópteros.

Las ericoideas del Mediterráneo oriental se situaron en el extremo negativo del eje 1 del DCA. Este eje mostró una correlación negativa con el carácter revoluto de las hojas, siendo ésta la correlación más elevada (en valor absoluto). Este hecho puede ser un reflejo del carácter xérico predominante en las comunidades leñosas del este de la Cuenca (Quézel 1981). Las ericoideas no son frecuentes en estas comunidades (de Benito 1948; Quezel 1981). Tampoco son frecuentes a escala geográfica amplia (Fig. 3.2), salvo *Erica manipuliflora*, la ericoidea mediterráneo-oriental de mayor amplitud ecológica (Davis 1978).

Erica erigena y *E. ciliaris* fueron incluidas en el elemento subatlántico. Sin embargo, participan de síndromes oceánicos. Este hecho resulta comprensible en función de su distribución en áreas de la Europa oceánica. La presencia de estas especies en dominios mediterráneos de las áreas más occidentales de la Cuenca (España, Portugal y Marruecos) resalta el carácter oceánico de estas unidades. *Erica andevalensis* constituye un caso particular más llamativo. Esta especie, aunque es endémica del suroeste de la Península Ibérica (Comarca del Andévalo, Huelva) participa de todos los caracteres morfológicos del síndrome oceánico (*e.g.* plantas de tamaño mediano, hojas no revolutas, estambres insertos en la corola). El hábitat de esta especie se restringe a los derrubios procedentes de las minas de piritita, en zonas muy próximas a cursos de agua, sobre suelos sueltos y poco desarrollados, con valores de pH próximos a 3 (Soldevilla *et al.* 1992). Esta situación de cierta humedad

y acidez puede acercarse a las que los brezos oceánicos encuentran en las turberas de la Europa atlántica (Gimingham *et al.* 1979). Sin embargo, el carácter mediterráneo de esta especie se deduce de la aparente resistencia a períodos de fuerte sequía estival.

Los brezales sobre suelos ácidos son las comunidades leñosas dominantes en la Europa atlántica (Gimingham *et al.* 1979). Sin embargo, son comunidades pobres en especies, donde *Calluna* es casi siempre el brezo dominante (Gimingham 1972; Gimingham *et al.* 1979). En cambio, en el extremo occidental de la Cuenca se ha observado un importante centro de diversidad de ericoideas (Fig. 3.2), debido fundamentalmente a especies del género *Erica*. En esta región pueden encontrarse, aunque de forma más aislada, comunidades vegetales asociadas a suelos ácidos y dominadas por diferentes especies de brezos (Dahlgren & Lassen 1972; Rivas-Martínez *et al.* 1980; Malato-Beliz 1982; Perrinet 1988; Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1995a, b). A pesar de su carácter mediterráneo estos brezos viven en áreas sometidas a una relativa influencia oceánica. La región del Estrecho de Gibraltar constituye uno de los ejemplos más notables de brezales en el oeste de la Cuenca (Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1995a, b). Estos brezales presentan características florísticas y, sobre todo, estructurales que los diferencian de los de la Europa atlántica ("brezales de *Calluna-Erica*" *sensu* Specht 1979a). Aunque también aparece *Calluna vulgaris* en su composición florística, su identidad mediterránea está determinada por la presencia de brezos mediterráneos (*e.g.* *Erica australis*, *E. scoparia*, *E. arborea*) como especies más abundantes y representativas de estas formaciones vegetales (Rodríguez *et al.* 1994; capítulo 8) así como por su coexistencia con especies de otros grupos vegetales y características netamente mediterráneas.

4. ECOLOGÍA CUANTITATIVA DE LAS COMUNIDADES

4.1. INTRODUCCIÓN

Una comunidad vegetal está formada por un conjunto de poblaciones de plantas que interactúan en un espacio y un tiempo determinados (Begon *et al.* 1988). La ecología cuantitativa de las comunidades vegetales tiene como uno de sus objetivos interpretar, de la forma más objetiva posible, las variaciones en la composición y abundancia relativa de las poblaciones (especies) en función de las variables ambientales. La cuantificación de la abundancia de las especies en las muestras de comunidades (como cobertura, densidad o frecuencia), la caracterización precisa de las condiciones del medio en cada unidad de muestreo y el análisis numérico **conjunto** (análisis directo de gradientes) de las variaciones en las especies y en las variables ambientales es la metodología más aconsejada para la descripción rigurosa de gradientes ambientales y cambios en la vegetación (ter Braak 1987; Palmer 1993).

Los brezales constituyen las formaciones vegetales más frecuentes en el área de estudio, asociados a la presencia de suelos ácidos y pobres en nutrientes, derivados de areniscas, y a la influencia atlántica del Estrecho de Gibraltar (Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1995a, b). Se extienden desde las cumbres desarboladas de las montañas hasta bajo el sotobosque de los quejigares en valles umbríos. Aparecen a ambos lados del Estrecho con extensiones similares. Poseen características en su composición florística y en su estructura que los distinguen de los brezales oceánicos del oeste de Europa, también sobre suelos ácidos y pobres, y de los matorrales basófilos circundantes (Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1995a, b).

Se han realizado numerosos estudios descriptivos (principalmente fitosociológicos) de estas comunidades (*e.g.* Rivas-Martínez 1979; Benabid 1982a; Díez Garretas *et al.* 1986; Asensi & Díez Garretas 1987; Benabid & Fennane 1994), aunque centrados en alguna de las dos zonas del Estrecho. No obstante, algunos de estos estudios señalan ciertas equivalencias entre ambas partes (*e.g.* Sauvage 1961; Nieto *et al.* 1991; Deil 1993; Galán 1993).

En este capítulo se lleva a cabo un estudio cuantitativo de los principales tipos de comunidades arbustivas sobre suelos ácidos en la región del Estrecho de

Gibraltar, relacionándolos con tres importantes grupos de factores ambientales: 1) las características del sustrato (acidez y fertilidad), 2) el grado de perturbación y 3) la cobertura arbórea.

La no inclusión de los factores climáticos como variables ambientales en este estudio puede justificarse por la relativa homogeneidad climática propia del área de estudio (capítulo 2), así como por la ausencia de información detallada (*i.e.* microclima) de cada parcela. De hecho, en un trabajo preliminar sobre la zona española del Estrecho (Ojeda *et al.* 1995a) se asignó convencionalmente a cada una de las parcelas los datos climáticos de la estación meteorológica más cercana (de un total de nueve estaciones) con el fin de incluir variables climáticas de modo exploratorio. El resultado fue la eliminación *a posteriori* de las mismas por falta de significado (*i.e.* correlaciones muy bajas) en el estudio.

Las comunidades riparias y la vegetación leñosa de las zonas altas (alturas superiores a 1400 m) de los montes Jbel Bouhachem y Jbel Soukna se han excluido de este estudio debido a que son comunidades *a priori* muy diferentes desde el punto de vista florístico y fisiognómico. Las primeras son comunidades sobre rocas, con *Cistus laurifolius*, *Genista quadriflora* como especies leñosas dominantes, y pies aislados de *Quercus pyrenaica*, no apareciendo ninguna especie de brezo. Las comunidades riparias no tienen un matorral de sotobosque claramente diferenciado del estrato arbóreo, existiendo en realidad una estructura vertical mucho más compleja.

4.2. MÉTODOS

4.2.1. Obtención de los datos

Selección y análisis de la composición florística de las parcelas. Se seleccionaron 63 puntos de muestreo (véase Fig. 2.1), 31 en la zona norte del Estrecho (a partir de ahora se aludirá también a esta zona de forma breve con el nombre de **Algeciras**) y 32 en el lado sur (a partir de ahora también **Tánger**). Dicha selección se llevó a cabo mediante muestreo estratificado al azar, con el fin de representar la máxima variabilidad de comunidades a lo largo del área y tratando de representar los tipos de comunidades ya establecidos en estudios descriptivos previos (véanse referencias más arriba). Dos de las parcelas marroquíes no corresponden a la región del Estrecho propiamente dicha. La primera de ellas se encuentra sobre suelos

ácidos similares en la región de Bab Berred y la segunda se sitúa en la región de Taza (véase Fig. 2.1). La razón de incluir esta última parcela, tan alejada del área de estudio se debe a la presencia (de forma disyunta) de especies comunes con la región del Estrecho (Sauvage 1961).

En cada una de las parcelas se midió la cobertura vegetal del estrato arbustivo mediante el método de intercepción (Canfield 1941) en un transecto lineal de 100 m. Se registró la identidad de cada una de las especies cuya proyección ortogonal interceptaba el transecto así como la amplitud de sus intercepciones con una aproximación de ± 10 cm. La nomenclatura de las especies sigue a Valdés *et al.* (1987) y a Jahandiez & Maire (1931-34) para las especies no presentes en la *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Se obtuvo así una matriz florística de especies por parcelas, incluyéndose en las celdas los valores de cobertura de las especies en cada punto de muestreo. Utilizando los mismos transectos, se estimó en cada parcela la altura media del estrato arbustivo.

Para la cobertura arbórea se utilizó el mismo transecto de intercepción lineal, en este caso con una aproximación de ± 50 cm. Se estimó así mismo la densidad arbórea en cada comunidad. Para ello se utilizó una composición de dos métodos "Wisconsin" de distancias: el método del "individuo más cercano" (Cottam *et al.* 1953) y el de "los vecinos más próximos" (Cottam & Curtis 1956). Estos métodos calculan la distancia media entre pares de árboles y establecen funciones que relacionan este valor con la densidad. El valor medio de los resultados obtenidos por cada uno de estos dos métodos es el que proporciona una mejor estimación del valor real de la densidad en los bosques del área de estudio (Ojeda *et al.*, inédito). Para el primer método se tomaron 20 puntos equidistantes 5 m en el transecto lineal de cada parcela, midiéndose las distancias a los árboles más cercanos. Para el segundo se midió la distancia al vecino más cercano de cada uno de los árboles registrados por el primer método. Se anotó también, en ambos casos, la identidad de cada árbol con el fin de obtener la densidad relativa de cada especie (número de individuos de una especie/número total de árboles).

Características ambientales. Para determinar la acidez y fertilidad del sustrato se recogieron y mezclaron tres muestras de horizonte superficial de suelo (0-20 cm) en cada parcela. Estas muestras fueron secadas y sometidas a molienda-tamizado (2 mm) antes de ser analizadas. Las variables que se midieron en estos suelos fueron las siguientes:

- pH, medido en cloruro potásico (véase métodos en Guitián & Carballas 1976).

- Porcentaje de carbono orgánico (%C org.), como indicador de la materia orgánica existente en el suelo (véase métodos en *Métodos oficiales de análisis* 1986). La descomposición de la materia orgánica tiene como consecuencia la liberación de nutrientes minerales y energía. La tasa de descomposición de la materia orgánica en los suelos ácidos bajo brezales es baja (Gimingham *et al.* 1979; Groves 1981). Así pues, el porcentaje de carbono orgánico es considerado en este estudio como un estimador indirecto de la fertilidad (*i.e.*, los suelos menos fértiles tienen porcentajes elevados de carbono orgánico).

- Fósforo asimilable (P), medido en partes por millón (ppm). Estos suelos son, en general, muy pobres en fosfatos, utilizándose un método específico de extracción para este tipo de suelos (Bray & Kurtz 1945).

- Potasio asimilable (K), medido en partes por millón (véanse métodos en *Grupo de Trabajo de Normalización de Métodos Analíticos* 1976).

- Aluminio asimilable (Al), medido en partes por millón. Fue determinado mediante una técnica colorimétrica (Cabrera *et al.* 1981). Este metal se incluyó en el análisis porque su disponibilidad elevada en el complejo absorbente y sus problemas de toxicidad para las plantas constituyen una de las características de los suelos ácidos (Woolhouse 1981).

La información registrada sobre perturbación fue desglosada en los tres tipos de perturbación de origen antropógeno más frecuentes en el área: fuego, roza y ramoneo. La incidencia de cada uno de ellos fue evaluada en una escala de 1 a 3 basada en observaciones visuales durante el periodo de estudio (1990-1993) e información local.

Por último se anotaron una serie de parámetros geográficos para la caracterización medioambiental de cada parcela:

- Altitud (m.s.n.m.).

- Orientación, cuantificada en una escala numérica con el fin de poder ser incluida como variable en el análisis multivariante: norte (1), noreste o noroeste (2), este u oeste (3), sureste o suroeste (4) y sur (5). Los valores son crecientes con la máxima insolación en el hemisferio norte. De este modo, las comunidades en las cimas de los cerros, sin orientación, se incluyeron con el valor 5 (sur), debido a su máxima insolación.

Con los datos de cobertura arbórea, características del sustrato, perturbación y parámetros geográficos se construyó una matriz ambiental (11 variables ambientales x 63 parcelas). Los datos que faltan (0,6% de las celdas) fueron reemplazados por los valores medios para las variables correspondientes con el fin de que la matriz no

quedase incompleta y que estos valores no afectasen a la influencia de las variables en los análisis.

4.2.2. Análisis numéricos

En primer lugar, la matriz florística fue sometida a un análisis de clasificación con el fin de definir grupos de comunidades entre las 63 muestras en función de su composición en especies y cobertura de las mismas. Se utilizó para ello el programa NTSYS-pc, versión 1.80 (Rohlf 1993). Se obtuvo una matriz simétrica de distancias entre parcelas utilizando el coeficiente BRAY-CURTIS. Se elaboró entonces un conjunto de dendrogramas alternativos posibles mediante la opción FIND y el método de agrupamiento jerarquizado COMPLETE (procedimiento SAHN, Rohlf 1993) con el fin de detectar grupos (*clusters*) estables de parcelas en dichos dendrogramas.

Para detectar relaciones entre la distribución y cobertura de las especies en las parcelas y las variables ambientales, se llevó a cabo un análisis canónico de correspondencias corregido (DCCA), en el cual los ejes de ordenación son combinaciones lineales de las variables ambientales (ter Braak 1987). La ordenación se realizó tanto para parcelas como para especies. Para ello se utilizó el programa CANOCO versión 3.12 (ter Braak 1991) seleccionando la opción de corrección de la curvatura en la ordenación por un polinomio de 2º orden.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Clasificación de las comunidades

El resultado del análisis de clasificación de las 63 muestras consiste en un conjunto de 15 dendrogramas posibles. Sin embargo, la agrupación de comunidades se mantiene en todos ellos, siendo 14 de ellos idénticos (pueden existir diferencias mínimas que no se expresan en el resultado gráfico debido a la resolución elegida, pero el análisis recoge el número de ellas en forma de "repeticiones de un *cluster*", Rohlf 1993). Este análisis ha permitido establecer 6 grandes grupos de comunidades (Fig. 4.1), aunque la heterogeneidad dentro de cada grupo [v.d., valor medio (\pm desviación típica) de los valores de diferenciación de las bifurcaciones del dendrograma, véase Fig. 4.1] es elevada.

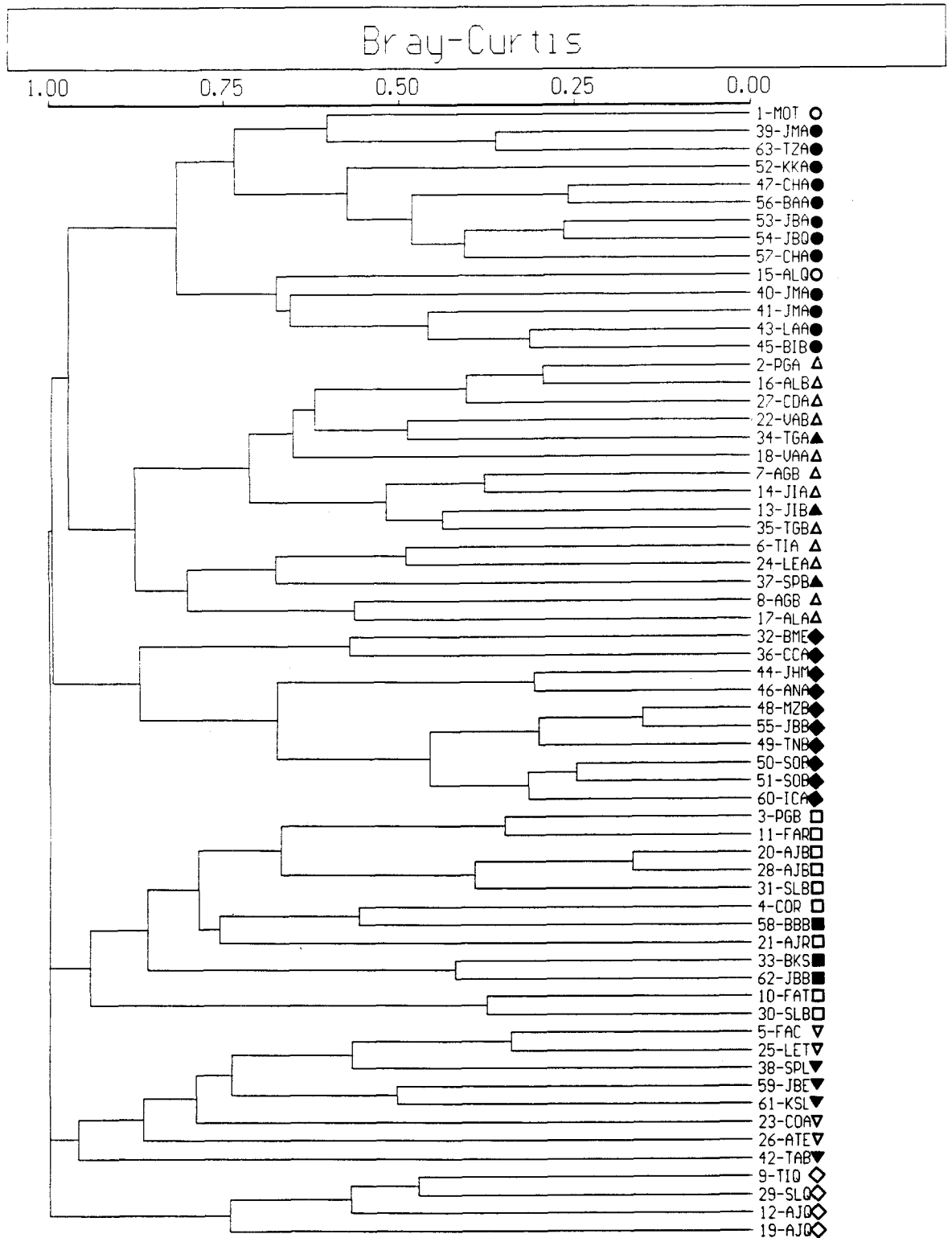


Fig. 4.1. Análisis de clasificación de las 63 parcelas (coeficiente Bray-Curtis, método COMPLETE-LINK, Rohlf 1993). Los símbolos representan los seis grupos de comunidades definidos en el análisis: *Herrizas* (□, ■), *Alcornocales-ESC* (△, ▲), *Herrizas africanas* (◆), *Alcornocales-EAR* (○, ●), *Coscojares* (▽, ▼), *Quejigares* (◇). Los colores blanco y negro indican la localización de las parcelas en los lados español y marroquí del Estrecho respectivamente.

Los grupos definidos son:

1.- "**Herrizas**" (n=12, v.d.= $0,607 \pm 0,267$). Brezales densos, generalmente de altura media inferior a un metro ($\bar{x}= 0,9 \pm 0,4$ m). Se encuentran en las zonas altas de montes y cerros, sobre suelos ácidos derivados de arenisca, con los valores más bajos de pH ($\bar{x}= 4,9 \pm 0,3$), pobres en nutrientes y alto contenido en carbono orgánico ($\bar{x}= 5,5 \pm 1,8$ %). Presentan así mismo las concentraciones más elevadas de aluminio soluble (hasta 486 ppm, $\bar{x}= 142,6 \pm 149,4$ ppm). Generalmente se encuentran desprovistos de estrato arbóreo o con individuos aislados y pequeños de *Quercus suber* o *Pinus pinaster* (una media de 68 árboles/Ha). En zonas de altitud elevada (c.1000 m) aparecen pequeños bosquetes muy densos de arbolillos de *Quercus pyrenaica* (hasta 2128 árboles/Ha). Las herrizas aparecen más representadas en Algeciras (9 parcelas) que en Tánger (tres parcelas). Son comunidades relativamente pobres en especies ($\bar{x}= 13,25 \pm 3,5$ especies interceptadas por la línea de 100 m), dominadas por plantas propias de condiciones de acidez y escasez de nutrientes (e.g. *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Erica australis*, *E. umbellata*, *Calluna vulgaris*, *Genista tridens*, *G. tridentata*, *Stauracanthus boivinii*, *Satureja salzmannii*).

2.- "**Alcornocales-ESC**" (n=15, v.d.= $0,594 \pm 0,195$). Este es el grupo más numeroso. Está formado por brezales de altura media moderada ($1,2 \pm 0,6$ m) sobre suelos arenosos o margoarenosos, generalmente derivados de areniscas, también ácidos (pH= $5,1 \pm 0,5$) pero con niveles más altos de fertilidad que el grupo anterior y concentraciones más bajas de aluminio soluble, aunque éstas son aún moderadamente elevadas (hasta 112 ppm, $\bar{x}= 37,7 \pm 42,1$ ppm). *Erica scoparia* es casi siempre el brezo dominante. Constituyen generalmente sotobosques de alcornocales o sus brezales de sustitución, de ahí el nombre aplicado a este grupo. Son las comunidades con un mayor número de especies leñosas interceptadas por el transecto lineal (hasta 25 especies, $\bar{x}= 20,3 \pm 2,7$) Las especies dominantes son *Cistus salvifolius*, *Erica scoparia*, *Genista triacanthos* y *Ulex borgiae*. Este grupo está representado en Algeciras por 12 parcelas mientras que sólo aparecen tres parcelas tingitanas incluídas en él.

3.- "**Alcornocales-EAR**" (n=14, v.d.= $0,541 \pm 0,215$). Sólo dos parcelas de este grupo son de Algeciras, las 12 restantes corresponden a comunidades tingitanas. Se asientan sobre suelos generalmente arenosos y de carácter ácido (pH= $5,2 \pm 0,4$), aunque no necesariamente derivados de areniscas, de fertilidad moderada y niveles bajos de aluminio cambiante ($\bar{x}= 11,7 \pm 14,7$ ppm). Constituye un grupo de brezales relativamente poco heterogéneo y relativamente pobre en especies ($\bar{x}= 14,4 \pm 2,8$), de altura elevada a muy elevada (hasta c. 3 m, $\bar{x}= 1,8 \pm 0,7$ m), generalmente formando sotobosques de alcornocales relativamente poco perturbados, incluso en Marruecos,

donde son mayoría. *Erica arborea* y *Arbutus unedo* son las especies con mayores valores de cobertura en estas comunidades.

4.- "**Herrizas africanas**" (n=10, v.d.= $0,490 \pm 0,282$). Son brezales excepcionalmente degradados, poco densos y de poca altura media ($\bar{x} = 0,8 \pm 0,4$ m). Todos sus representantes pertenecen a comunidades tingitanas, de ahí su nombre. Se encuentran sobre suelos arenosos, ácidos (pH= $5,2 \pm 0,5$) y muy degradados, generalmente derivados de areniscas, pobres en nutrientes y con niveles medios a elevados de aluminio (hasta 110 ppm, $\bar{x} = 33,4 \pm 39,4$ ppm). Reune las comunidades más pobres en número de especies leñosas (con un mínimo de seis especies interceptadas, $\bar{x} = 9,5 \pm 3,7$), dominadas por *Cistus crispus*, *C. monspeliensis* y *Erica arborea*.

5.- "**Coscojares**" (n=8, v.d.= $0,722 \pm 0,231$). La coscoja (*Quercus coccifera*) no es una especie frecuente en el área de estudio, apareciendo sólo de forma notable en estas comunidades. Sin embargo, este es el grupo más heterogéneo como se desprende del mayor valor medio de distancias en el *cluster*. Está representado por cuatro parcelas en Algeciras y cuatro en Tánger. El número de especies leñosas en estas comunidades no es muy elevado (de 10 a 19 especies registradas en los transectos, $\bar{x} = 14,6 \pm 3,1$). Las especies características de este grupo son *Quercus coccifera*, *Cistus monspeliensis*, *Calicotome villosa*, *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea*, *Chamaerops humilis*. Las ericoideas no tienen valores altos de cobertura, siendo *Erica scoparia* el brezo más frecuente en los coscojares de Algeciras y *E. arborea* en los tingitanos. Así pues, a diferencia del resto, estas comunidades no son consideradas brezales, incluyéndose en este estudio como referencia de matorrales tipo "maquis" en la región del Estrecho. Se asientan sobre suelos calizos, margosos o margoarenosos, de pH débilmente ácido a neutro ($\bar{x} = 6,0 \pm 0,3$), relativamente fértiles y con niveles bajos de aluminio soluble en el complejo absorbente ($\bar{x} = 9,4 \pm 21,7$ ppm). Sin embargo, existe una excepción muy llamativa: un brezal costero de *Erica multiflora* (con un 71,6% de cobertura de esta especie), situado en la bahía de Tánger (parcela 42), que el análisis de clasificación he incluido en este grupo. Este brezal puede considerarse como muy diferente a las 62 comunidades restantes incluídas en este estudio. No obstante, para el resto de la Memoria, quedará englobado en este grupo.

6.- "**Quejigares**" (n=4, v.d.= $0,697 \pm 0,230$). Las cuatro parcelas pertenecientes a este grupo se encuentran en la zona española del área de estudio. Son comunidades esciófilas, sobre suelos profundos derivados de areniscas, húmedos y muy humificados, bajo espesos bosques de *Quercus canariensis*. Estos suelos son ácidos (pH= $5,2 \pm 0,3$), relativamente fértiles y con contenido bajo de aluminio

soluble ($\bar{x} = 9,5 \pm 9,3$ ppm). Tienen los valores más altos de cobertura arbórea, siendo este estrato arbóreo rico en especies (hasta siete especies). En cambio, el estrato arbustivo está poco desarrollado ($\bar{x} = 13,0 \pm 2,6$ especies interceptadas) debido a las condiciones de sombra: las especies leñosas tienden a alcanzar aquí porte arborescente, siendo también abundantes en estas comunidades las especies leñosas trepadoras. Se desarrollan sobre suelos profundos y húmedos derivados de areniscas, a veces suelos mixtos de areniscas y arcillas. *Quercus canariensis*, *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*, *Rubus ulmifolius*, *Hedera helix*, *Viburnum tinus*, *Lonicera peryclimenum* subsp. *hispanica*, *Ruscus aculeatus*, *R. hypophyllum* y *Smilax aspera* pueden considerarse especies características de estas comunidades.

4.3.2. Ordenación de las comunidades y relación con las variables ambientales

El resultado final del análisis se expresa en la Tabla 4.1 y se representa en la Fig. 4.2.

Tabla 4.1. Resultados del análisis canónico de correspondencias (DCCA). Sólo se incluyen las variables que mostraron al menos una correlación significativa con alguno de los ejes (valor crítico= 0,391, $p = 0,001$, g.l.= 61).

	EJE 1	EJE 2	EJE 3	EJE 4
Autovalores	0,502	0,405	0,262	0,098
Correlaciones especies-variables ambientales	0,834	0,837	0,818	0,615
Varianza explicada (especies)	7,1	5,8	3,7	1,4
Varianza explicada (relación especies-variables ambientales)	25,1	20,1	13,1	4,9
Correlaciones variables ambientales-ejes				
Altitud	-0,4957	-	-	-
pH	0,6122	-	-	-
C org.	-0,4484	-	-	-
P	-	-	0,5347	-
Al	-0,5587	-	-	-
Fuego	-	-0,4007	-	-
Ramoneo	0,4865	-	-	-
Cobertura arbórea	-	0,6941	-	-

El eje 1 del DCCA está correlacionado positivamente con el pH del suelo y la perturbación por ramoneo y negativamente con la altitud, la concentración de

carbono orgánico y el contenido de aluminio disponible en el suelo (Tabla 4.1), representando fundamentalmente un gradiente ambiental de acidez y fertilidad. En el extremo negativo de este eje se ordenan las parcelas de brezales sobre litosuelos de areniscas, fundamentalmente en las zonas altas de los cerros. Las especies situadas hacia el extremo negativo del eje 1 son *Genista tridentata*, *Bupleurum foliosum*, *Halimium alyssoides* subsp. *lasianthum*, *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Quercus lusitanica*, *Stauracanthus boivinii*, *Genista tridens*, *Erica australis*, *Halimium halimifolium*, *Helianthemum origanifolium*, *Erica umbellata*, *Thymus riatarum* (un tomillo endémico del norte de Marruecos que aparece en el Rif y en Tazzeke), *Calluna vulgaris*, *Satureja salzmännii* y *Thymelaea villosa*.

En el extremo positivo de este eje 1 se ordena un grupo muy nutrido y heterogéneo de parcelas compuesto por sotobosques de quejigares y alcornocales, brezales y otros matorrales de sustitución. Este grupo de parcelas se ordenan a lo largo del eje 2 del DCCA.

El eje 2 se correlaciona positivamente con la cobertura arbórea y negativamente con la perturbación por fuego (Tabla 4.1), representando un gradiente de conservación. En el extremo positivo de este eje 2 se ordenan los sotobosques de quejigares y de alcornocales más conservados. Estas comunidades se encuentran en los fondos de los valles sobre suelos profundos, húmedos y ácidos, aunque relativamente fértiles. Los valores de cobertura arbórea son elevados. Las especies ordenadas hacia el extremo positivo del eje 2 del DCCA son *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*, *Ruscus aculeatus*, *Lonicera periclymenum* subsp. *hispanica*, *Nerium oleander*, *Rubus ulmifolius*, *Ruscus hypophyllum*, *Hedera helix* y *Quercus canariensis*.

En el extremo negativo de este eje 2, y en el positivo del eje 1, se sitúa un conjunto de parcelas sobre suelos arcillosos y margosos, menos ácidos y más fértiles ("bujeos"). Son *coscojares* y algunas *herrizas africanas*, sometidos a niveles elevados de perturbación por fuego y ramoneo. La mayoría de estas comunidades son tingitanas. Las plantas con coordenadas negativas respecto a este eje 2 son, entre otras, *Erica multiflora*, *Tetraclinis articulata*, *Dittrichia viscosa*, *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis*, *Cistus monspeliensis*, *Quercus coccifera*, *Genista linifolia*, *Ulex baeticus* subsp. *scaber*, *Pistacia lentiscus* y *Staehelina dubia*.

Entre la zona central del eje 2 y la central-negativa del eje 1 se ubican un grupo de parcelas de alcornocales y brezales de sustitución sobre suelos arenosos o margoarenosos de naturaleza ácida, generalmente derivados de areniscas. *Cistus salvifolius*, *Erica scoparia*, *Genista triacanthos*, *Ulex borgiae*, *Myrtus communis*,

Lithodora prostrata subsp. *lusitanica* y *Phillyrea angustifolia* son algunas de las especies ordenadas en esta zona del análisis.

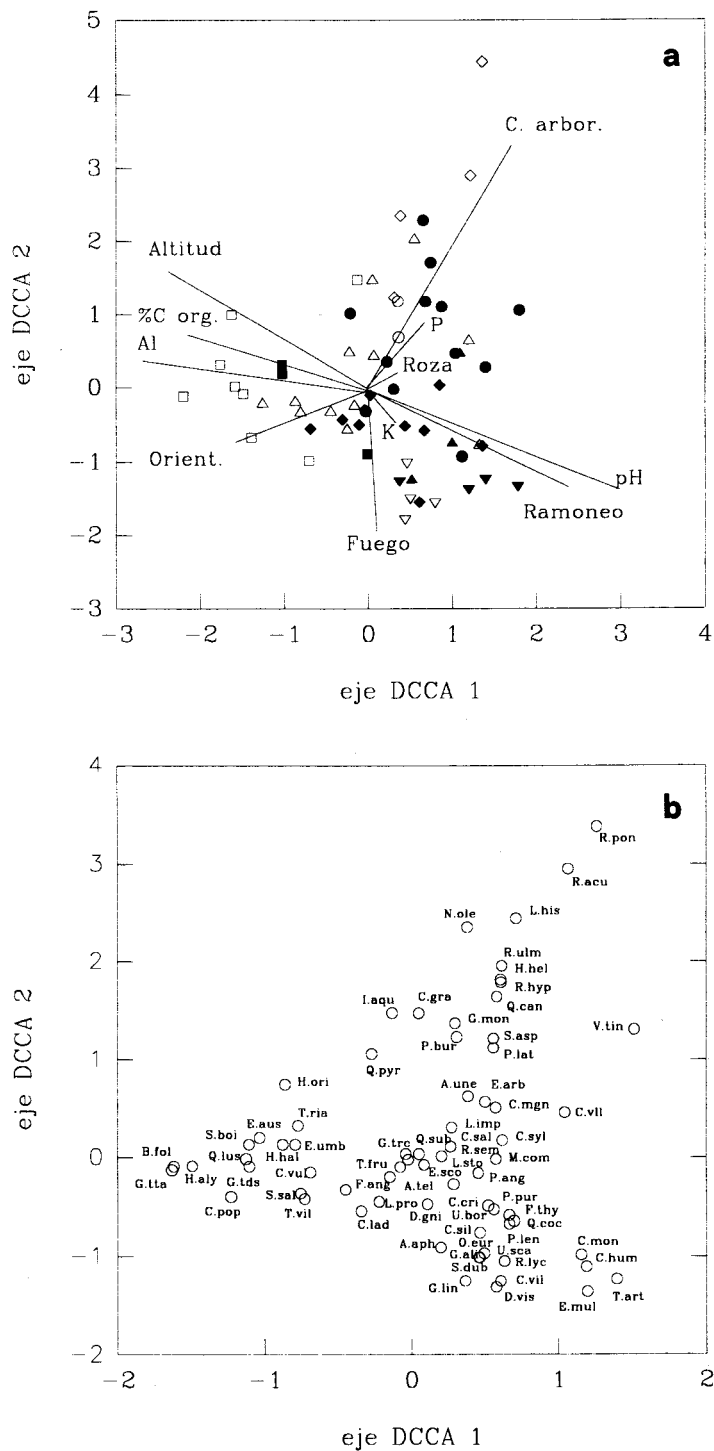


Fig. 4.2. Representación gráfica del análisis canónico de correspondencias (DCCA). (a) Ordenación conjunta de las parcelas y las variables ambientales (las coordenadas de las variables ambientales han sido multiplicadas por cuatro). Los símbolos de las parcelas se corresponden con los grupos de comunidades definidos por el análisis de clasificación (véase Fig. 4.1). (b) Ordenación de las especies.

En la zona central-negativa del DCCA se agrupa un conjunto de alcornoques y brezales, principalmente marroquíes (*herrizas africanas*), sobre suelos arenosos y pobres en nutrientes sometidos a niveles muy elevados de perturbación, fundamentalmente por roza. Son comunidades pobres en especies, donde las especies generalistas (*i.e.*, *Cistus crispus*, *Erica arborea*, *Cistus monspeliensis*, *Lavandula stoechas*, *Adenocarpus telonensis*), que aparecen en menor medida en los restantes grupos de comunidades, son dominantes.

4.4. DISCUSIÓN

La presencia notable de brezales en el paisaje vegetal del Estrecho de Gibraltar está determinada por la naturaleza ácida y el bajo nivel de fertilidad de gran parte de sus suelos (Arroyo & Marañón 1990). Por el contrario, estas comunidades no son frecuentes en el resto de la Cuenca Mediterránea, caracterizada por una alta fertilidad de los sustratos (Lamont 1994) y dominada por comunidades vegetales tipo "maquis" o "garriga", no ericoides (Specht 1979a; Quezel 1981; Tomaselli 1981).

En la región del Estrecho pueden distinguirse diferentes tipos de brezales asociados a suelos ácidos, desde los densos brezales de cumbre sobre suelos pobres en nutrientes y generalmente desprovistos de estrato arbóreo (*i.e. herrizas*) a los sotobosques umbríos de los bosques de quejigos (*i.e. quejigares*), sobre suelos forestales profundos y húmedos en los fondos de los valles, pasando por sotobosques de alcornoques y sus brezales de sustitución en las laderas intermedias (*i.e. alcornoques-ESC*). La variación gradual de estas comunidades se asocia a un gradiente ambiental predominante, en un extremo es determinante la tolerancia a niveles bajos de pH y fertilidad y, en el otro extremo la competencia ecológica (Ojeda *et al.* 1995a). Los coscojares representan en el área la vegetación tipo "maquis", típica de la Cuenca Mediterránea (Quezel 1981). Se encuentran sobre los suelos arcillosos, menos ácidos y con niveles superiores de fertilidad. Este patrón se ha observado de forma paralela en ambos lados del Estrecho, en consonancia con la semejanza florística y de vegetación de ambas penínsulas (Deil 1990; Valdés 1991; Ojeda *et al.* 1995b).

No obstante, la proporción de los grupos de comunidades en ambas penínsulas es muy diferente de la igualdad que podría predecirse *a priori*. La ausencia de *quejigares* en la península tingitana es el primer hecho diferencial destacable. No debe entenderse necesariamente como una falta absoluta de estas

comunidades, sino como una diferencia significativa en la presencia relativa con respecto a Algeciras. Barberó *et al.* (1981) citan la asociación *Rusco hypophylli-Quercetum canariensis* en la región de Tánger, que debe corresponderse aproximadamente con este grupo de comunidades. Sin embargo, estos autores ya advierten una presencia relictual en esa zona.

En este estudio se incluyen dos comunidades tingitanas con *Quercus canariensis*. Sin embargo, la proporción de especies del estrato arbustivo es diferente a la de los quejigares de Algeciras (Tabla 4.2). Resulta destacable la menor presencia en los sotobosques tingitanos de plantas asociadas a umbrías (e.g., *Rubus ulmifolius*, *Hedera helix*, *Lonicera periclymenum* subsp *hispanica*, *Ruscus hypophyllum*) y la mayor cobertura de arbustos de bosques más abiertos (e.g. *Erica arborea*, *Arbutus unedo*). A esto hay que añadirle la ausencia absoluta de *Rhododendron ponticum* subsp *baeticum* en la península tingitana (Deil 1990; Mejías *et al.* 1994). Este último taxón es típico tanto de los bosques de galería, no estudiados aquí, como de los sotobosques más húmedos y conservados de los quejigares gaditanos (Díez-Garretas *et al.* 1986).

Tabla 4.2. Valores de cobertura de especies típicas del estrato arbustivo de los cuatro quejigares de Algeciras y los dos tingitanos. Estos últimos, aunque presentan *Quercus canariensis*, han sido incluidas en el tipo de comunidad *Alcornocal-EAR*, véase texto y Fig. 4.1.

ESPECIES ARBUSTIVAS	ALGECIRAS				TÁNGER	
	9-TIQ	12-AJQ	19-AJQ	29-SLQ	34-TGA	53-JBQ
<i>Quercus canariensis</i>	9,8	1,1	4,7	3,3	3,2	2,5
<i>Lonicera periclymenum</i> subsp. <i>hispanica</i>	6,6	0,2	4,2	0,6	-	-
<i>Rubus ulmifolius</i>	32,4	22,1	3,2	43,3	1,7	2,1
<i>Hedera helix</i>	8,3	0,3	0,1	4,2	-	-
<i>Smilax aspera</i>	10,6	5,0	2,3	4,9	0,9	-
<i>Ruscus aculeatus</i>	0,4	1,1	1,1	5	-	-
<i>Calamintha sylvatica</i>	2,3	0,1	0,1	0,1	1,4	0,4
<i>Phillyrea latifolia</i>	0,6	7,8	0,8	0	10,6	-
<i>Rhododendron ponticum</i> subsp. <i>baeticum</i>	-	-	11,4	24,7	-	-
<i>Erica arborea</i>	-	9,8	3,2	-	4,7	53,4
<i>Ruscus hypophyllum</i>	0,4	-	-	0,2	-	-
<i>Viburnum tinus</i>	0,1	-	-	1,5	1,0	-
<i>Genista monspessulana</i>	3,4	0,8	-	-	-	0,4
<i>Cistus salvifolius</i>	2,9	1,5	-	-	4,4	12,0
<i>Quercus suber</i>	-	-	1,2	-	0,5	0,5
<i>Arbutus unedo</i>	-	-	-	-	5,0	16,9
<i>Quercus coccifera</i>	-	-	-	-	6,8	3,5
Riqueza de especies arbustivas	16	14	12	10	24	11

La causa principal de estas diferencias y, en general, de la escasez de quejigares en Marruecos reside posiblemente en la mayor incidencia de la presión humana sobre la vegetación en ese lado del Estrecho (Barberó *et al.* 1981; Deil 1990). Los quejigares marroquíes son bosques más degradados, sobre suelos más erosionados, con valores inferiores de densidad y cobertura arbóreas (Tabla 4.3). Estas diferencias estructurales y, en menor medida, florísticas se reflejan en la posición de los quejigares de Algeciras en el DCCA, asociados a niveles elevados de fertilidad y cobertura arbórea.

Tabla 4.3. Características del estrato arbóreo de los cuatro quejigares de Algeciras y los dos de Tánger.

ESTRATO ARBÓREO	ALGECIRAS				TÁNGER	
	9-TIQ	12-AJQ	19-AJQ	29-SLQ	34-TGA	53-JBQ
Cobertura (m)	74,7	94,2	173,0	115,6	48,3	57,1
Densidad absoluta (árboles/Ha)	55,9	215,1	1542,4	2274,9	525,8	125,7
Densidad relativa (%)						
<i>Quercus canariensis</i>	75	57,1	40,9	86,4	-	11,3
<i>Quercus suber</i>	20,5	31,0	-	-	100	29,6
<i>Arbutus unedo</i>	-	7,1	2,3	-	-	31,8
<i>Erica arborea</i>	-	-	-	-	-	27,3
<i>Viburnum tinus</i>	-	-	20,5	4,6	-	-
<i>Phillyrea latifolia</i>	-	4,8	22,7	-	-	-
<i>Olea europaea</i>	4,6	-	-	-	-	-
<i>Rhododendron ponticum</i> subsp <i>baeticum</i>	-	-	9,1	6,8	-	-
<i>Crataegus monogyna</i> subsp <i>brevispina</i>	-	-	-	2,3	-	-
<i>Ilex aquifolium</i>	-	-	2,3	-	-	-
<i>Cytisus baeticus</i>	-	-	2,3	-	-	-

La menor extensión de las areniscas en la península tingitana así como su disposición espacial más fragmentada (véase Fig. 2.1), determinan una disminución del área y de las poblaciones de plantas asociadas a estos sustratos (*e.g.* *Erica australis*, *Quercus lusitanica*, *Satureja salzmännii*, *Stauracanthus boivinii*) y un mayor aislamiento de las mismas. Este hecho aumenta el riesgo de extinción de dichas poblaciones por causas ecológicas (*e.g.* perturbación) o genéticas (Schoener 1988), provocando un empobrecimiento de las comunidades asociadas a este tipo de "islas" (Bond *et al.* 1988). La mayor incidencia de la actividad antropógena en

Marruecos (Deil 1990) contribuye a desencadenar todo este proceso. El resultado es una desaparición progresiva de las comunidades más íntimamente asociadas a las areniscas, *herrizas* y *alcornoques-ESC*, en Marruecos y una sustitución de las mismas por brezales muy degradados y pobres en especies: las *herrizas africanas*. Estas últimas constituyen el grupo de comunidades más homogéneo, en los que no aparecen plantas asociadas a las areniscas o tienen valores de cobertura muy bajos (Tabla 4.4), siendo reemplazadas por unas pocas especies de mayor amplitud ecológica y corológica, propias de suelos erosionados (e.g. *Cistus crispus*, *C. monspeliensis*, *Erica arborea*).

Tabla 4.4. Valores medios de cobertura arbustiva de las especies más frecuentes y riqueza de especies en los tres tipos de comunidades asociados a sustratos derivados de areniscas.

Especies	HERRIZAS		ALCORNOCAL- ESC		HERRIZAS AFRICANAS
	Algeciras (n=9)	Tánger (n=3)	Algeciras (n=12)	Tánger (n=3)	Tánger (n=10)
<i>Erica australis</i>	18,1	25,9	1,5	-	0,7
<i>Calluna vulgaris</i>	18,2	38,1	9,6	16,4	3,0
<i>Stauracanthus boivinnii</i>	20,7	8,2	8,6	1,2	-
<i>Satureja salzmännii</i>	1,1	0,4	0,7	0,6	-
<i>Genista tridens</i>	3,7	-	1,2	2,0	0,1
<i>Genista tridentata</i>	8,4	0,3	0,3	-	-
<i>Thymelaea villosa</i>	0,1	0,4	0,05	-	-
<i>Quercus lusitanica</i>	22,6	1,3	4,4	3,2	-
<i>Cistus populifolius</i> subsp <i>major</i>	25,7	0,05	-	-	0,3
<i>Halimium halimifolium</i>	9,2	28,7	0,4	1,1	2,6
<i>Erica umbellata</i>	2,7	16,1	0,05	0,3	2,2
<i>Ulex borgiae</i>	0,8	-	4,2	-	-
<i>Genista triacanthos</i>	1,7	0,9	2,4	1,4	-
<i>Erica scoparia</i>	4,2	0,1	26,2	22,5	1,7
<i>Calamintha sylvatica</i>	-	-	0,4	0,5	0,7
<i>Lithodora prostrata</i> subsp <i>lusitanica</i>	0,3	0,1	0,2	1,1	-
<i>Quercus suber</i>	0,1	-	3,6	1,3	1,4
<i>Cistus salvifolius</i>	1,0	3,7	12,8	7,8	10,2
<i>Myrtus communis</i>	-	-	4,8	4,7	2,0
<i>Teucrium fruticans</i>	0,01	-	1,2	0,2	0,05
<i>Lavandula stoechas</i>	1,2	2,4	4,9	3,6	4,0
<i>Cistus crispus</i>	0,5	0,1	3,7	0,2	39,7
<i>Cistus monspeliensis</i>	-	-	0,01	-	2,7
<i>Erica arborea</i>	0,1	0,5	3,9	1,9	17,0
RIQUEZA DE ESPECIES	13,6	13,0	20,2	20,7	9,5

Los *alcornocales-EAR* son comunidades relativamente menos perturbadas (en comparación con otros tipos de comunidades tingitanas), cuya mayor presencia en Marruecos constituye otro hecho diferencial notable. Se caracterizan por una proporción baja de especies asociadas a areniscas y una presencia dominante de dos especies: *Erica arborea* y *Arbutus unedo*. Este tipo de comunidad constituye una representación de la vegetación asociada a bioclimas mediterráneos húmedos o subhúmedos, teniendo una amplia distribución por los sustratos no calizos de la Cuenca (Quezel 1981).

Así pues, existen dos factores de distinta naturaleza, uno biogeográfico y otro ecológico, que parecen determinar diferencias significativas en las comunidades vegetales de ambas penínsulas:

- 1.- Menor superficie de sustratos derivados de areniscas en Marruecos y disposición espacial más fragmentada y aislada, formando archipiélagos, de los mismos.

- 2.- Mayor intensidad de la actividad antropógena sobre la vegetación en la península tingitana.

A ello hay que añadirle el efecto barrera que el Estrecho puede haber ejercido sobre algunas especies (*e.g.* *Tetraclinis articulata*, *Rhododendron ponticum*, *Erica multiflora*, entre las que aparecen en las parcelas de estudio).

**5. BIODIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES:
RIQUEZA DE ESPECIES, ENDEMISMO Y
SINGULARIDAD TAXONÓMICA**

5.1. INTRODUCCIÓN

Los procesos históricos de especiación, migración, extinción y adaptación de las especies vegetales a las condiciones ambientales (*e.g.* climáticas, edáficas) se han considerado frecuentemente sólo desde una perspectiva regional amplia (*i.e.* flora). Sin embargo, son necesarios para explicar la estructura de las comunidades junto con los procesos ecológicos a escala local (*e.g.* competencia, coexistencia, extinción) (Ricklefs 1987).

Una de las características de las comunidades en que mejor puede apreciarse esta dualidad de factores (históricos y ecológicos) es la diversidad. La diversidad de las comunidades y de las floras con frecuencia se ha asimilado a riqueza de especies (*e.g.* Usher 1991). Sin embargo, parece claro que es necesario un tratamiento que cualifique las distintas especies según características propias que midan su papel e importancia (May 1990). La lista de características posibles puede ser potencialmente muy larga, aunque la disponibilidad de datos es limitada (Ojeda *et al.* 1995a).

La riqueza de especies, el nivel de endemismo y la rareza taxonómica (*sensu* May 1990) son tres características de las especies que pueden servir para cuantificar la biodiversidad de las comunidades de un modo más preciso. En estos tres componentes parece claro que influyen tanto los procesos históricos (*i.e.* evolutivos) a escala regional, como los procesos ecológicos a escala local (Ojeda *et al.* 1995a).

La riqueza de especies en una comunidad representa el balance final entre procesos de migración y especiación, que añaden especies a la comunidad, y procesos de adaptación, exclusión competitiva y perturbación, que pueden producir extinción local (Ricklefs 1987).

El endemismo es un término empleado no sólo para definir la rareza geográfica de un taxón (Rabinowitz 1981), sino también la particularidad de un conjunto de especies, sea una flora (Major 1988) o una comunidad (Kornas 1972; Arroyo & Marañón 1990). El endemismo de una comunidad o de una región está favorecido por la acción de procesos de especiación y adaptación a unos hábitats específicos o de fenómenos de regresión y extinción diferencial de sus taxones, quedando aislados geográfica y filogenéticamente. Por otro lado, las especies

endémicas son muy vulnerables a la fragmentación y reducción de sus poblaciones (Lamont *et al.* 1993) y a la destrucción de sus hábitats (Marshall 1988).

La información taxonómica refleja la influencia histórica a escala regional o local de los factores ecológicos y ambientales en las especies de una región o una comunidad (Ricklefs 1987; Cowling *et al.* 1992). La singularidad taxonómica (Ojeda *et al.* 1995a) constituye una simplificación práctica de esta idea compleja que trata de cuantificar el nivel de rareza taxonómica (*sensu* May 1990) y que es aplicable a cualquier grupo de plantas, desde floras a comunidades. No obstante, esta idea ha sido aplicada normalmente a floras o a grupos taxonómicos considerados representativos de las mismas (Vane-Wright *et al.* 1991).

Las comunidades leñosas de la Cuenca Mediterránea son relativamente ricas en especies en comparación con las de la Europa templada, en parte debido a su menor exposición a las glaciaciones del Pleistoceno (Grubb 1987). Los brezales de la región del Estrecho de Gibraltar muestran además unos niveles elevados de especies endémicas, perteneciendo muchas de ellas a géneros muy diversificados taxonómicamente (Arroyo & Marañón 1990; Ojeda *et al.* 1995a).

En este capítulo se analizan estas tres características o parámetros -riqueza de especies, endemismo y singularidad taxonómica- en las comunidades leñosas del Estrecho, relacionando sus patrones de variación con características ambientales (edáficas y de perturbación). Se utiliza para ello el gradiente ambiental definido por el eje 1 del análisis DCCA (véase capítulo 4). Así mismo, se comparan ambos lados del Estrecho, relacionando los posibles patrones de variación de estos parámetros con las diferencias en la incidencia de los procesos históricos y ecológicos derivados del modelo diferente de disposición espacial de las areniscas y la distinta intensidad de las perturbaciones (véase capítulo 4).

5.2. MÉTODOS

En primer lugar se cuantificaron los tres parámetros considerados en las parcelas y se obtuvieron posteriormente los valores medios para cada uno de los grupos de comunidades definidos por el análisis de clasificación (véase capítulo 4).

La *riqueza de especies* o diversidad florística de cada comunidad fue considerada como el número de especies interceptadas por el transecto lineal de 100 m (véase Métodos en capítulo 4).

Para cada especie se registró además su distribución geográfica a partir de la información corológica contenida en Valdés *et al.* (1987) y Greuter *et al.* (1984-89). Se consideraron siete regiones corológicas o tipos corológicos según los patrones de distribución dominantes para el conjunto de especies estudiadas. Estos tipos, de mayor a menor extensión, son:

- 1.- Mediterráneo-Eurosiberiano (MEU).
- 2.- Circunmediterráneo (CME).
- 3.- Mediterráneo occidental-Macaronésico (WMM).
- 4.- Mediterráneo occidental (WME).
- 5.- Ibero-Norteafricano (INA).
- 6.- Suroeste Ibérico-Tingitano (SIT). Esta región puede identificarse con la provincia mediterráneo-suroccidental de Takhtajan (1986).
- 7.- Gibraltárico (G). Incluye las dos penínsulas que conforman el Estrecho de Gibraltar y constituyen el área de estudio.

A partir de esta información se obtuvieron los *espectros de distribución* de los grupos de comunidades como la media de los porcentajes de cada tipo corológico en sus comunidades.

Los tres últimos tipos (G, SIT, INA) representan áreas geográficamente restringidas, considerándose como endémicos en sentido amplio. Los tipos G y SIT, que se asocian fundamentalmente a los suelos ácidos de la región del Estrecho, se consideran endémicos en sentido estricto. De esta forma pudieron obtenerse los niveles de *endemismo* de cada comunidad, tanto en número absoluto de taxones endémicos como en porcentaje de endemismo.

Otro parámetro registrado de forma independiente para cada una de las especies fue el número de especies por género en tres ámbitos geográficos distintos:

- 1.- La Cuenca Mediterránea.
- 2.- La región Ibero-Norteafricana. En este caso, esta región se corresponde con España, Portugal y Marruecos.
- 3.- La región del Estrecho de Gibraltar.

Se decidió no considerar áreas superiores a la Cuenca Mediterránea porque incluyen especies de otras unidades florísticas no relacionadas directamente con la flora del Estrecho (Takhtajan 1986). Los datos para calcular la diversidad infragenérica en la Cuenca Mediterránea y la región Ibero-Norteafricana se obtuvieron de Greuter *et al.* (1984-89) y floras básicas del Mediterráneo usadas en esa obra. Para la región del Estrecho de Gibraltar la información se obtuvo de Jahandiez & Maire (1931-34) y Valdés *et al.* (1987), considerando conjuntamente la

Comarca natural de Algeciras (*sensu* Valdés *et al.* 1987) y la península tingitana o de Djebala (*sensu* Jahandiez & Maire 1931-34).

A partir de estos datos se calcularon tres valores de diversidad infragenérica en cada parcela como la media de la diversidad infragenérica de sus especies en los tres ámbitos geográficos mencionados. De forma inmediata se obtuvieron los valores de *singularidad taxonómica* para cada comunidad como el inverso de la diversidad infragenérica (Ojeda *et al.* 1995a). Así mismo, se calcularon los valores promedio de singularidad taxonómica en los grupos de comunidades para los tres ámbitos geográficos.

Posteriormente, mediante análisis de regresión se estudiaron las relaciones entre la riqueza de especies, el endemismo y la singularidad taxonómica de las comunidades con las coordenadas del eje 1 del DCCA, que representa el gradiente ambiental dominante (véase capítulo 4).

Para probar posibles diferencias en la riqueza de especies y espectros de distribución de las parcelas se realizaron varios análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores. Los factores considerados fueron "tipo de comunidad" (con seis grupos) y "localización" (norte o sur) de las parcelas. Para detectar el patrón de diferencias en los grupos de comunidades para las variables que mostraron diferencias significativas, se realizaron los correspondientes tests de comparaciones múltiples. Se utilizó para ello la menor desviación típica (LSD, Steel & Torrie 1980). Para solventar el problema planteado por la inexistencia de muestras de comunidades de algunos tipos en el norte y en el sur, en las comparaciones múltiples se consideraron *a priori* 10 grupos (seis tipos por dos localizaciones menos un tipo ausente en el norte y otro en el sur).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Riqueza de especies

La riqueza de especies en la zona española sigue una tendencia unimodal ($R^2= 0,29$) a lo largo del eje 1 del DCCA (Fig. 5.1), que expresa el principal gradiente ambiental. Los valores más elevados (hasta 25 especies) se dan en los brezales de *Erica scoparia* (*i.e.* *alcornocales-ESC*), en los niveles intermedios de dicho gradiente ambiental. En uno de los extremos se encuentran los brezales sobre los suelos más ácidos y pobres en nutrientes (*i.e.* *herrizas*), compuestos por pocas

especies tolerantes a las condiciones de acidez y niveles elevados de metales pesados de estos suelos (e.g. *Quercus lusitanica*, *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Erica australis*, *Calluna vulgaris*, *Genista tridens*, *G. tridentata*, *Stauracanthus boivinii*, *Satureja salzmanni*). En el otro extremo del gradiente se encuentran los sotobosques de los quejigares sobre suelos profundos y fértiles, dominados por pocas especies de crecimiento vigoroso (e.g. *Erica arborea*, *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*, *Rubus ulmifolius*, véase capítulo 4).

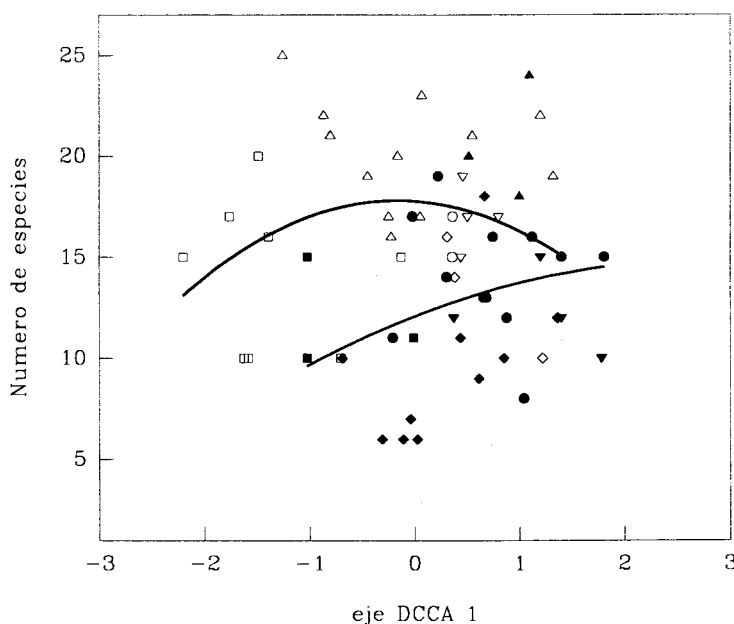


Fig. 5.1. Relación entre la riqueza de especies (número de especies interceptadas por la línea de 100 m) de las parcelas de Algeciras y Tánger y sus coordenadas en el eje 1 del DCCA. En ambos casos se ha ajustado la curva de un polinomio de segundo orden. Símbolos como en la Fig. 4.1.

La riqueza de especies en las comunidades de la zona marroquí es algo menor (12,8 especies de media frente a 16,7 en las comunidades de Algeciras), presentando también una tendencia unimodal, pero apenas perceptible (prácticamente rectilínea) ($R^2= 0,30$, Fig. 5.1). Los valores inferiores de riqueza de especie se dan en este caso en comunidades muy degradadas sobre suelos ácidos (i.e. *herrizas africanas*).

El ANOVA de dos factores mostró efectos significativos del factor "localización" ($F= 6,07$, $P < 0,05$) y el factor "tipo de comunidad" ($F= 11,08$, $P < 0,0001$), no detectándose interacciones significativas entre estos factores ($F= 1,09$, $P= 0,36$). Al comparar los grupos de comunidades en ambos lados del Estrecho, la diferencia en la riqueza de especies sólo es significativa en los coscojares (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Riqueza de especies (media \pm desviación típica) y proporción media, expresada en % (\pm desviación típica), de los elementos endémico restringido (G+SIT), endémico (G+SIT+INA), circunmediterráneo (CME) y mediterraneo-eurosiberiano (MEU) en los grupos de comunidades, distinguiendo a priori los subgrupos de cada tipo de comunidad a cada lado del Estrecho como grupos diferentes (véase texto). Tras los valores medios y de desviaciones típicas, la misma letra indica que no existen diferencias significativas entre grupos tras los tests de comparaciones múltiples (LSD, $p=0,05$)

		Riqueza de especies	G + SIT	G + SIT + INA	CME	MEU
Herriza	Algeciras (n=9)	13,7 \pm 3,8 bc	25,0 \pm 8,8 d	59,3 \pm 10,4 f	9,5 \pm 8,0 a	12,3 \pm 3,2 b
	Tánger (n=3)	12,0 \pm 2,7 ab	20,2 \pm 7,0 cd	45,6 \pm 15,9 e	20,5 \pm 8,6 ab	7,5 \pm 6,8 ab
Alcornocal - ESC	Algeciras (n=12)	20,2 \pm 2,8 d	18,2 \pm 6,2 c	26,8 \pm 10,1 d	37,8 \pm 9,8 cde	9,4 \pm 6,6 ab
	Tánger (n=3)	20,7 \pm 3,1 d	13,6 \pm 8,3 bc	23,6 \pm 10,5 bd	35,1 \pm 6,4 bcd	11,2 \pm 1,2 ab
H. Africana	Algeciras (n=0)	-	-	-	-	-
	Tánger (n=10)	9,5 \pm 3,7 a	0,6 \pm 1,8 a	9,8 \pm 10,1 abc	41,5 \pm 18,6 def	6,6 \pm 7,9 a
Alcornocal - EAR	Algeciras (n=2)	16,0 \pm 1,4 bcd	6,3 \pm 0,6 ab	6,3 \pm 0,6 ab	40,2 \pm 9,8 bcdef	9,6 \pm 7,9 a
	Tánger (n=12)	14,1 \pm 2,9 bc	3,1 \pm 7,3 a	9,6 \pm 8,9 abc	39,4 \pm 14,4 cdef	12,2 \pm 6,1 b
Coscojar	Algeciras (n=4)	17,0 \pm 1,6 cd	7,8 \pm 8,5 ab	9,3 \pm 8,6 ab	52,8 \pm 4,4 dfg	2,8 \pm 3,2 a
	Tánger (n=4)	12,3 \pm 2,1 b	3,3 \pm 6,6 a	3,3 \pm 6,6 a	66,2 \pm 13,4 g	3,8 \pm 4,4 a
Quejigar	Algeciras (n=4)	13,0 \pm 2,6 bc	6,4 \pm 4,6 ab	15,9 \pm 3,2 abcd	25,0 \pm 13,7 bc	23,8 \pm 4,8 c
	Tánger (n=0)	-	-	-	-	-
F		8,843	12,551	24,661	8,935	4,423
P		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

La presencia extendida de *herrizas africanas*, comunidades pobres en especies, en la península tingitana y su ausencia en Algeciras es una de las principales causas de esta diferencia global en la riqueza de especies entre ambas penínsulas.

5.3.2. Espectros de distribución. Endemismo

En la Fig. 5.2 se muestran los espectros de distribución de los grupos de comunidades en ambos lados del Estrecho así como la proporción de los diferentes tipos corológicos en el conjunto de muestras de cada península a partir de las listas completas de especies.

La mayoría de los taxones recogidos en este estudio (de un total de 74 taxones) son típicamente mediterráneos, es decir, tienen una distribución mediterránea en sentido amplio. Los elementos mediterráneo occidental (WME) y circunmediterráneo (CME) reúnen el 53,6 y 60,3% de los taxones recogidos en Algeciras y en Tánger respectivamente (69 taxones en Algeciras y 53 en Tánger). Las especies del elemento mediterráneo-macaronésico (WMM) representan el 5,8 y 5,7% en Algeciras y Tánger. Los taxones mediterráneo-eurosiberiano (MEU), que representan conexiones con la Europa templada, constituyen el 12 y el 9% del total en Algeciras y Tánger. En términos generales, el nivel de endemismo es más elevado en Algeciras que en Tánger (Fig. 5.2), aunque las diferencias son más notables entre los 6 grupos de comunidades ($F=21,41$, $P=0,0001$) que entre ambos lados del Estrecho ($F=3,81$, $P=0,056$), no existiendo interacción en el análisis de varianza de estos dos factores ($F=1,64$, $P=0,192$).

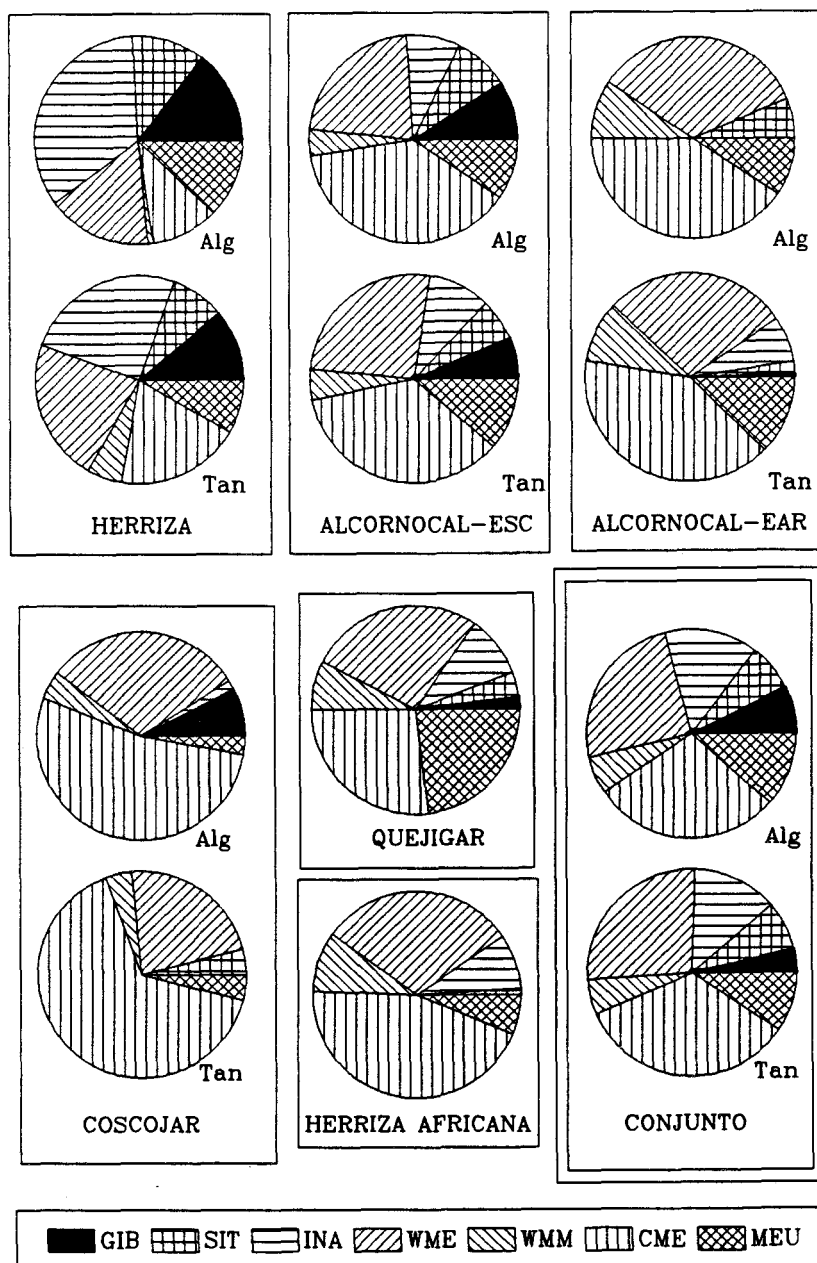


Fig. 5.2. Representación de los espectros de distribución medios para los seis tipos de comunidades a ambos lados del Estrecho y para el conjunto de las dos penínsulas. Véase texto para la identificación de los ámbitos corológicos.

El endemismo (G+SIT+INA) sigue en ambos lados del Estrecho una tendencia decreciente a lo largo del gradiente ambiental, tanto en número absoluto de taxones endémicos ($r = -0,71$, $p < 0,0001$ en Algeciras y $r = -0,44$, $p < 0,05$ en Tánger) como en porcentaje de endemismo ($r = -0,75$, $p < 0,0001$ en Algeciras y $r = -0,56$, $p < 0,001$ en Tánger, Fig. 5.3).

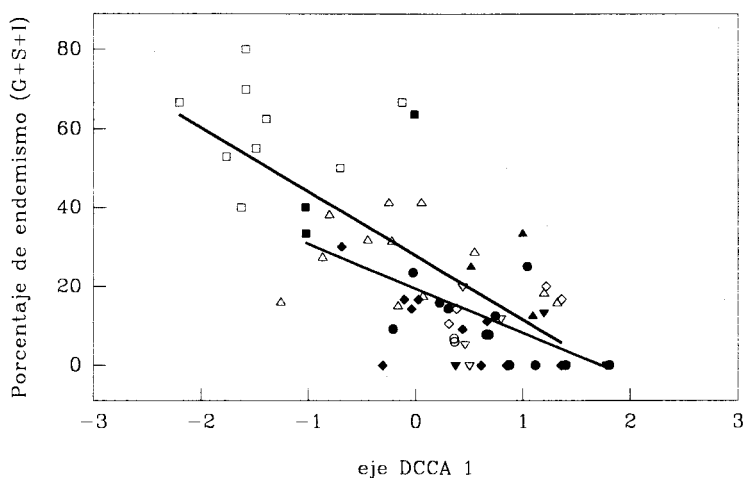


Fig. 5.3. Relación entre el porcentaje de endemismo en las comunidades de Algeciras y Tánger y su posición en el eje 1 del DCCA. Símbolos cómo en la Fig. 4.1.

Tanto el elemento endémico (G+SIT+INA) como el endémico restringido (G+SIT) tienen sus mayores niveles de representación en las *herrizas* y los *alcornocales-ESC* (Tabla 5.1). Las *herrizas africanas*, los *alcornocales-EAR*, los *coscojares* y los *quejigares* tienen las proporciones más bajas de endemismo. En el extremo opuesto, el elemento circunmediterráneo (CME) tiene un importante peso en estas comunidades. En los quejigares, además, la proporción de taxones mediterráneo-eurosiberianos es significativamente superior al resto de comunidades (Tabla 5.1).

5.3.3. Singularidad taxonómica

En la Fig. 5.4 se representa la singularidad taxonómica de los grupos de comunidades en los dos lados del Estrecho para los tres ámbitos geográficos considerados.

Solamente al nivel de la Cuenca Mediterránea se observan diferencias significativas entre la singularidad taxonómica de ambas penínsulas ($F= 3,897$, $P= 0,045$), siendo superior en la península tingitana. Los patrones de variación entre los grupos de comunidades son similares al nivel de la región Ibero-Norteafricana y al nivel de la región del Estrecho (Fig. 5.4), detectándose diferencias significativas ($F= 17,31$, $p= 0,0001$) a este último nivel. En cambio, las diferencias entre ambas penínsulas no parecen significativas ($F= 0,620$, $P= 0,434$). Así mismo, se ha constatado que no existe interacción en el análisis de la varianza de los factores tipo de comunidad y localización norte o sur de las parcelas ($F= 0,87$, $P= 0,460$).

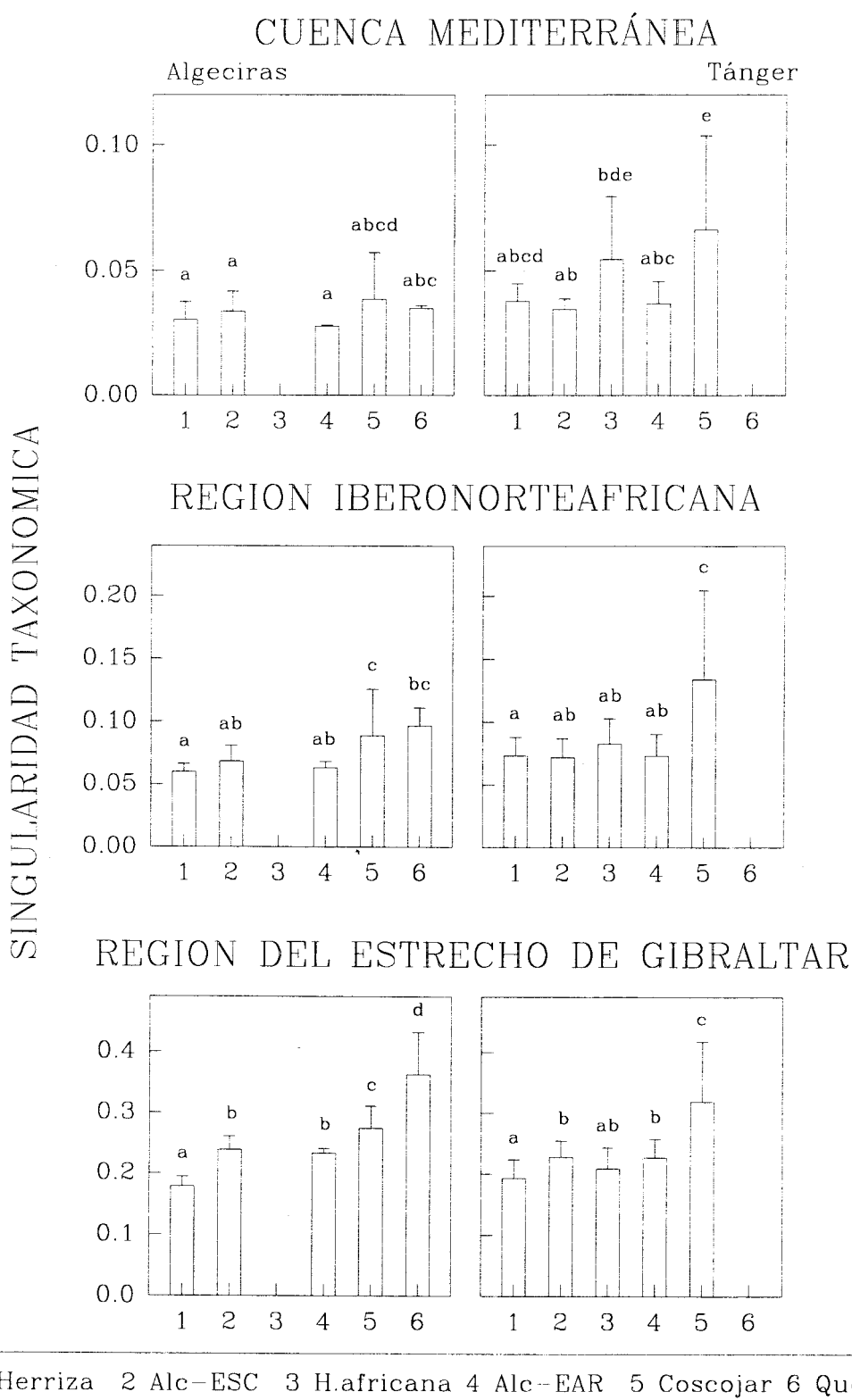


Fig. 5.4. Histogramas de los valores medios de singularidad taxonómica para los seis tipos de comunidades a ambos lados del Estrecho en los tres ámbitos geográficos considerados. Para cada par de histogramas, la misma letra indica que no existen diferencias significativas entre grupos tras los tests de comparaciones múltiples (LSD, $p=0,05$).

La singularidad taxonómica en la región del Estrecho sigue un patrón de variación creciente a lo largo del eje 1 del DCCA, tanto en las comunidades de Algeciras ($r= 0,70$, $p< 0,0001$) como en las de la península tingitana ($r= 0,42$, $p< 0,05$) (Fig. 5.5).

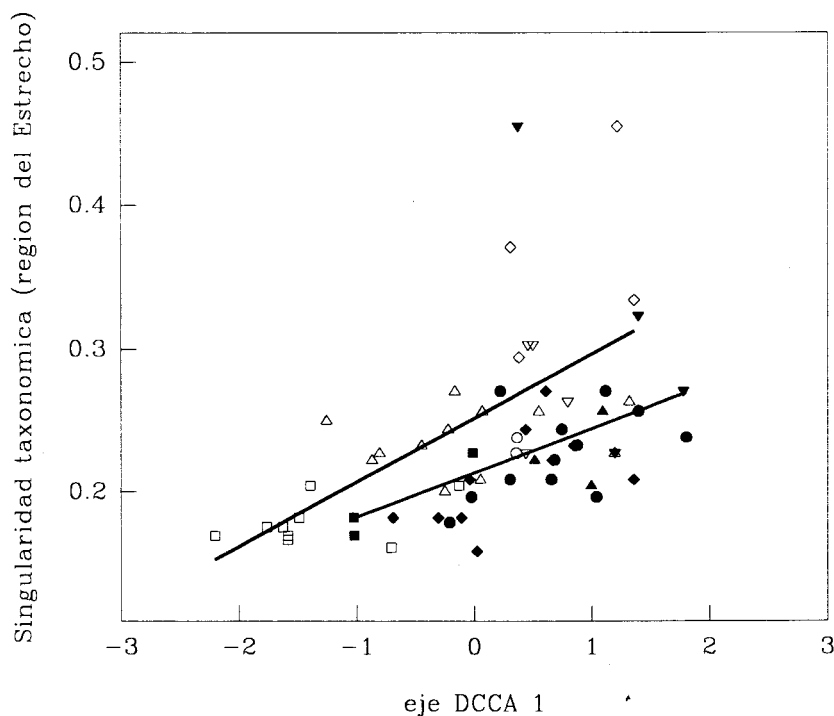


Fig. 5.5. Relación entre los valores de singularidad taxonómica de las comunidades en la región del Estrecho de Gibraltar y sus coordenadas en el eje 1 del DCCA. Símbolos como en la Fig. 4.1.

Las *herrerizas* sobre suelos ácidos y pobres en nutrientes están compuestas por especies pertenecientes a géneros muy diversificados (e.g. *Quercus*, *Cistus*, *Erica*, *Genista*) por lo que la singularidad taxonómica de estas comunidades es baja. Por el contrario, las especies de los sotobosques de los quejigares sobre suelos profundos pertenecen a géneros poco diversificados a escala local y regional (e.g. *Rhododendron*, *Rubus*, *Hedera*, *Ruscus*), proporcionando una elevada singularidad taxonómica a estas comunidades.

5.4. DISCUSIÓN

5.4.1. Diversidad, endemismo y singularidad taxonómica en la región del Estrecho de Gibraltar

La asociación de la diversidad florística con la disponibilidad de nutrientes en el sustrato se ha puesto de manifiesto no sólo en comunidades mediterráneas (Bond 1983; Cowling *et al.* 1992; Ojeda *et al.* 1995a) sino también en otras comunidades relacionadas con suelos pobres en nutrientes (*e.g.* tropicales, Gentry 1988). Los valores máximos de diversidad florística aparecen sobre suelos sólo relativamente pobres en nutrientes (Tilman 1983).

El patrón de variación de la diversidad, en cuanto a número de especies, observado en este estudio se ajusta básicamente al modelo propuesto por Tilman (1983). Los valores más altos de riqueza de especies se registran en los sotobosques de alcornoques y brezales seriales (*i.e.* *alcornoques-ESC*) sobre suelos forestales derivados de areniscas (ácidos y relativamente pobres en nutrientes). Estas comunidades se rozan cada 7-9 años ("clareo" del bosque) para facilitar las tareas de extracción del corcho (Montoya 1987), permaneciendo el resto del tiempo relativamente inalteradas. Esta frecuencia en la perturbación puede contribuir a minimizar los fenómenos de exclusión competitiva en dichas comunidades, favoreciendo un aumento de la diversidad (Grime 1979).

Los suelos ácidos derivados de areniscas constituyen en la región del Estrecho auténticas islas edáficas en un "mar" de suelos fértiles derivados de margas, calizas y arcillas, frecuentes a lo largo de la Cuenca Mediterránea (Ojeda *et al.* 1995b). Las comunidades asociadas a estos suelos tienen los niveles más elevados de endemismo. Así mismo, tienen los valores más bajos de singularidad taxonómica (están compuestas por taxones pertenecientes a géneros muy diversificados). Es decir, estos taxones endémicos tienen otros muchos congéneres en la región. Aunque aparentemente puede pensarse que un elevado endemismo conduce necesariamente a una baja singularidad taxonómica, ambos parámetros no están intrínsecamente asociados, pudiendo existir géneros diversificados pero con pocas especies endémicas en la región, constituyendo *Erica* un buen ejemplo.

Los quejigares, situados en valles umbríos sobre suelos profundos, constituyen una excepción muy llamativa. Aunque se asientan sobre suelos derivados

de arenisca tienen los niveles más altos de singularidad taxonómica y un endemismo moderado (Ojeda *et al.* 1995a, b). Estas comunidades presentan en su composición florística especies relictas que han encontrado refugio en los valles umbríos (*e.g.* *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*) o especies de distribución eurosiberiana (*e.g.* *Ilex aquifolium*) que, en algunos casos, han podido sufrir fenómenos de diferenciación infraespecífica debido al aislamiento geográfico (*e.g.* *Lonicera periclymenum* subsp. *hispanica*), pero que no tienen muchas especies congéneres en la región.

Este conjunto de observaciones apuntan la idea de considerar el endemismo en esta región fundamentalmente como resultado de procesos de especiación en el área promovidos por el aislamiento edáfico (Kruckeberg & Rabinowitz 1985; Cowling *et al.* 1992; Ojeda *et al.* 1995a) y, en menor medida, geográfico (Arroyo & Marañón 1990).

5.4.2. Comparaciones a través del Estrecho de Gibraltar

El Estrecho de Gibraltar, con una distancia mínima de 14 km, constituye una frontera cultural y política más que una barrera florística (Deil 1990; Valdés 1991). Las diferencias más llamativas entre ambas penínsulas detectadas en este estudio no son tanto a nivel florístico como en la estructura de las comunidades e incluso en los tipos de las mismas (véase capítulo 4). Las comunidades marroquíes son menos diversas y la separación de nichos de sus especies parece menos estructurada (mayor proporción de especies oportunistas de distribución amplia). Estas diferencias pueden explicarse por la acción conjunta de dos factores de distinta naturaleza: la disposición espacial más fragmentada y aislada de las areniscas (formando una especie de archipiélago) y los mayores niveles de perturbación (roza y sobrepastoreo fundamentalmente) en Marruecos.

La escasez de *quejigares* en la península tingitana se debe fundamentalmente a la acción antropógena (véase capítulo 4).

Las *herrizas africanas*, dominantes sobre las areniscas marroquíes, parecen resultar del empobrecimiento de otras comunidades asociadas a estos suelos ácidos (*i.e.* *herrizas* y *alcornocales-ESC*) determinado en parte por el aislamiento espacial unido a la presión por roza y sobrepastoreo excesivo (véase capítulo 4). Los taxones asociados a las areniscas, en su mayoría endémicos, son los que sufren en mayor medida este fenómeno de extinción local, favoreciendo la invasión de especies generalistas de distribución amplia (*e.g.* *Cistus crispus*, *C. monspeliensis*, *Erica*

arborea) (Tabla 5.2). Este fenómeno se refleja de forma muy llamativa en los espectros de distribución de estos tres grupos de comunidades.

Tabla 5.2. Valores medios de cobertura arbustiva de especies endémicas y de distribución amplia en los tres grupos de comunidades asociadas a sustratos derivados de areniscas oligomiocénicas.

Especies		HERRIZAS		ALCORNOCAL- ESC		HERRIZAS AFRICANAS
		Algeciras (n=9)	Tánger (n=3)	Algeciras (n=12)	Tánger (n=3)	Tánger (n=10)
ENDÉMICAS						
<i>Stauracanthus boivinii</i>	GIB	20,7	8,2	8,6	1,2	-
<i>Ulex borgiae</i>	GIB	0,8	-	4,2	-	-
<i>Satureja salzmännii</i>	GIB	1,1	0,4	0,7	0,6	-
<i>Genista triacanthos</i>	SIT	1,7	0,9	2,4	1,4	-
<i>Genista tridens</i>	SIT	3,7	-	1,2	2,0	0,1
<i>Thymelaea villosa</i>	SIT	0,1	0,4	0,05	-	-
<i>Quercus lusitanica</i>	INA	22,6	1,3	4,4	3,2	-
<i>Cistus populifolius</i>	INA	25,7	0,05	-	-	0,3
<i>Genista tridentata</i>	INA	8,4	0,3	0,3	-	-
<i>Erica australis</i>	INA	18,1	25,9	1,5	-	0,7
<i>Erica umbellata</i>	INA	2,7	16,1	0,05	0,3	2,2
<i>Lithodora prostrata</i>	INA	0,3	0,1	0,2	1,1	-
DISTRIBUCIÓN AMPLIA						
<i>Quercus suber</i>	WME	0,1	-	3,6	1,3	1,4
<i>Cistus crispus</i>	WME	0,5	0,1	3,7	0,2	39,7
<i>Halimium halimifolium</i>	WME	9,2	28,7	0,4	1,1	2,6
<i>Erica scoparia</i>	WME	4,2	0,1	26,2	22,5	1,7
<i>Calamintha sylvatica</i>	WME	-	-	0,4	0,5	0,7
<i>Teucrium fruticans</i>	WME	0,01	-	1,2	0,2	0,05
<i>Erica arborea</i>	WMM	0,1	0,5	3,9	1,9	17,0
<i>Cistus salvifolius</i>	CME	1,0	3,7	12,8	7,8	10,2
<i>Cistus monspeliensis</i>	CME	-	-	0,01	-	2,7
<i>Myrtus communis</i>	CME	-	-	4,8	4,7	2,0
<i>Lavandula stoechas</i>	CME	1,2	2,4	4,9	3,6	4,0
<i>Calluna vulgaris</i>	MEU	18,2	38,1	9,6	16,4	3,0

Sólo en las areniscas marroquíes cercanas al Estrecho o en fragmentos grandes de estos suelos ácidos y pobres en nutrientes (*e.g.* Bou Hachem, Bab Berred) se conservan *herrizas* y *alcornocales-ESC*, tipos mayoritarios en las areniscas de Algeciras. Los espectros corológicos de estas comunidades son similares en ambas penínsulas.

El sobrepastoreo puede considerarse uno de los factores más importantes en el empobrecimiento del endemismo en las comunidades marroquíes. Además de potenciar las consecuencias del aislamiento de las areniscas (véase más arriba), actúa de forma especialmente intensa sobre un grupo de especies que reúne muchos de los taxones de distribución restringida en la región: las **genisteas**. Estas especies parecen ser más palatables en comparación a otras (*e.g.* ericáceas), sufriendo en particular una gran pérdida de frutos y semillas por ramoneo (observación personal), lo que podría favorecer su extinción local. En la tabla 5.3 se muestran los valores medios de cobertura de las especies de genisteas en los grupos de comunidades de ambas penínsulas. Se observa un empobrecimiento general en Tánger, muy llamativo en las *herrizas africanas*. Este hecho determina así mismo la invasión de plantas favorecidas por el ramoneo excesivo en las comunidades (*e.g.* *Cistus crispus*, *S. Talavera*, com. pers.).

Sin embargo, si se observan los espectros corológicos conjuntos de ambas penínsulas, obtenidos a partir de sus respectivas listas de especies, no se detectan diferencias muy llamativas, salvo la menor proporción de taxones gibraltáricos (G), asociados a las areniscas, en Marruecos. Este hecho puede considerarse un reflejo de la semejanza florística de ambas penínsulas (Valdés 1991).

Tabla 5.3. Valores medios de cobertura de las diferentes especies de genisteas en los grupos de comunidades a ambos lados del Estrecho. Se indican los tipos corológicos de cada especie, marcando (*) los tipos endémicos. Entre paréntesis se indica el número de parcelas en las que se ha registrado cada especie.

	HERRIZA		ALCORNOCAL-ESC		HERRIZA AFRICANA		ALCORNOCAL-EAR		COSCOJAR		QUEJIGAR	
	Algeciras (n=9)	Tánger (n=3)	Algeciras (n=12)	Tánger (n=3)	Algeciras (n=0)	Tánger (n=10)	Algeciras (n=2)	Tánger (n=12)	Algeciras (n=4)	Tánger (n=4)	Algeciras (n=4)	Tánger (n=0)
<i>Genista linifolia</i> WMM	-	-	0,3 (3)	-	-	-	-	-	6,1(2)	-	-	-
<i>Genista triacanthos</i> SIT (*)	1,7 (6)	-	2,4 (10)	1,4 (2)	-	-	0,3 (2)	0,1 (2)	-	<0,1 (1)	-	-
<i>Genista tridens</i> SIT(*)	3,7 (4)	-	1,2 (7)	2,0 (2)	-	0,1 (1)	-	-	-	0,1 (1)	-	-
<i>Genista tridentata</i> INA(*)	8,4 (7)	0,3 (1)	<0,1 (3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Genista monspessulana</i> WMM	-	<0,1 (1)	<0,1 (1)	-	-	-	0,1 (1)	0,1 (3)	0,1 (1)	-	1,1(2)	-
<i>Stauracanthus boivinii</i> GIB(*)	20,7 (8)	7,8 (3)	8,6 (8)	1,2 (2)	-	-	-	<0,1 (1)	0,6 (1)	-	-	-
<i>Ulex baeticus</i> subsp <i>scaber</i> GIB(*)	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5 (1)	-	-	-
<i>Ulex borgiae</i> GIB(*)	0,8 (2)	-	5,2 (10)	-	-	-	-	-	9,5 (2)	-	0,2 (1)	-
<i>Calicotome villosa</i> CME	-	-	2,4 (5)	1,1(1)	-	2,3 (3)	0,2 (1)	0,1 (1)	13,7 (3)	1,2 (3)	-	-
<i>Adenocarpus telonensis</i> WME	-	-	0,1 (2)	-	-	0,4 (1)	-	0,1 (1)	-	-	-	-
<i>Cytisus grandiflorus</i> SIT(*)	-	-	0,1 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cytisus villosus</i> CME	-	-	-	-	-	-	-	0,1 (1)	-	-	-	-

5.4.3. El brezal en clima mediterráneo

Los brezales mediterráneos en España y Norte de Marruecos han sido reconocidos y descritos ampliamente por de Benito (1948) y Rivas-Martínez (1979). No obstante, los procesos ecológicos e históricos de los brezales de la Cuenca Mediterránea han sido escasamente estudiados, siendo incluso ignorados en revisiones de brezales a escala global (*e.g.* Specht 1979c).

Los brezales de la región del Estrecho pueden diferenciarse claramente de los matorrales mediterráneos circundantes (representados en el área por los *coscojares*) tanto en su composición florística como en sus espectros de distribución y niveles de singularidad taxonómica. Este tipo de matorral mediterráneo es muy frecuente a lo largo de todas las zonas bajas de la Cuenca (Quezel 1981). Los *coscojares* del Estrecho se asientan sobre suelos con mayores niveles de fertilidad, característica común de los suelos de la Cuenca, en comparación con otras zonas de clima mediterráneo (Lamont 1994). Son comunidades moderadamente ricas en especies, pero muy pobres en taxones endémicos, dominadas por especies circunmediterráneas (*e.g.* *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea*, *Chamaerops humilis*). Sus elevados niveles de singularidad taxonómica pueden reflejar la ausencia de procesos intensos de especiación, asociados a otros tipos de comunidades. En particular, la altitud es determinante en los matorrales sobre calizas de las zonas más elevadas (Favarger 1972; Arroyo & Marañón 1990) y los suelos ácidos en los brezales (Arroyo & Marañón 1990; este estudio).

Los brezales de la Europa templada se asientan también sobre suelos ácidos y pobres en nutrientes. Sin embargo, a diferencia de los brezales del Estrecho, su diversidad es muy baja (Gimingham *et al.* 1979) al igual que su nivel de endemismo (Tabla 5.4). La razón de estas diferencias puede estar en la corta historia de estos brezales (*c.* 4500 años) y en su origen a partir de una flora empobrecida por las glaciaciones del Cuaternario (Gimingham *et al.* 1979; Grubb 1987). La región del Estrecho no estuvo directamente sometida a los efectos de las glaciaciones, por lo que los procesos evolutivos llevan operando más tiempo. Hay evidencias paleopolínicas de la existencia de comunidades con ericáceas en el sur de España desde hace *c.* 70000 años (Florschütz *et al.* 1971).

Tabla 5.4. Riqueza de especies, endemismo y singularidad taxonómica en ejemplos de brezales templados en Bretaña (noroeste de Francia), elaborados a partir de inventarios fitosociológicos. Se ha considerado como endémico la distribución restringida a los territorios de Francia y/o Gran Bretaña. La singularidad taxonómica se ha calculado también a esta escala geográfica. Se ha utilizado como fuente de información corológica y taxonómica *Flora Europaea* (Tutin *et al.* 1964-1980).

Comunidad	Superficie de inventario	Riqueza de especies	Endemismo	Singularidad taxonómica
Brezal <i>Cap Frehel</i> ¹	?	7	2*	0,125
Brezales de <i>Cap de la Chèvre</i> ²				
	A 30 m ²	9	-	0,120
	B 10 m ²	10	1*	0,172
	C 20 m ²	6	1*	0,105

A partir de ¹Gloaguen & Touffet 1992, ²Rozé *et al.* 1992.

* Suroeste de Europa (no estrictamente endémicos).

Las áreas mediterráneas gondwánicas de Sudáfrica y Australia se caracterizan por la pobreza de nutrientes de sus suelos (Lamont 1982; Specht & Moll 1983; Lamont 1994). Sobre estos suelos se desarrollan formaciones vegetales que incluyen comunidades leñosas dominadas por plantas ericoides (*ericoid-fynbos* en Sudáfrica y *kwongan* en Australia), es decir, brezales (Specht 1979c). Estos brezales mediterráneos son comunidades muy ricas en especies y con un elevado nivel de endemismo (Bond 1983; Cowling 1992; Cowling *et al.* 1992; Lamont 1992). El endemismo es de naturaleza edáfica, existiendo una alta especialización de los taxones a las condiciones de acidez y disponibilidad de nutrientes (Lamont 1982; Cowling *et al.* 1992; Lamont, 1992). Los taxones pertenecen en muchos casos a géneros muy diversificados a escala local (Cowling *et al.* 1992), aunque no hay datos comparables de singularidad taxonómica.

Así pues, parece existir un cierto paralelismo en los patrones de biodiversidad entre los brezales del Estrecho de Gibraltar y los sudafricanos y australianos, al menos en algunos de los componentes considerados en este estudio. Este paralelismo parece determinado por las semejanzas climáticas (clima mediterráneo) y, sobre todo, por las condiciones edáficas de escasez de nutrientes y hace suponer la existencia de procesos históricos semejantes en estos brezales mediterráneos. Este hecho se traduce en la existencia de posibles analogías entre los brezales del Estrecho y los brezales mediterráneos gondwánicos. La semejanza con los brezales sudafricanos se ve reforzada por la existencia de ciertas conexiones florísticas (*e.g. Erica*).

**6. DIVERSIDAD A ESCALA 0,1 HA EN COMUNIDADES
TÍPICAS DE LA REGIÓN DEL ESTRECHO DE
GIBRALTAR: COMPARACIÓN CON OTRAS
ÁREAS MEDITERRÁNEAS**

6.1. INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies (una de las medidas de diversidad biológica) de una comunidad está influenciada por las características ambientales pasadas y presentes así como por la filogenia o historia evolutiva de sus taxones constituyentes (Ricklefs 1987; Tilman & Pacala 1993). Sin embargo, el peso de la filogenia de la flora de una región en la diversidad de sus comunidades vegetales es considerado poco relevante por algunos autores (*e.g.* Rice & Westoby 1983).

Las características históricas y ecológicas de la región del Estrecho se reflejan en la estructura y en la composición florística de sus comunidades vegetales (véase capítulo 5). Sin embargo, hasta ahora se ha tratado sólo el componente leñoso de estas comunidades, que constituye el tema central de estudio de esta Memoria. Para evaluar la diversidad completa de las comunidades deben contemplarse todos los estratos vegetales de las mismas, ya que todos interactúan.

En este capítulo se realiza un estudio de la diversidad vegetal en una superficie de 0,1 Ha en tres comunidades sobre areniscas (brezales en sentido amplio) y un matorral sobre calizas (*coscojar*) de la zona norte del Estrecho de Gibraltar.

La finalidad de este capítulo tiene una doble vertiente, según la escala del estudio. Por un lado, a escala local, se pretende 1) cuantificar la diversidad vegetal a escala 0,1 Ha en los diferentes estratos (especies leñosas, herbáceas y criptógamas macroscópicas) en cuatro ejemplos de comunidades representativas del área de estudio: una *herriza*, un *alcornocal-ESC*, un *quejigar* y un *coscojar*. La razón de seleccionar estos cuatro ejemplos de comunidades está en comparar los valores de diversidad de las comunidades sobre areniscas, las más características de esta región, con un ejemplo de comunidad más frecuente a lo largo de la Cuenca Mediterránea, un *coscojar* sobre calizas, de características ecológicas y biogeográficas muy contrastadas (capítulos 4 y 5); 2) determinar los niveles de riqueza de especies, diversidad corológica, endemismo y singularidad taxonómica en el estrato herbáceo de estas comunidades y compararlos con los patrones de variación obtenidos para dichos parámetros en el componente leñoso de los grupos de comunidades del área de estudio (véase capítulo 5); y 3) realizar un estudio exploratorio en las tres

comunidades sobre areniscas para comprobar si el endemismo se relaciona con alguno de los hábitos o formas biológicas de sus componentes.

Por otro lado, a escala global, se pretende comparar la diversidad vegetal completa de estas comunidades con datos similares de otras regiones con el fin de detectar posibles convergencias y situar así los brezales sobre areniscas de la región del Estrecho de Gibraltar en el contexto de la vegetación mediterránea (en sentido amplio). La escala de los inventarios de 0,1 Ha permite la comparación con un conjunto amplio de datos sobre comunidades vegetales a escala mundial (e.g. Westman 1988). En el capítulo anterior se comentó la existencia de analogías en los procesos históricos y ecológicos entre los brezales sobre areniscas del Estrecho y los brezales de las áreas mediterráneas de Sudáfrica y el suroeste de Australia como consecuencia de las semejanzas climáticas y edáficas (suelos ácidos y pobres en nutrientes). Dichas analogías determinan una convergencia en la estructura y en los patrones de diversidad y endemismo de estas comunidades (Ojeda *et al.* 1995b). Sin embargo, se contempló sólo el componente leñoso de dichas comunidades, que aquí se amplía al resto de las plantas en algunas comunidades.

6.2. MÉTODOS

Para la realización de este estudio se seleccionaron cuatro comunidades de la zona norte del Estrecho: una *herriza* (parcela 3, véase Fig. 2.1 para su localización) un *alcornocal-ESC* (parcela 2), un *quejigar* (parcela 12) y un *coscojar* (parcela 23). En cada una de ellas se delimitó de forma permanente una superficie de 50x20m (0,1 Ha) en la que se registró el número e identidad de las especies leñosas, herbáceas vasculares (hierbas perennes, incluidas las pteridofitas, y anuales) y plantas criptógamas macroscópicas (briófitos, líquenes y algas aerofíticas). Las plantas con ciclo anual o bianual se han considerado anuales en este estudio. Del mismo modo, las hierbas de ciclo bianual o perennizante se han considerado como perennes.

Al mismo tiempo, se estimó la abundancia de las especies herbáceas vasculares con el propósito de evaluar la importancia ecológica de las mismas en estas comunidades. Para ello se distribuyeron un total de 48 cuadros de 0,5x0,5m, 24 a cada uno de los lados mayores de las parcelas de 0,1 Ha, registrándose en ellos la presencia/ausencia de las distintas especies. Se obtuvo así un valor de frecuencia para cada especie igual al número de cuadros en los que aparece. El registro se completó incluyendo las especies detectadas en las parcelas de 0,1 Ha pero que no fueron

registradas en los cuadros. Se les asignó de forma arbitraria el valor 1, el valor mínimo de frecuencia. La frecuencia de las especies en la parcela se considera un estimador de su abundancia relativa en la comunidad (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Este muestreo se llevó a cabo durante un año, con una periodicidad mensual desde Diciembre de 1992 a Junio de 1993, más tres censos posteriores en Septiembre, Octubre y Diciembre de 1993, con lo que se recogió información de un ciclo anual completo.

Para los estudios de diversidad corológica y endemismo del estrato herbáceo se determinó el área de distribución de las especies herbáceas vasculares inventariadas a partir de la información contenida en Valdés *et al.* (1987). Se consideraron las siguientes áreas corológicas:

- 1.- Gibraltárica (G).
- 2.- Suroeste Ibérico-tingitana (SIT).
- 3.- Ibero Norteafricana (INA).
- 4.- Mediterráneo-occidental (WME).
- 5.- Circunmediterránea (CME).
- 6.- Macaronésica (MAC). Incluye aquellas especies que, con independencia de su área de distribución en la Cuenca Mediterránea, aparecen en dos o más archipiélagos de la región Macaronésica.
- 7.- Mediterráneo-Eurosiberiana (MEU), incluyendo las especies cosmopolitas o subcosmopolitas (e.g. *Pteridium aquilinum*, *Anagallis arvensis*).

A partir de estos datos se obtuvieron los espectros corológicos del estrato herbáceo de las cuatro comunidades estudiadas. Como en el capítulo anterior, se distingue un elemento endémico (G+SIT+INA) y un elemento endémico restringido (G+SIT).

Por último, se calcularon los valores de diversidad infragenérica al nivel geográfico de la región del Estrecho de Gibraltar, para los componentes leñoso y herbáceo de las cuatro comunidades (véase metodología en capítulo 5).

No se ha estudiado el endemismo y la singularidad taxonómica de las criptógamas debido a su dificultad de identificación hasta el nivel de especie y a la ausencia de fuentes homogéneas de información corológica y taxonómica.

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Riqueza de especies a escala 0,1 Ha

Los inventarios florísticos de las cuatro parcelas a lo largo de este estudio se resumen en los apéndices V, VI y VII. Los valores de diversidad obtenidos para cada una de las parcelas se muestran en la Tabla 6.1.

Tabla 6.1. Número de especies en 0,1 Ha de los diferentes tipos biológicos en las cuatro comunidades estudiadas.

Tipo biológico	Brezal	Alcornocal	Quejigar	Coscojar
Especies leñosas	24	30	20	26
Herbáceas perennes	30 ^a	39 ^a	44 ^b	19
Herbáceas anuales	11	27	8	7
TOTAL herbáceas	41	66	52	26
TOTAL especies vasculares	65	96	72	52
Briófitos	8	9	4	1
Líquenes	12	14	15	2
Algas	0	0	1	0
Total criptógamas	20	23	20	3

^a Incluye una especie de pteridofitas

^b Incluye cinco especies de pteridofitas

La riqueza de especies en 0,1 Ha de las comunidades sobre areniscas (brezales en sentido amplio) es elevada (hasta 96 especies vasculares y 23 criptógamas), superior a la del coscojar sobre calizas (52 especies vasculares y tres criptógamas). Las cuatro parcelas se caracterizan por unos valores relativamente elevados de riqueza de especies leñosas (20-30). Las diferencias más llamativas entre los brezales sobre areniscas y el coscojar aparecen en el estrato herbáceo y en las criptógamas, siendo la riqueza de especies mucho menor en el coscojar (Tabla 6.1).

El alcornocal presenta los valores más elevados de riqueza de especies, tanto de especies vasculares leñosas (30) y herbáceas (66) como de criptógamas (23), en

consonancia con la tendencia unimodal observada en el conjunto de las comunidades leñosas del área de estudio (véase capítulo 5).

6.3.2. Diversidad del estrato herbáceo en las comunidades

Las cuatro comunidades se caracterizan por una dominancia clara de las especies perennes sobre las anuales, tanto en número de especies como en frecuencia (Fig. 6.1).

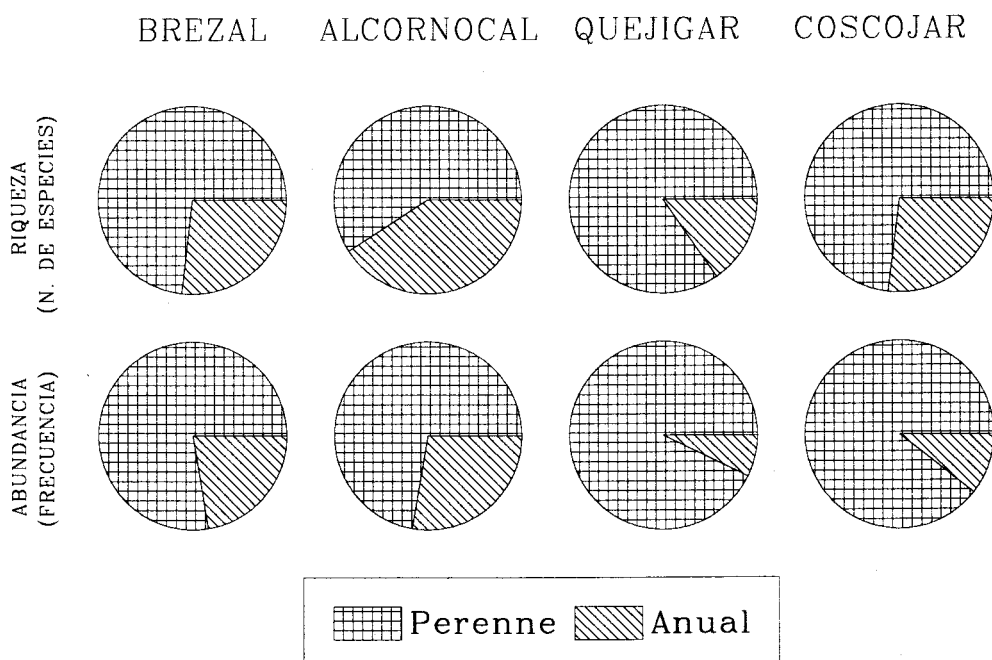


Fig. 6.1. Nivel de representación de la riqueza (número de especies) y la abundancia (frecuencia) de los tipos biológicos perenne y anual en el estrato herbáceo de las cuatro comunidades estudiadas.

En el brezal (*i.e. herriza*) se registraron 30 especies de hierbas perennes (incluida una especie de pteridofita), de las que 12 (40%) pueden considerarse asociadas a esta comunidad, es decir, son abundantes en el brezal y escasas en las tres comunidades restantes (*e.g. Polygala microphylla, Klasea alcalae, Avenula sulcata* subsp. *occidentalis, Scilla monophyllos, Simethis planifolia, Agrostis curtisii*). Con respecto a las plantas anuales se inventariaron 11 taxones, de los que sólo tres pueden considerarse asociados a este tipo de comunidad (*Tolpis barbata, Aira caryophyllea* subsp. *uniaristata* y *Pedicularis sylvatica* subsp. *lusitanica*). *P. sylvatica* subsp. *lusitanica* no aparece en las otras tres parcelas.

El alcornocal (*alcornocal-ESC*) registró los valores más elevados de riqueza y abundancia de especies anuales (27 taxones, Fig. 6.1). Sin embargo, éstas tienen una frecuencia de aparición baja a muy baja (véase Apéndice VI) y en la mayoría de los casos se trata de especies ruderales o arvenses según Valdés *et al.* (1987) (e.g. *Trifolium* spp. *Galium* spp., *Anagallis arvensis*, *Briza maxima*). En cuanto a las hierbas perennes, se han registrado 37 especies (incluida una pteridofita) de las cuales *Pulicaria odora*, *Bellis sylvestris*, *Carex depressa*, *Agrostis stolonifera* y *Urginea maritima* fueron las más abundantes en esta comunidad.

El quejigar posee la mayor riqueza de hierbas perennes, tanto en número de especies (43 taxones, incluidas cinco pteridofitas) como en abundancia (Fig. 6.1). Las pteridofitas (*Selaginella denticulata*, *Asplenium onopteris*, *A. billotii*, *Pteridium aquilinum* y *Polypodium cambricum*), pueden considerarse estrechamente asociadas al quejigar, al igual que otras especies perennes tanto de distribución geográfica amplia (e.g. *Aristolochia paucinervis*, *Ranunculus ficaria*, *R. bullatus*, *Umbilicus rupestris*, *Carex divulsa*) como de distribución restringida (e.g. *Scrophularia laevigata*, *Digitalis purpurea* subsp. *bocquetii*, *Luzula forsterii* subsp. *baetica*, *Brachypodium gaditanum*). *Scrophularia laevigata* y *Digitalis purpurea* subsp. *bocquetii* son relativamente abundantes en esta comunidad, no habiendo sido inventariadas en las otras tres.

Como contraste, la riqueza de especies herbáceas en el *coscojar* es mucho menor que en las tres comunidades anteriores (Tabla 6.1). Se han inventariado 19 especies perennes en esta parcela, siendo *Carex harellana*, *Agrostis stolonifera* y en menor medida *Schoenus nigricans* y *Galium boissierianum*, las más frecuentes. Las dos últimas no se han registrado en las tres comunidades restantes.

6.3.3. Diversidad de criptógamas en las comunidades

La riqueza de líquenes y briófitos es marcadamente superior en las tres comunidades sobre areniscas que en el *coscojar* (Tabla 6.1), acentuando así la diferencia encontrada para las especies herbáceas.

La proporción entre el número de briófitos y líquenes es similar en el brezal y en el alcornocal pero diferente a la del quejigar (Fig. 6.2), donde el número de especies de briófitos es inferior en tanto que el de líquenes es superior (Tabla 6.1). En la parcela de quejigar se ha registrado además una especie de alga terrestre (*Pleurococcus* sp., una cloroficea del orden Chaetophorales) generalmente asociada a ambientes húmedos y umbríos (Fritsch 1965).

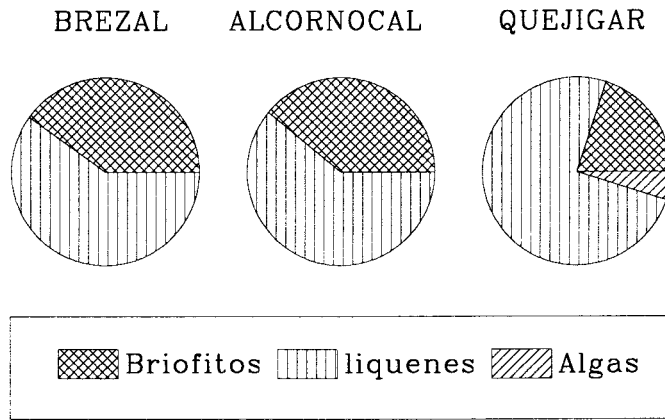


Fig. 6.2. Nivel de representación de la riqueza (número de especies) de grupos de criptógamas en las tres comunidades sobre areniscas.

6.3.4. Diversidad corológica, endemismo y singularidad taxonómica

En la Tabla 6.2 se muestran los números de especies pertenecientes a los siete tipos corológicos considerados en el componente leñoso y en el herbáceo vascular en las cuatro comunidades. En el conjunto de las cuatro comunidades se han inventariado 60 especies leñosas, de las que 17 (28%) son endémicas (G+SIT+INA), y 122 especies herbáceas (más siete no identificadas) de las que 29 (24%) son endémicas. Este endemismo G+SIT+INA es claramente superior en las tres comunidades sobre areniscas que en el *coscojar* para el componente leñoso de las mismas, alcanzando sus valores más elevados en la parcela de brezal (Fig. 6.3). Sin embargo, las diferencias entre comunidades no son tan claras para el estrato herbáceo en cuanto a la proporción de endemismo (Fig. 6.3), aunque sí en cuanto al número de taxones endémicos: se han inventariado 11, 12 y 11 taxones herbáceos endémicos (G+SIT+INA) en el brezal, alcornocal y quejigar, respectivamente, registrándose tan sólo cinco en el coscojar sobre calizas.

Tabla 6.2. Número de especies pertenecientes a los distintos tipos corológicos en los estratos leñoso y herbáceo vascular de las cuatro comunidades estudiadas (véase texto para la identificación de las unidades corológicas).

	BREZAL		ALCORNOCAL		QUEJIGAR		COSCOJAR	
	E. leñoso	E. herbáceo	E. leñoso	E. herbáceo	E. leñoso	E. herbáceo	E. leñoso	E. herbáceo
G	3	1	2	2	1	5	1	0
SIT	4	4	2	6	2	4	1	2
INA	4	4	3	4	1	2	0	3
WME	5	5	8	11	4	9	7	2
MAC	0	10	2	17	2	13	1	5
CME	4	3	10	8	5	10	15	5
MEU	4	10	3	17	5	9	1	7

De los 29 taxones herbáceos endémicos (G+SIT+INA) del conjunto de las cuatro comunidades, 23 (79%) son hierbas perennes (*e.g. Scilla monophyllos*, *Bellis rotundifolia*, *Scrophularia laevigata*, *Digitalis purpurea* subsp. *bocquetii*) y seis (21%) son hierbas anuales (*e.g. Pedicularis sylvatica* subsp. *lusitanica*, *Biscutella baetica*, *Centranthus macrosiphon*). De estos 29 taxones, seis (21%) son *endémicos locales* de la región del Estrecho (G). Estos seis taxones gibraltáricos son hierbas perennes, más concretamente hemicriptófitos. Cuatro de ellos (*Elaeoselinum asclepium* subsp. *millefolium*, *Digitalis purpurea* subsp. *bocquetii*, *Tolpis nemoralis* y *Brachypodium gaditanum*) se inventariaron sólo en el quejigar. De los dos restantes, uno (*Holcus grandiflorus*) se registró en 10 de los 48 cuadros del quejigar y, con una menor frecuencia (tres cuadros), en el alcornocal. El último de estos seis taxones endémicos estrictos, *Klasea alcalae*, se registró con una frecuencia elevada (21 de los 48 cuadros) en el brezal y en sólo dos cuadros del alcornocal.

La singularidad taxonómica de las cuatro comunidades se muestra en la Tabla 6.3. Los valores del componente leñoso se ajustan al patrón de variación definido para este parámetro en el conjunto de comunidades leñosas de la región del Estrecho (véase capítulo 5), registrándose los valores mayores en el quejigar. Las herbáceas del coscojar muestran los niveles más elevados de singularidad taxonómica.

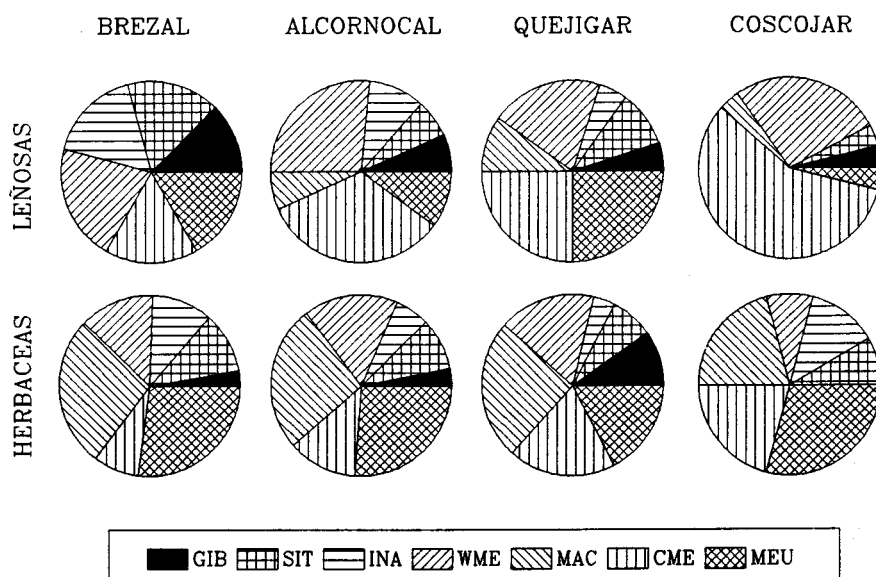


Fig. 6.3. Espectros corológicos de los estratos leñoso y herbáceo en las cuatro comunidades estudiadas (véase texto para la identificación de las unidades corológicas).

Tabla 6.3. Singularidad taxonómica de los componentes leñoso y herbáceo vascular en la región del Estrecho en las cuatro comunidades estudiadas.

	BREZAL	ALCORNOCAL	QUEJIGAR	COSCOJAR
Estrato leñoso	0,18	0,26	0,30	0,30
Estrato herbáceo	0,19	0,17	0,14	0,20

6.4. DISCUSIÓN

6.4.1. Comparaciones entre las comunidades

La riqueza de especies en 0,1 Ha en las cuatro comunidades estudiadas se ajusta al patrón de variación de la riqueza detectado para las comunidades leñosas del área de estudio (véase capítulo 5), siendo el alcornocal la comunidad que registró un

mayor número de especies. Esta tendencia se mantiene cuando se contemplan los diferentes tipos biológicos por separado, con una sola excepción: el tipo perenne del componente herbáceo. El mayor número de hierbas perennes aparece en el quejigar. Este hecho puede ser consecuencia de la estructura de este tipo de comunidad, bosques cerrados que determinan condiciones de escasez de luz y una menor estacionalidad climática. Bajo estas condiciones, las especies anuales no son frecuentes. Así mismo, las especies arbustivas adquieren forma arborescente por competencia por la luz, dejando mucho suelo descubierto en el interior del bosque (véase capítulo 4). La mayoría de las hierbas perennes que aparecen bajo estas condiciones están adaptadas a estas condiciones de umbría (plantas esciófilas, e.g. pteridofitas, *Senecio lopezii*, *Scrophularia laevigata*).

En cuanto al endemismo y la singularidad taxonómica, los resultados obtenidos para el componente leñoso se ajustan a los patrones de endemismo edáfico descritos para el conjunto de comunidades leñosas de la región del Estrecho (véase capítulo 5). No ocurre lo mismo en el estrato herbáceo, donde la proporción de endemismo y los niveles de singularidad taxonómica son similares para las cuatro comunidades. Sin embargo, se ha encontrado en este estrato una clara diferencia en el número de taxones endémicos (G+SIT+INA) entre el coscojar (5) y las tres comunidades sobre areniscas (9-12). El endemismo en el componente herbáceo, a diferencia del componente leñoso, parece estar determinado por las condiciones microclimáticas más que por las condiciones edáficas. La región del Estrecho puede considerarse una isla climática de ambiente relativamente templado en el Mediterráneo (Dahlgren & Lassen 1972; Acón & Morla 1993). Esta situación determina la presencia de forma disyunta en esta región de taxones del elemento atlántico (e.g. *Simethis planifolia*; *Pseudoarrhenatherum longifolium*), a veces con diferenciación taxonómica, al menos a nivel infraespecífico, debida al aislamiento (e.g. *Pedicularis sylvatica* subsp. *lusitanica*, *Digitalis purpurea* subsp. *bocquetii*, *Luzula forsteri* subsp. *baetica*). Esta diferenciación se traduce en un incremento del endemismo, sobre todo del elemento gibraltárico (G). Este endemismo local es claramente superior en el estrato herbáceo del quejigar y se asocia a la forma biológica perenne hemicriptófita, propia de climas templados (Braun-Blanquet 1979). De hecho, los quejigares se asientan en los enclaves donde se presentan de forma más llamativa las condiciones de umbría y ambiente temperado (Gil *et al.* 1985; Díez Garretas *et al.* 1986). Esta diferenciación infraespecífica de taxones atlánticos también ocurre en especies leñosas, casi siempre asociadas a los quejigares (e.g. *Frangula alnus* subsp. *baetica*, *Lonicera periclymenum* subsp. *hispanica*). Por el contrario, el elemento gibraltárico (G) del componente leñoso se asocia al brezal,

reflejando los fenómenos de diferenciación asociados a los suelos ácidos y pobres en nutrientes (capítulo 5). No obstante, también puede hablarse de la existencia de endemismo edáfico en el estrato herbáceo de estas comunidades, tanto en especies perennes (e.g. *Bellis rotundifolia*, *Polygala baetica*, *Scilla monophyllos*) como en anuales (e.g. *Biscutella baetica*, *Silene gaditana*), asociados fundamentalmente a los brezales y alcornoques sobre areniscas. Este endemismo edáfico puede explicar las diferencias en el número de taxones gibraltáricos (G) entre las tres comunidades sobre areniscas y el coscojar sobre sustrato calizo.

Las tres comunidades sobre areniscas también se diferencian claramente del coscojar en el número de especies criptógamas observadas. El número de briófitos es superior en el brezal (ocho especies) y el alcornocal (nueve especies) que en el quejigar (cuatro especies), inventariándose sólo una especie (*Dicranella heteromalla*) en el coscojar. Este hecho puede considerarse como reflejo de las características climáticas y las condiciones de acidez y pobreza de nutrientes de los suelos derivados de areniscas, sobre todo en el brezal y el alcornocal, ya que este grupo vegetal es indicador de fases pioneras de colonización en comunidades atlánticas (Clément & Touffet 1990; Gloaguen 1990). Cabe destacar la presencia de *Polytrichum* sp. en el brezal. Este musgo, de gran importancia ecológica en los brezales oceánicos del oeste de Europa (Gloaguen 1990) se ha observado con cierta frecuencia en los brezales sobre areniscas del área de estudio. En este sentido, los brezales del Estrecho podrían compararse con los brezales templados europeos sobre suelos ácidos, aunque en estos últimos la importancia ecológica de las criptógamas (sobre todo briófitos) es muy superior (Gimingham 1972; Gimingham *et al.* 1979). Sin embargo, la presencia de briófitos y líquenes en los brezales mediterráneos del Estrecho de Gibraltar refuerza el carácter de "brezal" y atenúa el carácter "mediterráneo" de estas comunidades.

6.4.2. La diversidad de los brezales del Estrecho de Gibraltar en el contexto de la vegetación mediterránea

En general, las comunidades vegetales mediterráneas se caracterizan por unos niveles elevados de riqueza de especies (Naveh & Whittaker 1979; Bond 1983; Marañón 1985; Lamont 1992). En la Tabla 6.4 se muestran los valores de riqueza de especies de algunas comunidades de las distintas zonas mediterráneas. Tradicionalmente se han considerado dos grupos diferentes de regiones mediterráneas. El primero de ellos incluye la Cuenca Mediterránea, Chile central y algunas zonas de California. Se trata de regiones caracterizadas por la fertilidad y el pH relativamente elevado de sus suelos (Specht & Moll 1983; Lamont 1994), así

como por una fuerte presión antropógena, muy especialmente en la Cuenca Mediterránea (Naveh & Whittaker 1979). El segundo grupo lo forman las áreas mediterráneas de Sudáfrica y el suroeste de Australia, caracterizadas por unos suelos ácidos y pobres en nutrientes (Specht & Moll 1983). La alta riqueza de especies en las comunidades del primer grupo es fundamentalmente debida a especies herbáceas, siendo menor la diversidad de especies leñosas (Tabla 6.4). Las especies de vida corta (*i.e.* hierbas anuales y algunas perennes) parecen estar favorecidas en los suelos fértiles (Westman 1983). Justo lo contrario ocurre en las comunidades mediterráneas sudafricanas y australianas, donde aparece una alta diversidad de especies leñosas (Naveh & Whittaker 1979; Cowling & Campbell 1980; Tabla 6.4).

La riqueza de especies tan elevada en las comunidades mediterráneas de Israel puede explicarse, por un lado, por la confluencia de varias regiones florísticas en esa zona (Mediterránea, Iranoturánica y Saharoarábica, *sensu* Takhtajan 1986). Por otro lado, el efecto de la perturbación antropógena durante más de 8.000 años ha jugado y juega un papel determinante en el origen y mantenimiento de esta diversidad, sobre todo de especies anuales (Naveh & Whittaker 1979). Un cierto nivel de perturbación disminuye los fenómenos de competencia por los recursos, favoreciendo un aumento o mantenimiento de la diversidad en estas comunidades (Grime 1979). Esta incidencia de la perturbación es también responsable de la elevada riqueza de especies herbáceas anuales en los bosques adhesados del suroeste de España (Marañón 1985) y, en menor medida, en las comunidades mediterráneas de California y Chile (Westman 1983).

En la región del Estrecho de Gibraltar, la incidencia de las perturbaciones ha sido (históricamente) y es hoy día menos importante que en otras áreas de la Cuenca (*cf.* Blanco *et al.* 1991), encontrándose las comunidades en un relativo alto grado de conservación (Ojeda *et al.* 1995a, b). Sin embargo, la riqueza total de especies de los brezales sobre areniscas es elevada, superior a la de los matorrales mediterráneos típicos de la Cuenca ("maquis" y "garriga", incluyendo el *coscojar* estudiado) y California (matorral costero de *Salvia* y chaparral) y algo inferior a las comunidades de matorral chileno y a algunos matorrales de Israel (Tabla 6.4). La diversidad de especies en los brezales estudiados (*i.e.* herriza y sotobosques del alcornocal y del quejigar) parece responder a unos patrones diferentes a los del resto de comunidades ricas en especies de la Cuenca. Es decir, mientras que en otras comunidades de la Cuenca su riqueza se debe principalmente a especies anuales, la riqueza de especies en las comunidades sobre areniscas se expresa fundamentalmente en su componente leñoso y herbáceo perenne.

Tabla 6.4. Valores de diversidad a escala 0,1 Ha. en comunidades representativas de las cinco regiones mediterráneas del mundo. Cuando hay más de una muestra, *n* indica el número de comunidades a partir de las cuales se han obtenido valores medios.

	RIQUEZA DE ESPECIES				TOTAL
	Leñosas	H. perennes	H. anuales	Suculentas	
ISRAEL ¹					
Pastizal con arbustos	32	46	101	-	179
Matorral abierto	24	29	56	-	109
Matorral cerrado (maquis)	13	38	-	-	51
Matorral cerrado (maquis)	32	19	16	-	67
Bosque de <i>Quercus</i>	15	23	97	-	135
Bosque de <i>Quercus</i>	25	30	82	-	137
CALIFORNIA Y NOROESTE DE MÉXICO ¹					
Matorral costero (<i>n</i> = 13)	5	11	13	1	30
Matorral costero (<i>n</i> = 34)	5	7	6	1	19
Matorral costero (<i>n</i> = 8)	8	6	22	5	41
Chaparral (<i>Adenostoma</i> , <i>n</i> = 5)	?	?	?	?	24
Chaparral (<i>Ceanothus</i> , <i>n</i> = 5)	?	?	?	?	32
CHILE ¹					
Matorral costero	32	33	20	-	85
Matorral típico	29	39	46	-	114
Matorral de montaña	26	44	32	-	102
Espinar	5	8	15	-	25
FRANCIA (Languedoc) ¹					
Encinar abierto (<i>n</i> = 6)*	18	12	-	-	30
Encinar denso (<i>n</i> = 7)*	16	13	-	-	29
Encinar denso	?	?	?	-	51
Encinar-alcornocal denso	?	?	?	-	20
Garriga (<i>Rosmarinus</i> , <i>n</i> = 6)*	13	16	1	-	30
Garriga (<i>Q. coccifera</i> , <i>n</i> = 4)*	16	15	1	-	32
Garriga	?	?	?	-	29
Garriga	?	?	?	-	28
Pastizal (<i>n</i> = 3)*	14	33	4	-	51
ESPAÑA (Sierra Morena) ²					
Dehesa	6	33	96	-	135
ESPAÑA (Estrecho de Gibraltar) ³					
Coscojar (calizas)	26	19	7	-	52
Brezal (areniscas)	24	30	11	-	65
Alcornocal (areniscas)	30	39	27	-	96
Quejigar (areniscas)	20	44	8	-	72
SUDÁFRICA ⁴					
<i>Fynbos</i> (<i>n</i> = 10)	35	38	2	-	75
AUSTRALIA ⁴					
<i>Kwongan</i> (<i>n</i> = 7)	37	22	7	-	66

Datos elaborados a partir de ¹ Westman 1988, ² Marañón 1985, ³ este estudio, ⁴ Naveh & Whittaker 1979.

* Valores de diversidad en 100 m².

Las características de acidez y fertilidad de las areniscas determinan una situación de escasez de los recursos (Ojeda *et al.* 1995a) que puede tener unas consecuencias ecológicas similares a la perturbación en cuanto a que limita los fenómenos de competencia, favoreciendo la diversidad (Grime 1979; Tilman 1983,

1988, 1994). La gran diferencia estriba en que esta riqueza de especies se mantiene en condiciones de *equilibrio*, ya que las condiciones de acidez y limitación de los recursos son permanentes e intrínsecas a los sustratos. Por el contrario, los valores elevados de riqueza de especies en otras comunidades de la Cuenca, California y Chile dependen del mantenimiento de los niveles de perturbación (situaciones de *falta de equilibrio*, Grime 1979; Tilman & Pacala 1993).

Los niveles de riqueza de especies observados en estos brezales son similares a los registrados en los brezales gondwánicos. La acidez y escasa fertilidad de los sustratos constituyen la causa esgrimida para explicar la elevada riqueza en situación de equilibrio de las comunidades mediterráneas del "*fynbos*" sudafricano y del "*kwongan*" australiano (Bond 1983; Specht & Moll 1983; Cowling *et al.* 1992; Lamont 1992).

Cuando se comparan los valores de diversidad de los tres tipos morfológicos considerados (especies leñosas, herbáceas perennes y especies anuales) de los tres brezales del Estrecho con los de otras comunidades mediterráneas, se detecta una mayor afinidad de éstos con los brezales mediterráneos gondwánicos que con los matorrales, bosques y pastizales de la Cuenca Mediterránea (véase Tabla 6.4). Los brezales gondwánicos también se caracterizan por una presencia escasa de especies anuales y una presencia notable de especies herbáceas perennes, siendo la importancia ecológica de estas últimas relevante, sobre todo en comunidades de "*fynbos*" sudafricanas (Shmida & Whittaker 1984). La relativa mayor representación de especies anuales en los brezales del Estrecho puede argumentarse como un carácter diferenciador respecto a los brezales gondwánicos. No hay que olvidar que estos brezales se hallan en la Cuenca y la flora de la misma está en gran medida compuesta por grupos taxonómicos en los que los terófitos constituyen parte importante (Shmida & Whittaker 1984). Es decir, el componente taxonómico y, en último extremo, filogenético debe ser fuerte. Sin embargo, la riqueza de terófitos es muy inferior a la de otras comunidades de la Cuenca ricas en especies y su importancia ecológica parece ser escasa (véase capítulo 7), reflejándose en los espectros de frecuencia del estrato herbáceo de estos brezales (Fig. 6.1). En cambio, la forma biológica perenne sí puede asociarse claramente a los brezales del Estrecho, siendo elevada su riqueza de especies y su abundancia en estas comunidades. Así mismo, el endemismo del componente herbáceo en estas comunidades está claramente asociado a la forma perenne mientras que la mayoría de las hierbas anuales registradas pertenecen a especies ruderales o arvenses de distribución geográfica amplia.

Así pues, los brezales sobre areniscas del Estrecho de Gibraltar y los brezales gondwánicos muestran unas semejanzas notables, no sólo en los patrones de diversidad y endemismo del componente leñoso (véase capítulo 5) sino también en la diversidad ecológica y en la estructura de las comunidades completas. Este estudio pone de manifiesto la existencia de una cierta convergencia entre estos *brezales mediterráneos* sobre suelos ácidos y pobres. Anteriormente esta convergencia había sido mencionada sólo para los brezales del Hemisferio Sur (*e.g.* Shmida & Whittaker 1984; Cowling 1987; Cowling & Witkowski 1994). Debe ampliarse a los brezales mediterráneos de la Cuenca, que tradicionalmente no han sido considerados.

La historia evolutiva de la flora de las regiones mediterráneas de Sudáfrica y el suroeste de Australia es similar, existiendo numerosas conexiones muy antiguas (Cretácico) a niveles taxonómicos elevados (géneros, familias) (Raven 1973; Raven & Axelrod 1974). Las conexiones florísticas de Sudáfrica con la región del Estrecho son débiles y muy antiguas, aunque hay algunos ejemplos significativos (*e.g.* *Erica*, Baker & Oliver 1967, Thorne 1972). Las conexiones entre el suroeste de Australia y el Estrecho son prácticamente nulas (*cf.* Raven 1973). Así pues la convergencia estructural entre los brezales sobre areniscas y los brezales gondwánicos puede considerarse básicamente como reflejo de las analogías en los procesos históricos y ecológicos que han operado y operan en dichas comunidades, siendo menos relevante el componente filogenético que supondría una flora similar.

**7. ESTUDIO DE LA REGENERACIÓN DE UN BREZAL
DESPUÉS DE UN INCENDIO**

7.1. INTRODUCCIÓN

El alto riesgo de incendios es una característica inherente al clima mediterráneo, con veranos secos y cálidos, al menos desde el Pleistoceno, constituyendo uno de los agentes de perturbación de la vegetación más frecuentes en las cinco regiones mediterráneas del mundo (Naveh 1974; Keeley 1986; Cowling 1987; Trabaud 1987). La capacidad de regeneración de las comunidades leñosas devastadas por los incendios forestales es una característica común a estas cinco regiones (Keeley 1986). Esta regeneración se produce principalmente a partir de órganos vegetales subterráneos (*e.g.* tallos, rizomas, lignotubérculos) que sobreviven a la acción del fuego y rebrotan vigorosamente (James 1984; Trabaud 1987; le Maitre *et al.* 1992) o a partir de semillas almacenadas en el suelo o en las plantas que resisten los efectos del fuego (Keeley 1986; Alonso *et al.* 1992; Enright & Lamont 1992; Valbuena *et al.* 1992). Así, según la estrategia de regeneración, las especies se han clasificado tradicionalmente en dos tipos básicos: *rebrotadoras* y *semilleras* (Naveh 1974; Keeley & Zedler 1978). Uno de los hechos más destacables en las comunidades leñosas mediterráneas es la escasa variación de su composición florística antes y después del incendio y durante las diferentes etapas de la regeneración así como la escasa importancia ecológica del aporte externo de diásporas en la sucesión (Kruger 1983; Trabaud 1987).

El fuego constituye también un elemento asociado a los brezales de la Europa atlántica, siendo incluso necesaria su presencia en el mantenimiento de estas comunidades (Gimingham 1972; Gimingham *et al.* 1979; Gill & Groves 1981; Casal 1982). La regeneración de estas comunidades es también muy rápida y fundamentalmente por rebrotamiento (Rozé 1993). Sin embargo, en estos brezales se ha descrito un tipo de incendio poco frecuente aunque altamente destructivo: el "peat-fire" (Gill & Groves 1981) o "fuego de profundidad". Se produce cuando arde la gruesa capa de turba, característica de estas comunidades, destruyendo prácticamente todos los órganos subterráneos de resistencia y calcinando las semillas almacenadas en el suelo. La sucesión después de este fuego es muy lenta y la composición florística es muy variable en las diferentes etapas, en las que el aporte externo de diásporas juega un papel muy relevante (Clément & Touffet 1990;

Gloaguen 1990). Este tipo de fuegos no se ha descrito en las comunidades mediterráneas (por razones obvias, *i.e.* falta de turba).

Los incendios, tanto fortuitos como intencionados, son asimismo frecuentes en la región del Estrecho de Gibraltar, constituyendo una práctica usual en el manejo de las comunidades por parte del hombre (Benabid 1982*b*; Ibarra 1993). En este capítulo se realiza un estudio descriptivo de la respuesta de un brezal sobre areniscas a la acción del fuego. Para ello se ha realizado un seguimiento de la regeneración después de un incendio accidental de un brezal en la zona norte del área de estudio. Los objetivos particulares planteados son:

1.- Cuantificar la densidad de individuos supervivientes de las diferentes especies leñosas en el brezal tras el incendio y registrar posibles fenómenos de mortalidad durante la regeneración, determinando así la capacidad rebrotadora de estas especies.

2.- Cuantificar la emergencia y establecimiento de plántulas de especies leñosas después del fuego y durante los primeros años de regeneración, evaluando la capacidad colonizadora de las mismas a partir de semillas.

3.- Determinar la importancia relativa de las estrategias de regeneración de las especies leñosas (rebrotadoras *vs.* semilleras) en el restablecimiento del brezal tras el incendio.

4.- Detectar posibles cambios sucesionales en la composición florística del estrato herbáceo del brezal durante la regeneración del mismo.

5.- Realizar un seguimiento de la evolución de la diversidad florística en los primeros años del restablecimiento de esta comunidad.

En conjunto, la finalidad de este estudio es 1) determinar las estrategias de regeneración de las especies leñosas y conocer la dinámica de la sucesión en los primeros tres años después de un incendio en un brezal mediterráneo, relativamente poco conocido y 2) comparar los patrones de regeneración observados con los descritos en otras comunidades mediterráneas del mundo.

7.2. ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Este estudio se ha realizado en un brezal de cumbre (*i.e.* *herriza*) sobre areniscas de la zona norte del Estrecho de Gibraltar, situado a una altitud de 680 m en la ladera sureste del pico Cruz del Romero (Sierra del Niño, Cádiz, 30STF6506). Este brezal fue arrasado por un incendio en Diciembre de 1991.

Para llevar a cabo el estudio se estableció un transecto lineal permanente de 50 m en dicho brezal quemado, a lo largo del cual se delimitaron 50 cuadros de 1x1m. El estudio comenzó en Mayo de 1992, cinco meses después del incendio. Se realizaron siete muestreos durante un periodo de 26 meses, hasta Junio de 1994, contemplando tres ciclos anuales de crecimiento después del incendio:

- Ciclo I, desde el incendio (Diciembre'91) hasta el final del verano de 1992,
- Ciclo II, desde el otoño de 1992 hasta el final del verano de 1993 y
- Ciclo III, desde el otoño de 1993 hasta el verano de 1994 (el último muestreo se realizó en Junio de 1994).

La secuencia temporal de los muestreos fue la siguiente: Mayo'92, Octubre'92, Febrero'93, Junio'93, Noviembre'93, Enero'94 y Junio'94. No se realizó exclusión de grandes fitófagos mediante vallado de la parcela de estudio, por lo que la presión de herbivoría propia del área actuó durante la regeneración del brezal.

En el primer muestreo (Mayo'92) se contaron las cepas de las especies leñosas que se encontraban rebrotando dentro de los 50 cuadros del transecto. Durante los siguientes muestreos se realizó un seguimiento de las mismas, con el fin de detectar alguna posible mortalidad entre las mismas.

En cada muestreo se registró el número de individuos de las diferentes especies leñosas surgidos a partir de semillas tras el incendio en cada uno de los 50 cuadros, distinguiendo entre plántulas y plantas jóvenes. Se consideraron plántulas aquellos individuos que aún mostraban los cotiledones o que, habiéndolos ya perdido, no habían comenzado a ramificarse. Los individuos mayores fueron considerados plantas jóvenes. Para representar la dinámica de las poblaciones de plantas leñosas regeneradas a partir de semillas se tomaron los valores medios de individuos/m², considerando sólo aquellos cuadros donde se había censado al menos un individuo en alguno de los siete muestreos realizados. Así pues, el tamaño de muestra es diferente para cada especie, por lo que la variabilidad de los datos se estimó mediante el error estándar (Sokal & Rohlf 1981). El tamaño de muestra (*n*) constituyó un buen estimador adicional de la abundancia de plántulas de cada especie en la comunidad. La finalidad de este registro fue 1) evaluar la capacidad colonizadora de las especies leñosas a partir de semillas y 2) detectar diferencias de estrategias en la germinación de estas especies, es decir, si la germinación ocurre de forma inmediata tras el incendio o si existe alguna fase de latencia.

En el segundo muestreo (Octubre'92) se tomaron 20 muestras de suelo superficial del brezal junto al transecto con un cilindro de 8 cm de diámetro y 4 cm de altura, se secaron en la estufa a 40°C y se conservaron en un lugar seco. En Febrero de 1993 se extendieron las muestras sobre una superficie de perlita en 20

bandejas respectivamente. Estas bandejas se colocaron en un invernadero, donde se humedecían de forma periódica, registrándose la emergencia de plántulas en las muestras de suelo. De esta manera se realizó una estimación de la capacidad potencial de incorporación de nuevos individuos de las diferentes especies a partir de la reserva de semillas en el suelo del brezal durante el segundo ciclo anual de regeneración.

Por otra parte, se midió la cobertura de todas las especies leñosas que interceptaban el transecto lineal de 50 m. Este registro, realizado en los siete muestreos, permite determinar la velocidad con la que las diferentes especies van ocupando el espacio y la importancia relativa de las diferentes estrategias de resistencia (rebrotadoras vs. semilleras) durante los tres primeros años de regeneración del brezal después del fuego.

Los valores de cobertura del último muestreo (Junio'94) se incluyeron como una nueva parcela al conjunto de parcelas no permanentes del estudio cuantitativo de las comunidades (capítulo 4) y se realizó un análisis de correspondencias corregido (DCA, ter Braak 1991) con el propósito de ubicar este brezal en relación con los tipos de comunidades anteriormente descritos.

Respecto al estrato herbáceo, se registró en cada muestreo la presencia/ausencia de especies herbáceas en los 50 cuadros del transecto con el fin de detectar cambios temporales durante la regeneración del brezal en la composición florística de este estrato. Para llevar a cabo este estudio, las siete matrices de presencia/ausencia se fusionaron en tres matrices representando los tres ciclos de desarrollo contemplados después del incendio:

- Ciclo I= Mayo'92 y Octubre'92,
- Ciclo II= Febrero'93, Junio'93 y Noviembre'93 (excepto la especie otoñal *Crocus serotinus*) y
- Ciclo III= Noviembre'93 (sólo *C. serotinus*), Enero'94 y Junio'94.

Estos 150 cuadros (50 cuadros x 3 ciclos) se ordenaron mediante un análisis DCA para detectar agrupamientos entre los cuadros de cada ciclo interpretables como una diferenciación temporal en la composición de especies herbáceas. Para la realización de este análisis se subestimó el peso de las especies raras (ter Braak 1991). Posteriormente se representaron los valores medios y desviaciones típicas de las coordenadas del eje que mejor explicó esta variación temporal para los tres grupos de 50 cuadros de cada ciclo con el fin de mostrar de forma simplificada la existencia de estadios sucesionales en el estrato herbáceo del brezal.

Por último, se representó el número total de especies (leñosas y herbáceas) en cada uno de los tres ciclos con el fin de determinar la variación temporal de la

diversidad del brezal durante las primeras fases de regeneración después del incendio.

7.3. RESULTADOS

Este brezal se situó junto a los brezales de cumbre o *herrizas* en el análisis DCA de ordenación (Fig. 7.1), por lo que puede englobarse en este tipo de comunidades.

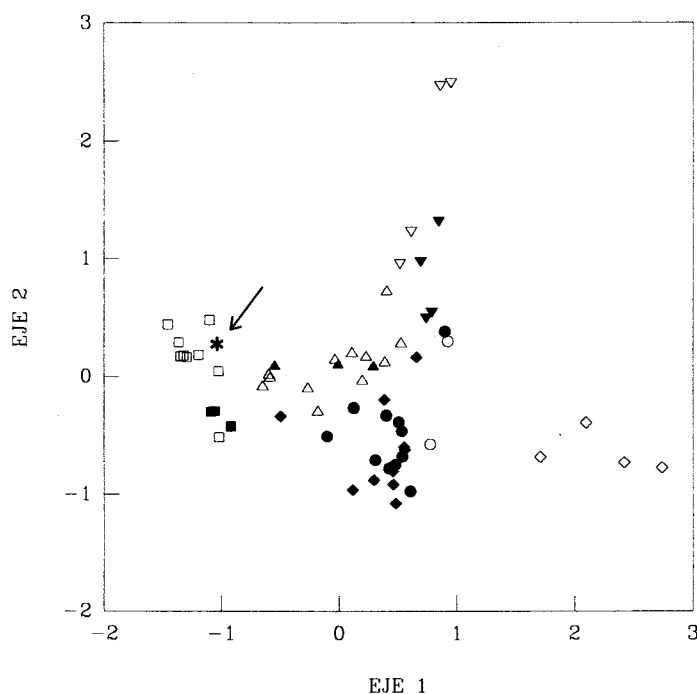


Fig. 7.1. Posición del brezal estudiado (*) en el análisis DCA realizado con el conjunto de las 63 parcelas no permanentes (capítulo 4). Símbolos como en Fig. 4.1.

7.3.1. Regeneración de las especies leñosas

Rebrotadoras. En el primer muestreo (Mayo'92), cinco meses después del incendio, se registraron hasta 14 cepas de plantas leñosas rebrotando dentro de uno de los cuadros de 1 m² ($\bar{x}=7,3 \pm 3,2$, $n=50$) además de rebrotes de *Quercus lusitanica*. Esta especie es estolonífera (Vicioso 1950) y no es posible contar el

número de individuos, no obstante, se observó rebrotando en 23 de los 50 cuadros de 1 m² con una cobertura inicial de hasta el 35% ($\bar{x} = 4,5 \pm 7,2 \%$, $n = 50$).

En cuanto al número de especies representadas por estas plantas supervivientes al incendio, se identificaron un total de 16 especies dentro de los 50 cuadros de 1 m², registrándose hasta 7 especies leñosas dentro de un solo cuadro ($\bar{x} = 4,7 \pm 1,6$ especies/m², $n = 50$). En la Fig. 7.2 se muestran los valores medios y desviaciones típicas de densidad (número de individuos / m²) de las 12 especies más frecuentes. Además, se identificaron dos individuos de *Arbutus unedo*, dos de *Lavandula stoechas* y dos de *Ruscus hypophyllum* rebrotando dentro del transecto. De estas 16 especies sólo se detectó mortalidad en *Erica australis* durante el transcurso de este estudio, concretamente en dos de los siete individuos contabilizados dentro de los 50 cuadros. Esta mortalidad se registró ya en el segundo muestreo (Octubre'92), observándose también en más individuos de esta especie fuera del transecto.

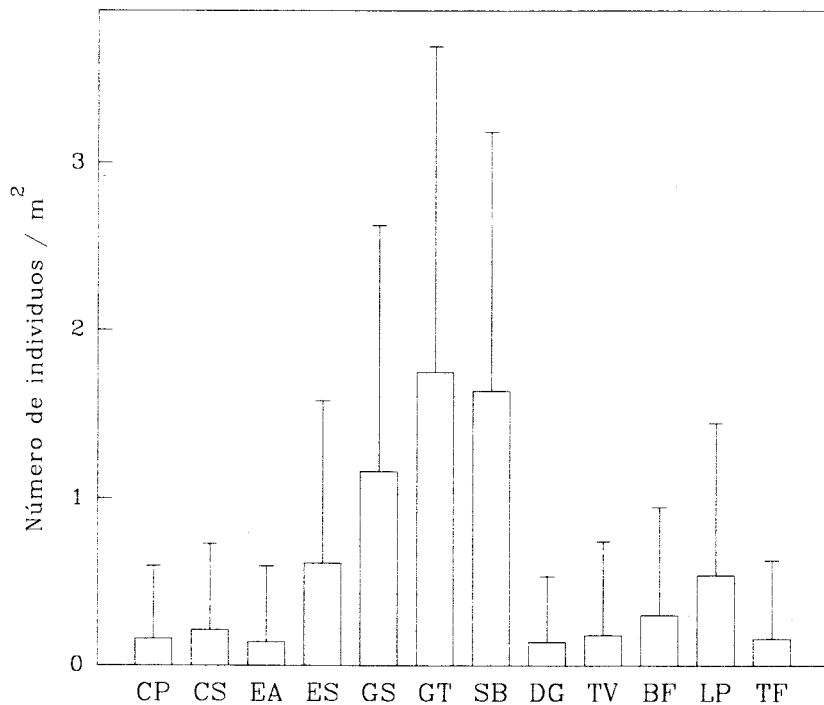


Fig. 7.2. Densidad de individuos adultos supervivientes (media \pm DT) de diferentes especies en el brezal cinco meses después del incendio (Mayo'92). CP, *Cistus populifolius* subsp. *major*; CS, *Cistus salvifolius*; EA *Erica australis*; ES, *Erica scoparia*; GS, *Genista tridens*; GT, *Genista tridentata*; SB, *Stauracantus boivinii*; DG, *Daphne gnidium*; TV, *Thymelaea villosa*; BF, *Bupleurum foliosum*; LP, *Lithodora prostrata* subsp. *lusitanica*; TF, *Teucrium fruticans*.

Semilleras. La incorporación de nuevos individuos a la comunidad a partir de semillas, durante la regeneración del brezal, fue diferente en las distintas especies leñosas (Fig. 7.3). La germinación de *Cistus populifolius* subsp. *major*, *C. salvifolius* y *Genista triacanthos* fue elevada tras el incendio, observándose gran cantidad de nuevos individuos en los primeros muestreos (Fig. 7.3). Sin embargo, las plántulas de *C. salvifolius* apenas consiguen establecerse, resultando finalmente baja la incorporación de nuevos individuos de esta especie en la comunidad. Algunos individuos de las dos especies de *Cistus* habían sobrevivido al incendio y rebrotado (Fig. 7.2). Una cierta capacidad de rebrotar en *Cistus salvifolius*, a partir de yemas subterráneas, ha sido descrita anteriormente (Pérez-Latorre 1993). La emergencia de nuevas plantas de *Calluna vulgaris* no comenzó hasta el segundo ciclo anual de regeneración, haciéndolo entonces de forma muy llamativa (Fig. 7.3). La germinación y establecimiento de plántulas fueron muy bajos en *Erica australis*, *E. scoparia* y *Genista tridens*, bajos en *Lithodora prostrata* subsp. *lusitanica* y *Genista tridentata* y moderados en *Bupleurum foliosum*, *Stauracanthus boivinii* y *Thymelaea villosa*. Por otro lado, la emergencia de plántulas en *Lavandula stoechas* fue moderada después del incendio, pero muchas murieron el segundo invierno (Fig. 7.3), resultando finalmente baja la incorporación de nuevos individuos. No se observó ninguna plántula de *Quercus lusitanica* ni de *Daphne gnidium* durante la realización de este estudio.

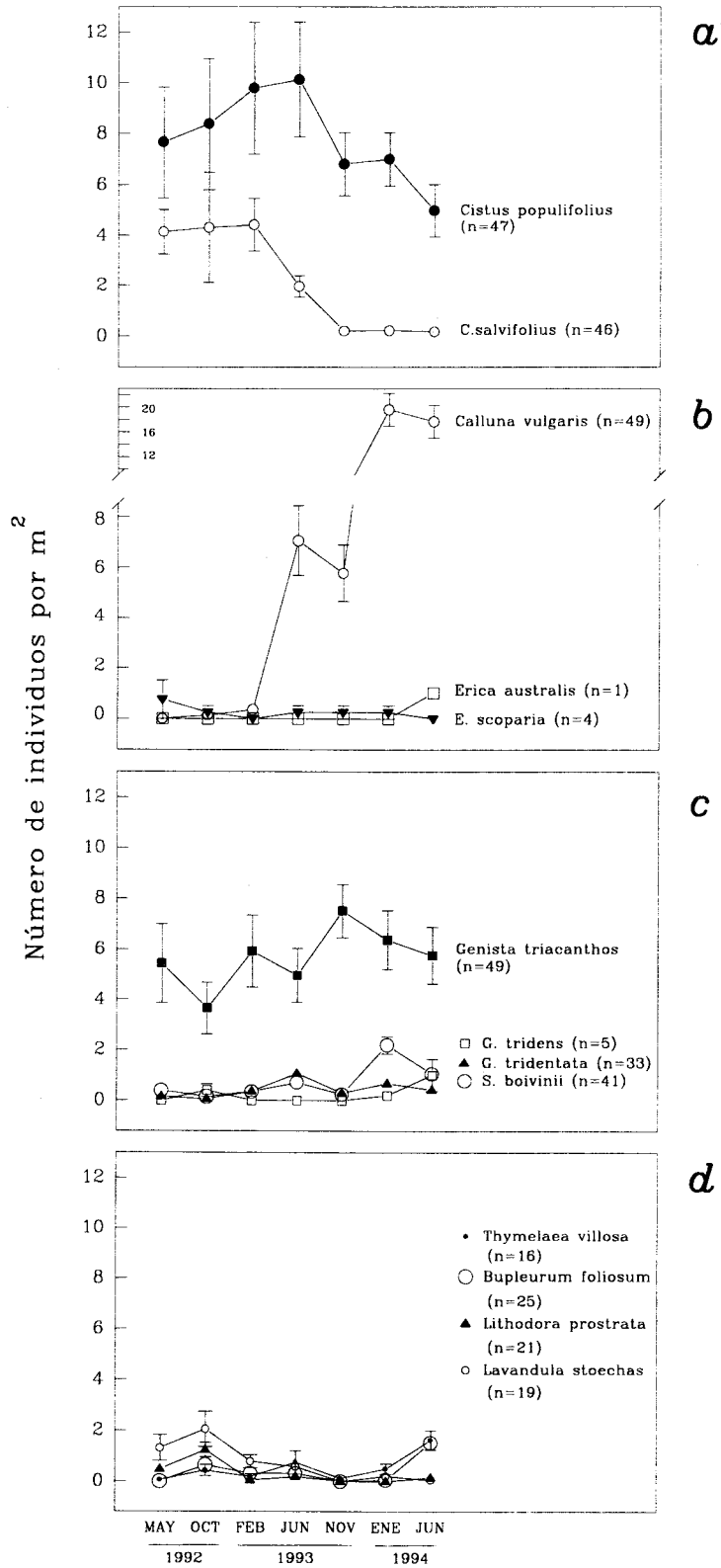


Fig. 7.3. Incorporación neta de nuevos individuos (media \pm ES) de especies leñosas en el brezal durante la regeneración. Para cada especie se indica el número de cuadros (n) en los que se ha registrado al menos un individuo en uno de los siete muestreos. Para una representación más clara se han separado las figuras en cistáceas (a), ericáceas (b), papilionáceas (c) y otras (d).

Cistus populifolius subsp. *major*, *Genista triacanthos* y *Calluna vulgaris* pueden considerarse especies con niveles elevados de restablecimiento de sus poblaciones a partir de nuevas plántulas (especies *semilleras*, *sensu* Keeley 1986). No obstante, las estrategias de germinación durante la regeneración son diferentes en estas tres especies (Fig. 7.4). En *Cistus populifolius*, la mayor densidad de plántulas aparece durante el primer ciclo anual de regeneración, disminuyendo notablemente en los dos ciclos siguientes. *Calluna vulgaris* tiene, sin embargo, una fase de latencia de aproximadamente un año, emergiendo entonces de forma "explosiva". Por último, *Genista triacanthos* parece exponer sus plántulas en el suelo del brezal por pulsos, apreciándose dos picos de germinación, uno tras el incendio y otro en el otoño del segundo ciclo.

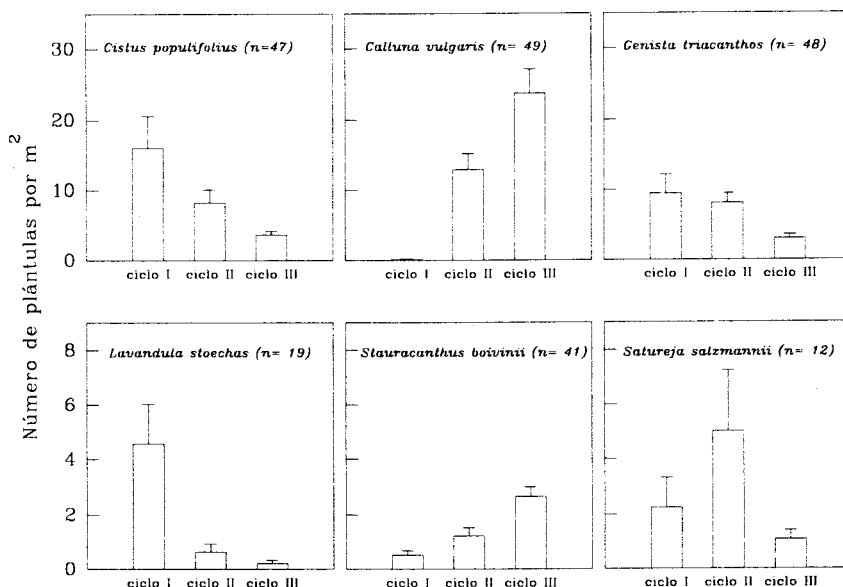


Fig. 7.4. Emergencia de plántulas (media \pm ES) en algunas especies leñosas en los tres ciclos de regeneración.

En el seguimiento realizado en el invernadero sobre la capacidad potencial de emergencia de plántulas durante el segundo ciclo se observa una gran diferencia entre *Cistus populifolius* (17 plántulas/m²) y *Calluna vulgaris* (502 plántulas/m²) (Tabla 7.1). Este resultado es paralelo al patrón de germinación observado en estas dos especies en el brezal (véase más arriba). Sin embargo, no ocurre lo mismo con *Genista triacanthos*, cuya alta tasa de germinación observada en el suelo del brezal no se refleja en las muestras de suelo en el invernadero. Otro hecho destacable observado en este estudio es el elevado nivel de emergencia de plántulas de *Erica*

scoparia (255 plántulas/m²) en las muestras de suelo extendidas en el invernadero, que contrasta con los bajos niveles observados en el suelo del brezal en condiciones naturales (Fig. 7.3).

Tabla 7.1. Estimación de la reserva de semillas en el suelo (media \pm DT) del brezal, a partir de muestras recogidas al final del primer ciclo anual de regeneración después del incendio (Octubre 1992).

ESPECIES	n° semillas / m ²
Leñosas	
<i>Cistus populifolius</i>	17,5 \pm 37,5
<i>Erica australis</i>	2,5 \pm 11,0
<i>Erica scoparia</i>	255,0 \pm 448,0
<i>Calluna vulgaris</i>	502,5 \pm 413,5
<i>Genista tridentata</i>	2,5 \pm 11,0
TOTAL	741,3 \pm 791,5
Herbáceas	
<i>Radiola linoides</i>	117,5 \pm 78,5
<i>Centaurium erythraea</i>	9,2 \pm 140,5
<i>Centaurium maritimum</i>	2,5 \pm 11,0
<i>Linaria viscosa</i>	117,5 \pm 360,0
<i>Bellis rotundifolia</i>	2,5 \pm 11,0
<i>Juncus capitatus</i>	17,5 \pm 46,5
<i>Juncus buffonius</i>	7,5 \pm 24,5
<i>Juncus hybridus</i>	2,5 \pm 11,0
<i>Juncus sorrentinii</i>	552,5 \pm 1687,0
<i>Aira caryophyllea</i>	845,0 \pm 1406,0
<i>Avenula sulcata</i>	10,0 \pm 35,0
<i>Holcus grandiflorus</i>	2,5 \pm 11,0
TOTAL	1651,3 \pm 2377,1

Se ha detectado otro conjunto de especies cuyos individuos se establecen en el brezal principalmente a partir de semillas después del incendio (*Satureja salzmännii*, *Lavandula stoechas*, *Thymelaea villosa*, *Bupleurum foliosum*), aunque la emergencia de plántulas en estas especies es inferior a las tres especies semilleras anteriores (Fig. 7.3). Sin embargo, en este grupo también pueden distinguirse diferentes estrategias de germinación (Fig. 7.4). En *Lavandula stoechas*, por ejemplo, se detecta un patrón similar, aunque a menor escala, al observado en *Cistus populifolius*: la mayor parte de nuevos individuos emergen tras el incendio. Por el contrario, en *Satureja salzmännii* la emergencia de plántulas se prolonga hasta el final del segundo ciclo anual de regeneración del brezal, bajando notablemente en el último año de estudio. No obstante, esta última especie puede considerarse una especie *semillera* comparativamente muy efectiva: en el primer muestreo (Mayo'92)

no se observó ningún individuo superviviente en el brezal, pero dos años después (Junio'94) estaba presente en siete de los 50 cuadros con una cobertura de hasta el 35% en uno de los cuadros ($\bar{x}= 20,0 \pm 10,8 \%$, $n= 7$). Por último, respecto a *Stauracanthus boivinii*, una especie rebrotadora bastante efectiva (Fig. 7.2) se ha observado una emergencia moderada de plántulas en el tercer ciclo anual de regeneración (Fig. 7.4).

Ocupación del espacio. De las 17 especies interceptadas por el transecto lineal, nueve pueden considerarse rebrotadoras y ocupan el 84,5% del espacio después de tres años, mientras que siete son semilleras, y ocupan el 45,4% del espacio, y dos no tienen una estrategia definida, ocupando el 1,2% (Tabla 7.2). Las estrategias rebrotadora y semillera coexisten durante la regeneración, no pudiendo hablarse de una estrategia claramente dominante tres años después del incendio. La Fig. 7.5 muestra la evolución de la cobertura de las especies leñosas durante el periodo de estudio.

Tabla 7.2. Secuencia temporal de los valores de cobertura (m) de las especies leñosas en el transecto lineal permanente (50 m).

Especie	Mayo 1992	Octubre 1992	Febrero 1993	Junio 1993	Noviembre 1993	Enero 1994	Junio 1994
Rebrotadoras							
<i>Quercus lusitanica</i>	5,55	8,60	5,00	8,85	11,10	9,45	10,50
<i>Erica scoparia</i>	1,35	2,35	2,05	2,45	3,70	3,15	4,50
<i>Erica australis</i>	-	-	0,10	0,20	0,60	0,65	0,90
<i>Genista tridens</i>	0,80	2,00	2,65	3,05	3,70	2,60	5,00
<i>Genista tridentata</i>	6,35	9,45	9,45	15,40	12,40	12,05	10,35
<i>Stauracanthus boivinii</i>	3,80	6,05	5,05	6,40	7,80	6,80	10,15
<i>Daphne gnidium</i>	-	0,10	0,15	0,30	0,20	0,20	0,25
<i>Lithodora prostrata</i>	0,20	0,50	0,55	0,20	1,00	0,50	0,50
<i>Teucrium fruticans</i>	0,15	0,10	0,15	0,25	0,40	0,10	0,10
TOTAL	18,20	29,15	25,15	37,10	40,90	35,50	42,25
Semilleras							
<i>Cistus populifolius</i>	0,75	2,15	2,95	5,60	7,20	6,80	9,85
<i>Cistus salvifolius</i>	0,20	1,70	1,65	3,35	4,20	3,85	4,80
<i>Calluna vulgaris</i>	0,05	0,10	0,15	0,30	0,40	-	0,10
<i>Genista triacanthos</i>	0,30	1,20	1,50	2,35	5,05	3,90	6,05
<i>Satureja salzmannii</i>	-	-	-	0,10	-	0,25	0,65
<i>Lavandula stoechas</i>	0,05	0,30	0,50	1,45	2,10	1,75	1,25
TOTAL	1,35	5,45	6,75	13,15	18,95	16,55	22,70
Estrategia no definida							
<i>Thymelaea villosa</i>	-	-	-	-	0,10	-	0,20
<i>Bupleurum foliosum</i>	-	0,25	0,15	0,30	0,60	0,30	0,40
TOTAL	-	0,25	0,15	0,30	0,70	0,30	0,60
Suelo	30,70	21,25	23,65	14,90	11,55	13,35	7,75

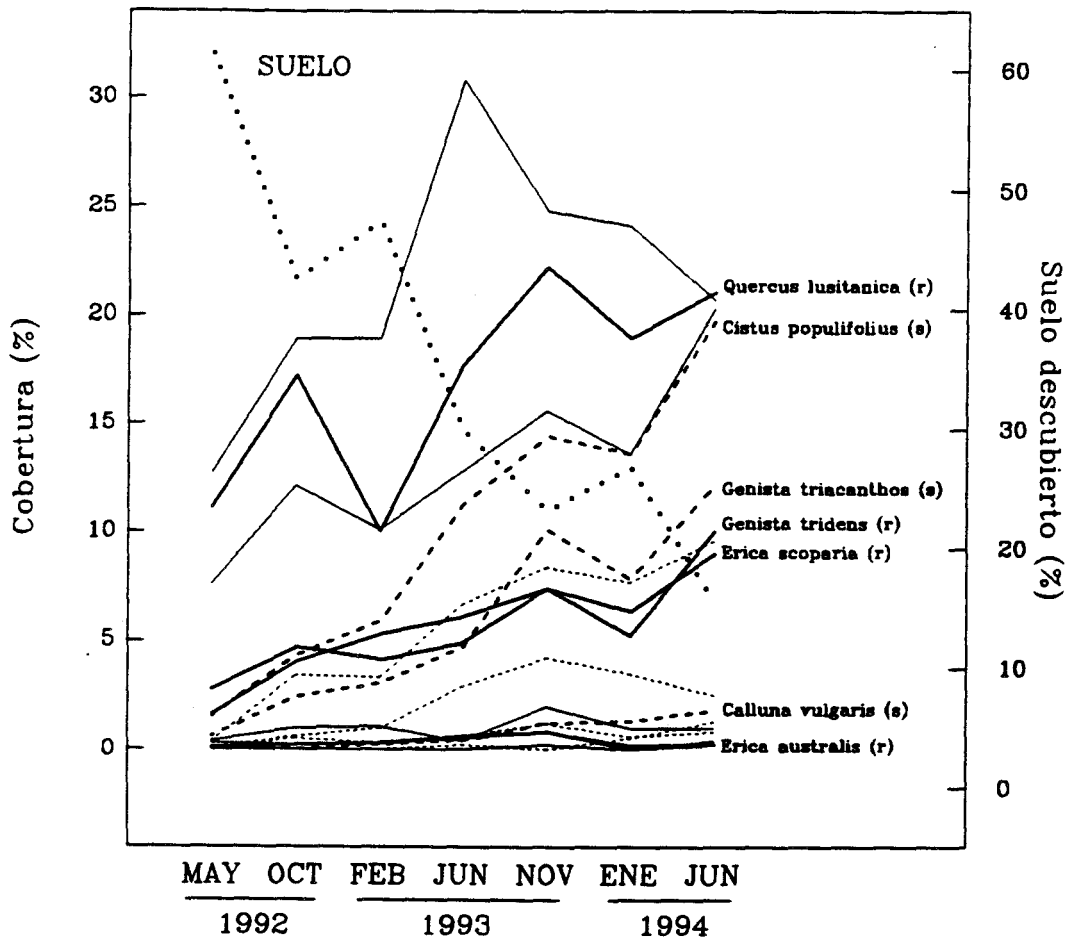


Fig. 7.5. Evolución de la cobertura de las especies leñosas sobre el transecto lineal de 50 m durante la regeneración. Las líneas continuas corresponden a especies rebrotadoras (r) y las discontinuas a especies semilleras (s) o de estrategia no definida. Se han marcado con mayor grosor las líneas correspondientes a las especies consideradas representativas, cuyo nombre se especifica. La línea de puntos representa la evolución de la cobertura del suelo.

Se pueden distinguir tres niveles de cobertura entre las especies leñosas, tanto rebrotadoras como semilleras:

- En primer lugar, se distingue un grupo de especies que presentan unos valores elevados de cobertura después de los tres años (20-25%), la mayoría de ellas rebrotadoras (e.g. *Quercus lusitanica*, *Genista tridentata*, *Stauracanthus boivinii*), más la especie semillera *Cistus populifolius* subsp. *major*.

- En segundo lugar, un grupo de especies cuya cobertura alcanza unos valores medios (8-12%). Reúne tanto especies rebrotadoras (e.g. *Erica scoparia*, *Genista tridens*) como semilleras (e.g. *Cistus salvifolius*, *Genista triacanthos*).

- Por último, un tercer grupo que incluye especies de cobertura baja o nula tras el incendio y cuyos valores se mantienen bajos o ascienden ligeramente a lo largo del periodo de estudio (0-4%). En este grupo se incluyen especies estrechamente asociadas a los brezales sobre areniscas, pero cuya presencia en los mismos nunca es dominante. Este tercer grupo también está formado por especies semilleras (e.g. *Satureja salzmanni*) y rebrotadoras (e.g. *Lithodora prostrata* subsp. *lusitanica*), así como por dos especies sin una estrategia aparentemente definida (*Thymelaea villosa*, *Bupleurum foliosum*).

En *Genista tridentata* se detectaron niveles moderados de germinación, no tanto en densidad de plántulas por unidad de superficie como en frecuencia (número de cuadros en los que fueron detectadas, Fig.7.3). Por otra parte, el bajo nivel de emergencia de plántulas de *Erica scoparia* en el brezal (Fig. 7.3) contrasta con los valores registrados en muestras de tierra de dicho brezal en el invernadero (Tabla 7.1). Estas dos especies rebrotadoras, junto con *Stauracanthus boivinii* (véase más arriba) pueden ser consideradas *rebrotadoras facultativas* (sensu Keeley 1986).

7.3.2. Regeneración del estrato herbáceo

El análisis de ordenación (DCA) realizado sobre los 150 cuadros correspondientes a los tres ciclos de regeneración, con valores de presencia/ausencia de las especies herbáceas, establece tres grandes grupos ordenados a lo largo del eje 1 del análisis que se corresponden en gran medida con los tres ciclos anuales considerados (Fig. 7.6). Este resultado puede interpretarse como indicador de la existencia de un cambio florístico sucesional en la regeneración de la comunidad herbácea del brezal. Esta sucesión queda expresada de forma clara en la representación de los valores medios de las coordenadas de los 50 cuadros de cada ciclo respecto al eje 1 del análisis (Fig. 7.7).

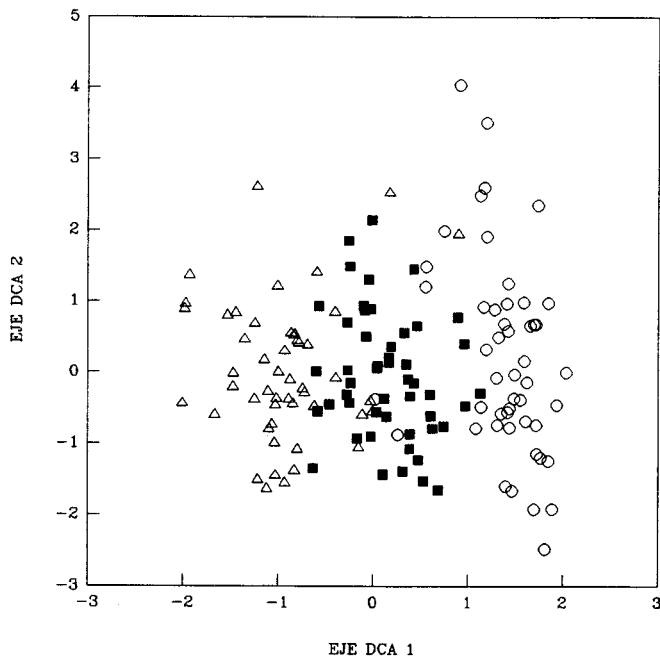


Fig. 7.6. Ordenación de los 150 cuadros (50 cuadros x 3 ciclos) en el análisis DCA de la presencia/ausencia de especies herbáceas. ○ ciclo I; ■ ciclo II; △ ciclo III.

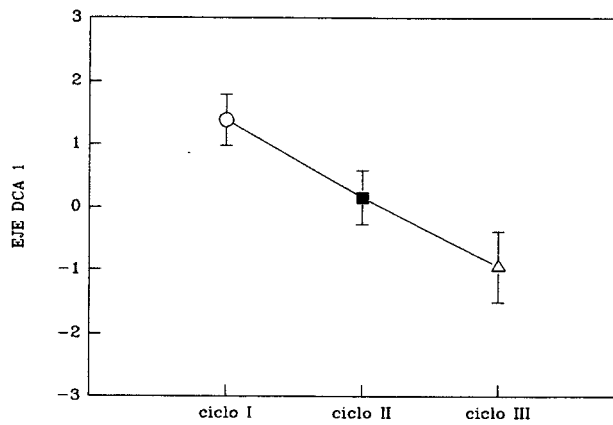


Fig. 7.7. Valores medios (\pm DT) de las coordenadas respecto al eje 1 del DCA de los 50 cuadros de cada ciclo. Símbolos como en la Fig. 7.6.

Daucus carota, *Allium triquetrum*, *Brachypodium phoenicoides*, *Lotus subbiflorus*, *Biscutella baetica* y *Silene gaditana* tuvieron los valores más elevados respecto al eje 1 del DCA, ordenándose en el extremo positivo de dicho eje en el análisis. Estas especies pueden considerarse representativas del ciclo I, especies oportunistas asociadas a las primeras fases tras el incendio. Por otro lado, *Centaurium erythraea*, *Teucrium scorodonia* subsp. *baeticum*, *Avenula sulcata* subsp. *gaditana*, *Holcus grandiflorus*, *Crocus serotinus* y *Ranunculus bulbosus* subsp. *ascendens* se ordenaron en el extremo negativo de este eje 1, asociándose a fases más tardías de la regeneración del brezal (ciclo III). *Aira caryophyllea* subsp. *uniaristata*, una gramínea anual efímera apareció con valores máximos de frecuencia al final de cada primavera durante los tres ciclos de regeneración examinados.

Por último, se realizó un seguimiento de la diversidad vegetal (número de especies leñosas y herbáceas inventariadas en los 50 m² del transecto) a lo largo de los tres ciclos de regeneración (Fig. 7.8). La diversidad de plantas leñosas permaneció constante durante el estudio (19 especies). La diversidad de herbáceas aumentó de forma considerable en el segundo año de regeneración de la comunidad (desde 24 especies inventariadas en el primer ciclo hasta un máximo de 44 especies) y se mantuvo en el tercero (42 especies).

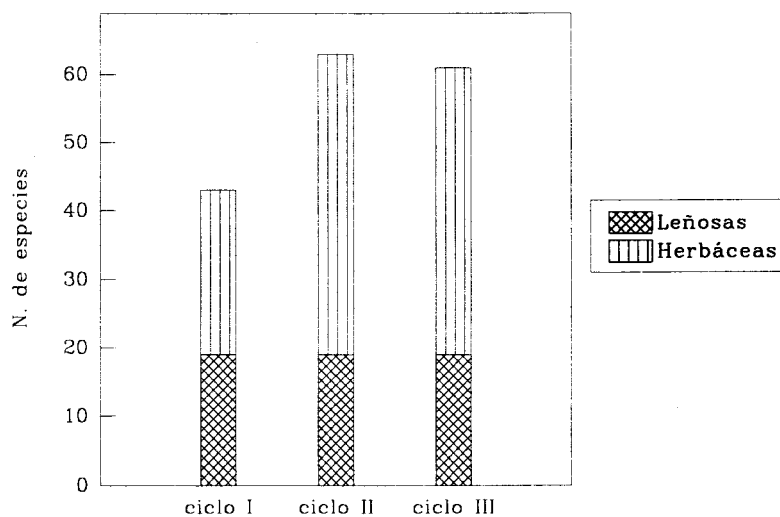


Fig. 7.8. Número total de especies leñosas y herbáceas inventariadas en los 50 cuadros de 1x1 m del transecto en los tres ciclos anuales de regeneración.

7.4. DISCUSIÓN

La abundancia relativa de especies rebrotadoras y semilleras en las comunidades leñosas mediterráneas es variable, dependiendo de diversos factores como las características edáficas y la periodicidad de los incendios (Keeley & Zedler 1978). No obstante, la Cuenca Mediterránea se caracteriza por la dominancia de comunidades leñosas fundamentalmente *rebrotadoras* o fundamentalmente *semilleras* (Keeley 1986; Trabaud 1987).

De las tres especies semilleras más prolíficas, *Cistus populifolius* subsp. *major* es la única que puede ser considerada una especie *pirófito* en sentido estricto, estando la germinación de sus semillas aparentemente inducida por el incendio. Este hecho ha sido demostrado en otras especies de *Cistus* (Alonso *et al.* 1992; Valbuena *et al.* 1992). Las semillas de *Calluna vulgaris* son muy resistentes, creándose un banco de semillas muy potente en el suelo del brezal (Hobbs *et al.* 1984). La germinación en esta especie es muy elevada y parece responder a estímulos lumínicos derivados de la aparición de espacios abiertos en la comunidad (Hullu & Gimingham 1984). Una respuesta similar parece presentar el brezo mediterráneo *Erica scoparia*, que apenas emergió en el suelo intacto del brezal pero cuyas semillas germinaron en abundancia cuando se expusieron a la luz al extender las muestras de suelo en el invernadero. El caso de *Genista triacanthos* puede ser intermedio, detectándose pulsos de germinación, el primer pulso tras el incendio y otro, de importancia similar al final del segundo ciclo de regeneración. Las semillas de las leguminosas tienen una característica cubierta dura e impermeable que le permite retrasar el periodo de germinación durante varios años (Baker 1989). Sin embargo, las tres especies (*Cistus populifolius* subsp. *major*, *Calluna vulgaris* y *Genista triacanthos*) pueden considerarse de igual modo *especies semilleras* muy efectivas, observándose en las tres una regeneración muy rápida de las poblaciones y un crecimiento veloz de los individuos, llegando a florecer algunos representantes de estas tres especies antes del tercer año después del incendio.

La naturaleza ácida y la pobreza de nutrientes de los suelos derivados de areniscas reduce el crecimiento y disminuye los fenómenos de competencia (*cf.* Grime 1979). Existe un conjunto de especies asociadas a estos brezales (*e.g.* *Thymelaea villosa*, *Bupleurum foliosum*, *Satureja salzmännii*) con una notable relevancia ecológica y biogeográfica en estas comunidades (véase capítulo 5) aunque

nunca son abundantes. Estas especies mantienen sus niveles de cobertura durante la regeneración del brezal, algunas de ellas (e.g. *Satureja salzmannii*) con una recolonización por semillas bastante efectiva.

La baja capacidad rebrotadora observada en *Erica australis* contrasta con los niveles elevados de rebrotamiento observados para esta misma especie en un brezal de este mismo grupo de comunidades (parcela 31, Fig. 2.1) (Ruiz, com. pers.) y en otras comunidades (Alonso *et al.* 1992). El análisis de ordenación relacionó el brezal estudiado con el conjunto de las *herrizas* (Fig. 7.1). Sin embargo, éstas se caracterizan por la dominancia de *Erica australis* sobre el resto de especies de *Erica*. *Erica australis*, aparentemente adaptada a condiciones extremas de acidez y pobreza de nutrientes, parece ser poco competitiva en sustratos más fértiles (Rodríguez *et al.* 1994; véase también capítulo 8), que parece ser el caso de este brezal.

La participación de ambas estrategias en la regeneración y la coexistencia de especies observadas en este estudio contrastan con la situación de dominancia de una u otra estrategia observada en comunidades leñosas de la Cuenca (Trabaud 1987). Tradicionalmente, esta situación se había considerado habitual de algunas comunidades del chaparral californiano (Keeley & Zedler 1978) y, en mayor medida, de los brezales gondwánicos de Australia y Sudáfrica (Kruger 1983), donde especies congéneres con estrategias de regeneración contrastadas frecuentemente coexisten (Cowling 1987; Enright & Lamont 1992). Sin embargo, los brezales sobre areniscas de la región del Estrecho también parecen caracterizarse por la codominancia de especies semilleras y rebrotadoras (Tabla 7.3). Así mismo, el par de especies *Genista tridens* / *G. triacanthos* constituye un claro ejemplo de especies congéneres con estrategias de regeneración muy contrastadas.

Tabla 7.3. Número de especies semilleras y rebrotadoras y su cobertura total en los 12 brezales de cumbre o *herrizas* en ambos lados del Estrecho. Para la identificación y características de estas comunidades véase Apéndice I. La estrategia de cada una de las especies leñosas de estas comunidades se muestra en el Apéndice VIII.

Parcelas	Especies rebrotadoras	Cob. (m/100m)	Especies semilleras	Cob. (m/100m)	Especies de estrategia no definida	Cob. (m/100m)
3-PGB	11	145,3	7	68,2	2	1,7
4-COR	4	36,0	6	72,5	-	-
10-FAT	8	83,6	6	79,2	2	2,3
11-FAR	9	119,3	7	42,7	1	0,3
20-AJB	5	115,9	4	73,4	1	0,1
21-AJR	7	61,3	5	12,8	3	0,2
28-AJB	5	118,6	5	59,9	-	-
30-SLB	7	42,9	3	72,2	-	-
31-SLB	7	55,2	6	58,9	2	0,4
33-KSB	6	13,3	4	90,2	1	1,2
58-BBB	5	80,8	5	74,6	-	-
62-JBB	7	83,3	7	80,4	1	0,1
"Herrizas" ($\bar{x} \pm DT$, $n=12$)	6,9 \pm 2,0	79,6 \pm 39,7	5,4 \pm 1,3	65,5 \pm 20,6	1,1 \pm 1,0	0,5 \pm 0,8

La estrategia de las especies semilleras de los brezales gondwánicos, preservando las semillas en la propia planta en lugar de quedar almacenadas en el suelo (Lamont *et al.* 1991), distingue claramente a estas comunidades del resto de comunidades mediterráneas (Keeley 1986), incluido el brezal estudiado. Sin embargo, esta distinción parece tener un componente más filogenético que ecológico, habiéndose descrito en especies de familias características de esas regiones del Hemisferio Sur (*e.g.* Casuarinaceae, Proteaceae, Myrtaceae).

La resistencia al fuego y el escaso cambio florístico durante la regeneración son características de las comunidades mediterráneas (Kruger 1983; Trabaud 1987). En el brezal estudiado, el cambio florístico después del incendio fue prácticamente nulo en el componente leñoso, manteniéndose constante la diversidad en los tres ciclos, aunque cambiaron las proporciones en la ocupación del espacio. Sin embargo, respecto al estrato herbáceo se ha detectado una sensible variación florística durante los tres ciclos de regeneración, siendo predominante el papel de las especies perennes durante los tres ciclos estudiados y escasa la relevancia ecológica de las especies anuales (véase capítulo 6). De un total de 52 especies herbáceas inventariadas a lo largo de este estudio, 36 (69%) fueron hierbas perennes y 16 (31%) hierbas anuales.

Las especies oportunistas que aparecen tras el incendio son hierbas perennes (*e.g.* *Daucus carota*, *Brachypodium gaditanum*) y anuales (*e.g.* *Biscutella baetica*, *Silene gaditana*), aunque la frecuencia de estas últimas es baja (véase Apéndice IX). Durante la regeneración, se han registrado otras hierbas anuales como *Linaria spartea*, *Lotus subbiflorus*, *Centaureum erythraea* y *Logfia gallica*, aunque nunca con valores elevados de frecuencia (Apéndice IX). Sólo una especie anual, *Aira caryophyllea* subsp. *uniaristata*, apareció de forma muy abundante aunque también muy efímera, al final de la primavera en los tres ciclos de regeneración. La escasa aparición de especies anuales se refleja en la variación relativamente amortiguada de la diversidad durante el restablecimiento de la comunidad (Fig. 7.8). Estos resultados contrastan con el papel descrito para la forma biológica anual en estudios de regeneración después de un incendio en otras comunidades mediterráneas de la Cuenca y California (Trabaud 1987; Keeley 1992) y coincide aparentemente con la situación observada en los brezales gondwánicos, donde las especies perennes (*e.g.* *Restio* spp.) tienen un papel relevante y una presencia constante en la sucesión (Shmida & Whittaker 1984; Pate *et al.* 1991) y la importancia de las anuales es escasa (Keeley 1986, 1992). El papel ecológico de estas hierbas graminoides del género *Restio* puede estar representado en el brezal por un conjunto de gramíneas perennes (*e.g.* *Holcus grandiflorus*, *Avenula sulcata* subsp. *gaditana*, *Pseudoarrhenatherum longifolium*), constantes durante los tres ciclos y con unos valores elevados de frecuencia en el brezal.

8. ECOLOGÍA DE LOS BREZOS

8.1. INTRODUCCIÓN

Los fenómenos de competencia, aunque su importancia como factor primordial en la explicación de la organización y estructura de las comunidades sea cuestionada (*e.g.* Begon *et al.* 1988; Bond *et al.* 1992), pueden jugar un papel notable en la diferenciación de nichos y coexistencia de especies congéneres (Lamont *et al.* 1989).

El nicho ecológico o *nicho efectivo* de una especie vegetal es función de su respuesta fisiológica a un gradiente ambiental (*nicho fundamental*) y de su interacción (*e.g.* competencia) con otras especies (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974; Austin 1990). A su vez, los fenómenos de competencia en una comunidad vegetal están condicionados por factores como la perturbación (Bazzaz 1987; Tilman 1988).

La respuesta de las especies vegetales a un gradiente ambiental es unimodal en la mayoría de los casos (Austin 1990). Así, los modelos matemáticos de estos patrones de respuesta pueden construirse utilizando regresiones logísticas a partir de conjuntos de datos sobre la frecuencia de las especies (que debe estar directamente relacionada con el óptimo ecológico) en las comunidades y sobre parámetros ambientales de dichas comunidades (de Swart *et al.* 1994).

Los brezales se desarrollan en climas variados, relativamente templados, pero invariablemente sobre suelos ácidos, de textura arenosa o suelta y fertilidad escasa (Groves 1981; Woolhouse 1981). Bajo estas condiciones, poco propicias para la mayoría de las plantas, encuentran su nicho ecológico gran parte de las especies europeas de *Erica* (Aubert 1977, 1978; Soldevilla *et al.* 1992; Rodríguez *et al.* 1994) y *Calluna vulgaris* (Gimingham 1960). Dicho de otro modo, los factores edáficos parecen ser los principales determinantes del nicho de estas plantas.

Los brezos (*Erica* spp. y *Calluna vulgaris*) son plantas leñosas, de porte mediano a grande, hojas pequeñas y lineares (imbricadas en *Calluna*) y con un engrosamiento basal y subterráneo del tallo (no en *Calluna*) denominado lignotubérculo o cepa y que funciona como órgano de reserva y regeneración (James 1984). Los requerimientos ecológicos de estas especies parecen ser similares, así

como su estructura vegetativa y sus estrategias de regeneración (excepto *Calluna*, Mesleard 1987; Perrinet 1988; véase también capítulo 7).

Erica australis, *E. arborea*, *E. scoparia*, *Calluna* y, en menor medida, *E. umbellata* han sido las especies registradas en los brezales y matorrales asociados del Estrecho de Gibraltar. A este grupo hay que añadir *E. multiflora*, que se ha encontrado de forma abundante en una comunidad del lado sur del Estrecho. Aunque, en la mayoría de los casos, dos o más especies coexisten en una comunidad, se ha observado una cierta segregación ecológica de las mismas, hasta el punto de servirse de algunas de ellas para nombrar grupos de comunidades descritos en esta Memoria (véase capítulo 4). Esta segregación ocurre en un estrecho margen ambiental y geográfico, por lo que ésta puede explicarse como resultado de la interacción de fenómenos de competencia interespecífica y estrategias de coexistencia.

En la flora de la región del Estrecho de Gibraltar existen otros brezos (*Erica erigena*, *E. ciliaris*), pero están asociados a comunidades no incluidas en este estudio, más determinadas por la presencia de agua abundante en el sustrato, encontrándose con frecuencia sólo cerca de cursos de agua y zonas encharcadas. Por ello, estas dos especies no han aparecido en ninguna de las parcelas elegidas (véase capítulo 4).

La distribución de la biomasa y la tasa de crecimiento de las especies reflejan su capacidad competitiva en una situación determinada (Tilman 1988). La eficacia reproductiva y las estrategias de regeneración permiten la coexistencia de especies menos competitivas con especies dominantes (Bond *et al.* 1992). Se han determinado los patrones de distribución de la biomasa, crecimiento vegetativo, producción de flores y porcentaje de fructificación (como estimación del esfuerzo reproductivo) en condiciones ambientales contrastadas en tres especies de *Erica* (*E. australis*, *E. arborea* y *E. scoparia*) y en *Calluna*, los brezos más frecuentes en la región del Estrecho. Para ello se han seleccionado dos poblaciones de cada especie en la zona norte del área de estudio, una en situación ambiental próxima a su óptimo ecológico y otra alejada de éste, deducidas a partir de su posición en el eje 1 del DCCA (véase capítulo 4).

Los objetivos de este capítulo van dirigidos a: 1) definir los patrones de segregación ecológica (*i.e.* separación de nichos) de los brezos en el principal gradiente ambiental detectado en la región, asociado a las características de acidez y fertilidad de los sustratos (capítulo 4); 2) detectar los óptimos ecológicos de las diferentes especies y determinar el grado de semejanza ecológica entre ellas (*i.e.* coexistencia); 3) estudiar el patrón de distribución de la biomasa y la tasa de crecimiento de las especies de brezo más abundantes en dos situaciones ecológicas contrastadas como aproximación a su capacidad competitiva en diferentes situaciones

del gradiente ambiental; 4) relacionar el grado de coexistencia entre especies con diferencias en sus estrategias de regeneración; y 5) relacionar las posibles diferencias en la repartición ecológica y niveles de coexistencia de los brezos entre ambos lados del Estrecho con los distintos niveles de perturbación entre las zonas norte y sur del Estrecho (véanse capítulos 2 y 4).

El interés central de este capítulo radica en explicar el tamaño y la distribución diferencial de las poblaciones de los brezos en las comunidades del Estrecho de Gibraltar, no sólo en función de los factores ambientales (*cf.* Aubert 1977, 1978), sino también como consecuencia de fenómenos de interacción entre las distintas especies y de estrategias que pueden posibilitar su coexistencia.

8.2. MÉTODOS

8.2.1. Determinación de nichos

Se han analizado los patrones de variación de la cobertura (como estimación de la frecuencia) de las especies en las comunidades en función de las características ambientales mediante un modelo estadístico de regresión logística (de Swart *et al.* 1994). Se ha realizado de forma independiente en los dos subconjuntos de comunidades a ambos lados del Estrecho.

El análisis para cada una de las especies se ha llevado a cabo mediante la opción de regresión no lineal en el programa STATGRAPHICS v. 2.6. Se ha empleado la función:

$$f(x) = 1 / (1 + e^{-(a+bx+cx^2)}).$$

Ésta es una función logística de exponente cuadrático que puede representar una curva unimodal (de Swart *et al.* 1994). La función logística propuesta es una función de probabilidad, por lo que sólo presentará valores de la variable dependiente entre 0 y 1 (McCullagh & Nelder 1983). Así pues, se ha considerado como variable dependiente para cada especie su *cobertura relativa* (medida en tantos por uno) en las comunidades. Los valores de las coordenadas de ordenación de las comunidades en el eje 1 del análisis de correlación canónica (DCCA), que representa un gradiente fundamental de acidez y fertilidad (capítulo 4), se han considerado como valores del *gradiente ambiental* (*i.e.* variable independiente).

Los parámetros iniciales que produjeron un mejor ajuste de las curvas a los valores observados fueron $a = -1$, $b = -1$ y $c = 0,25$ para el subconjunto del norte del Estrecho y $a = -0,2$, $b = -0,3$ y $c = -0,75$ para las comunidades del lado marroquí. Se consideraron los mismos parámetros iniciales para todas las especies en cada subconjunto con el fin de homogeneizar el método y poder así establecer comparaciones entre especies. Los coeficientes de determinación (R^2) de cada curva reflejan su grado de ajuste a los valores de frecuencia observados.

Los resultados de la regresión de las especies se representaron de forma conjunta sobre el eje 1 del DCCA de cada subconjunto de comunidades con el fin de comparar la amplitud ecológica de las diferentes especies y detectar el grado de solapamiento de nichos entre ellas.

Estas funciones reflejan de forma gráfica el óptimo ecológico y la amplitud del nicho de los brezos. Adicionalmente, se ha estimado numéricamente y de forma sencilla el grado de solapamiento de nichos o la *semejanza ecológica* entre pares de especies, utilizando para ello la fórmula de Schoener (1970):

$$S_{ij} = 1 - \frac{1}{2} \sum |F_{ih} - F_{jh}|,$$

donde S_{ij} representa la semejanza ecológica de las especies i y j , y F_{ih} y F_{jh} los valores de frecuencia relativa de las especies i y j en la situación h -ésima del gradiente ambiental (*i.e.* en la comunidad h -ésima).

8.2.2. Estudios sobre poblaciones contrastadas

Esta parte del estudio se ha realizado en poblaciones de la zona norte del Estrecho de Gibraltar sobre tres especies de *Erica* (*E. australis*, *E. arborea* y *E. scoparia*) y *Calluna vulgaris*. Se seleccionaron dos poblaciones de cada especie sometidas a condiciones ambientales contrastadas, una próxima a su óptimo ecológico y otra alejada de éste (véase Tabla 8.1 para la caracterización ambiental de las localidades seleccionadas).

Tabla 8.1. Características ambientales de las localidades de las poblaciones estudiadas. Estas seis localidades coinciden con parcelas no permanentes (capítulo 4). Para su localización geográfica véase Fig. 2.1.

Localidades	Especies estudiadas	Tipo de comunidad	Altitud (msnm)	Cobertura arbórea (%)	Características edáficas			
					pH	P (ppm)	K (ppm)	Al (ppm)
Llanos del Juncal (31)	<i>E. australis</i> <i>E. scoparia</i> <i>C. vulgaris</i>	Herriza	600	0	4,3	9,8	183	310
Jimena (14)	<i>E. australis</i>	Alcornocal	350	43,9	4,8	3,50	240	71
Aljibe (12)	<i>E. arborea</i>	Quejigar	700	94,2	4,9	7,07	180	13
Alcalá de los Gazules (23)	<i>E. arborea</i>	Coscojar	250	4,3	6,0	0,07	520	1
El Jautor (27)	<i>E. scoparia</i>	Alcornocal	100	56,8	5,8	3,01	290	1
Puerto de Galis (2)	<i>C. vulgaris</i>	Alcornocal	500	42,6	5,3	0,07	190	1

Distribución de la biomasa y producción de flores. En cada población se recolectó una muestra de tres individuos aproximadamente completos, tratando de recoger la máxima variabilidad intrapoblacional. Estas recolecciones se llevaron a cabo coincidiendo con el momento de máxima floración de cada especie. Los individuos fueron extraídos desde la cepa (cortando las raíces leñosas) o desde las raíces más gruesas en el caso de *Calluna*. Se registró el número de ramas que salían de la cepa, midiéndose la longitud de las ramas mayores. Posteriormente, las ramas se trocearon y se guardaron en bolsas cerradas y etiquetadas. En el laboratorio, se secaron en la estufa a 60°C durante unos cinco días y posteriormente se separaron manualmente las hojas y flores de las ramas. El conjunto de hojas más flores se pasó por un tamiz de trama linear con una separación entre hilos de 1,5 mm con el fin de separar las flores de las hojas. Para *E. scoparia* no fue posible el empleo de este método debido al pequeño tamaño de sus flores. En los individuos de esta especie, el conjunto de hojas más flores de cada rama se pesó y homogeneizó mediante agitado, extrayendo 10 alícuotas de 1 g y contando en ellas el número de flores. Con la media del número de flores por muestra se pudo extrapolar de forma inmediata el número total de flores. Calculando el peso medio de una flor (pesando separadamente 50 flores) pudo estimarse el peso del conjunto de flores y, restando este peso al homogeneizado, el peso de las hojas en cada rama y, sumando los valores de todas las ramas, en cada planta.

Calluna presentó otro tipo de problema metodológico, debido a la dificultad de separar sus hojas de las ramas más finas. Esto se resolvió pesando el conjunto de ramas con hojas que no se pudieron separar en cada una de las plantas y extrayendo

de él una alícuota de 2 g. Se separaron de forma minuciosa (manualmente) las hojas de las ramas en estas alícuotas y se pesaron, calculando los valores de peso seco de hojas y ramas y extrapolarlo los resultados al conjunto de ramas con hojas de cada individuo.

Para cada individuo se cuantificaron los siguientes parámetros: peso seco de cepa o raíz, peso seco de ramas, peso seco de hojas y peso seco de estructuras reproductivas (flor más pedicelo y brácteas). Calculando los valores medios de los tres individuos de cada población se obtuvieron los patrones de distribución de la biomasa de las cuatro especies de brezo en situaciones ecológicas contrastadas.

A partir de estos valores de biomasa se obtuvieron otros parámetros para cada individuo: la *densidad del follaje* (cociente entre los pesos secos de hojas y ramas), como estimación de su esfuerzo en producción de biomasa fotosintética, y la *producción relativa de flores* o número de flores por unidad de biomasa vegetativa (cociente entre el número de flores y la suma de los pesos secos de la cepa o raíz, ramas y hojas). Para estimar el número de flores se pesaron 50 flores de cada especie, obteniendo así el peso seco medio por flor. Conociendo el peso del conjunto de flores en cada planta, se obtiene de forma inmediata el número de flores.

Dado el pequeño tamaño de las muestras ($n=3$) es prácticamente imposible contar con los requerimientos de homocedasticidad y distribución normal de las variables. Por ello, para determinar de forma estadística las diferencias en la densidad foliar y el número de flores por unidad de biomasa vegetativa entre poblaciones, se realizaron análisis de la varianza mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf 1981).

Tasas de crecimiento de las ramas. Para llevar a cabo este estudio se midió el diámetro basal de las ramas más gruesas de cada individuo y se relacionó con la edad de las mismas, estimada a partir del número de anillos (Keeley 1993). Obviamente, este método sólo mide la edad relativa de las ramas y no la de los individuos (por su capacidad de rebrotar). Para contar el número de anillos, debido a la dificultad de observación de los mismos, se empaparon las secciones de las ramas en un refresco comercial de cola y se dejaron secar durante algunos minutos (Alicia Asensio, com. pers.). Este método tan sencillo permite observar los anillos de crecimiento con la misma nitidez que una tinción con colorantes más específicos (*e.g.* azul-algodón, Blanco *et al.* 1994), aunque esta nitidez se pierde en pocos días.

Estas dos variables, diámetro basal de la rama y edad de la misma (número de anillos) se relacionaron mediante un análisis de regresión lineal, estimando así la tasa de crecimiento en cada población.

Porcentaje de fructificación. Este parámetro se ha considerado junto a la producción de flores por unidad de biomasa vegetativa como estimador de la eficacia reproductiva de cada población. Se recolectaron diez ramas al azar en cada una de las poblaciones durante el periodo de fructificación de cada especie. En cada rama se registró el número de flores que habían fructificado sobre un total de 300 flores observadas (en estas especies las flores son persistentes en la fructificación), obteniendo así el porcentaje medio de fructificación (\pm DT, $n=10$) en cada una de las poblaciones. Para determinar las diferencias entre las dos poblaciones de cada especie se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) de un factor, transformando previamente los datos ($x = \arcsen\sqrt{x}$, Sokal & Rohlf 1981).

8.3. RESULTADOS

8.3.1. Segregación ecológica de los brezos

En la Fig. 8.1 se representan los patrones de variación de la cobertura de las diferentes especies de brezos en el gradiente ambiental a ambos lados del Estrecho. En la Tabla 8.2 se muestran los resultados de los análisis de la varianza en la regresión (R^2 , ratio) para cada especie. Estas curvas reflejan el óptimo ecológico y la amplitud del nicho efectivo de cada especie y, en conjunto, el modelo de distribución ecológica de los brezos en el gradiente ambiental en los dos lados del Estrecho de Gibraltar. El grado de semejanza ecológica entre pares de especies se muestra en la Tabla 8.3.

Tabla 8.2. Coeficientes de determinación (R^2) y *ratio* de las funciones logísticas para las diferentes especies de brezos en ambos lados del Estrecho.

	<i>E. australis</i>	<i>E. arborea</i>	<i>E. scoparia</i>	<i>E. umbellata</i>	<i>E. multiflora</i>	<i>C. vulgaris</i>
ESPAÑA						
R^2	0,72	0,10	0,56	0,34	-	0,57
ratio	8,25	5,6	8,0	6,5	-	18,4
MARRUECOS						
R^2	0,69	0,03	0,10	0,14	0,23	0,06
ratio	25,5	13,0	3,4	3,2	3,1	2,4

Tabla 8.3. Valores de semejanza ecológica entre pares de especies a ambos lados del Estrecho de Gibraltar.

ESPAÑA	<i>E. australis</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>E. umbellata</i>	<i>E. scoparia</i>	<i>E. arborea</i>	
<i>E. australis</i>		0,48	0,20	0,17	0,01	
<i>C. vulgaris</i>			0,33	0,42	0,05	
<i>E. umbellata</i>				0,09	0,01	
<i>E. scoparia</i>					0,16	
<i>E. arborea</i>						
MARRUECOS						
	<i>E. australis</i>	<i>C. vulgaris</i>	<i>E. umbellata</i>	<i>E. scoparia</i>	<i>E. arborea</i>	<i>E. multiflora</i>
<i>E. australis</i>		0,29	0,25	0,21	0,14	0,0
<i>C. vulgaris</i>			0,50	0,36	0,12	0,01
<i>E. umbellata</i>				0,14	0,10	0,0
<i>E. scoparia</i>					0,14	<0,01
<i>E. arborea</i>						<0,01
<i>E. multiflora</i>						

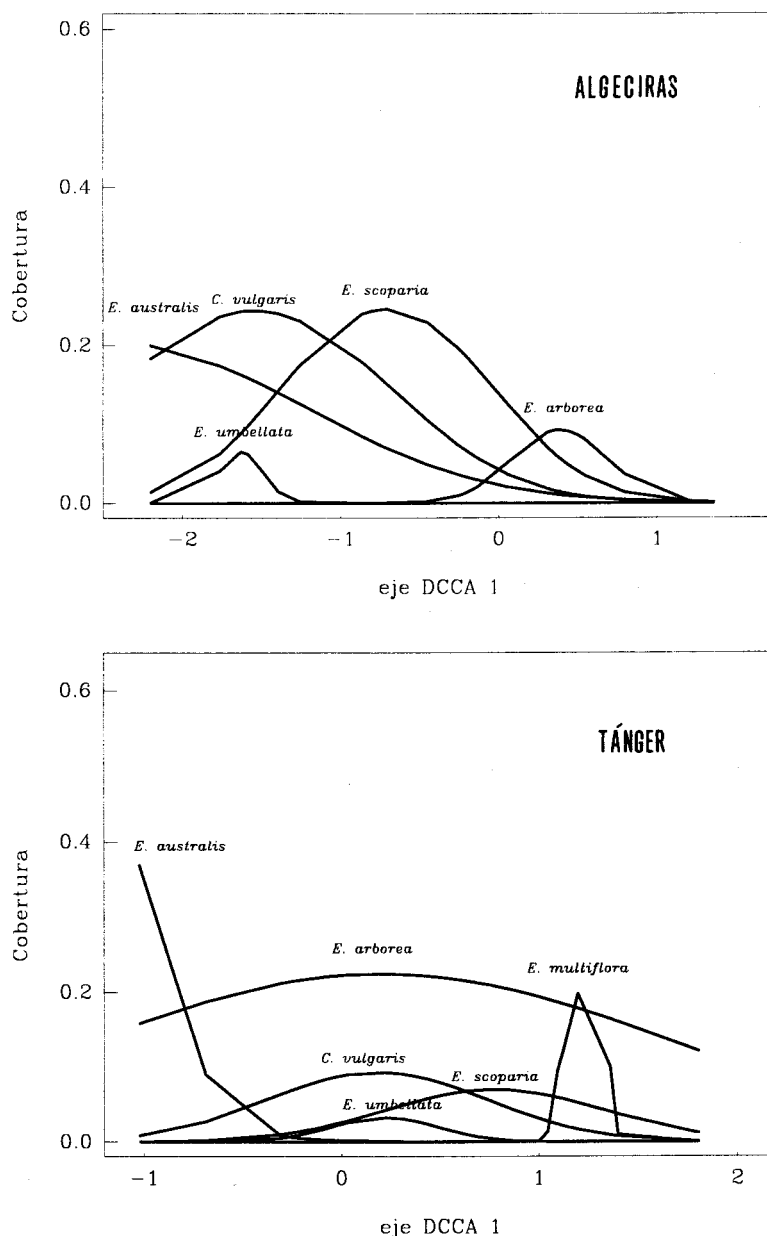


Fig. 8.1. Representación mediante modelos de regresión logística (véase texto) de la variación de la cobertura relativa de las especies de brezos a lo largo del eje 1 del análisis canónico de correspondencias (DCCA) a ambos lados del Estrecho.

8.3.2. Distribución de la biomasa

En la Fig. 8.2 se representan los valores medios (\pm DT) de distribución de la biomasa en pares de poblaciones de las especies de brezo más abundantes en la región (*E. australis*, *E. arborea*, *E. scoparia* y *Calluna*) bajo condiciones ambientales contrastadas. En la Tabla 8.4 se muestran dichos valores, así como el número medio de flores (\pm DT) en las plantas de dichas poblaciones.

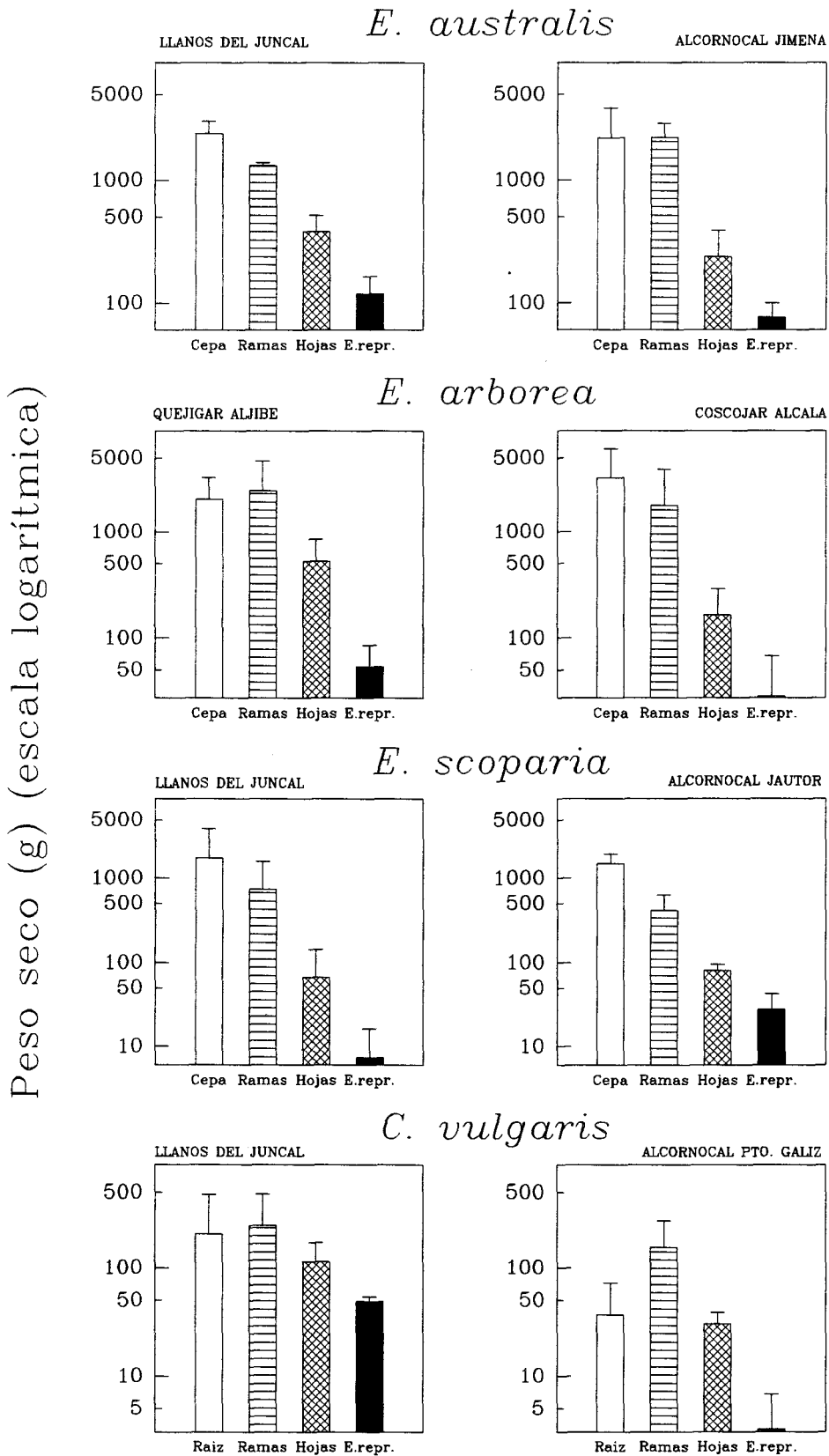


Fig. 8.2. Distribución de la biomasa (media ± DT) en pares de poblaciones de *Erica australis*, *E. arborea*, *E. scoparia* y *Calluna vulgaris* bajo distintas condiciones ambientales (véase Tabla 8.1)

Tabla 8.4. Repartición de la biomasa en *Erica australis*, *E. arborea*, *E. scoparia* y *Calluna vulgaris* en dos ejemplos de poblaciones bajo características ambientales contrastadas (véase Tabla 8.1). Las poblaciones se diferencian con las letras A y B, siendo A la población de cada especie bajo condiciones más elevadas de acidez del suelo.

	Cepa o raíz leñosa (g)	Ramas (g)	Hojas (g)	Estructuras reproductoras (g)	Número de flores
<i>E. australis</i> A (Herriza, Llanos del Juncal)	2388 ± 611	1308 ± 83	382 ± 134	118 ± 46	28032 ± 11985
<i>E. australis</i> B (Alcornocal, Jimena)	2195 ± 1650	2205 ± 685	239 ± 149	76 ± 24	15709 ± 4853
<i>E. arborea</i> A (Quejigar, Aljibe)	2055 ± 1220	2478 ± 2200	525 ± 330	54 ± 32	46058 ± 26738
<i>E. arborea</i> B (Coscojar, Alcalá)	3253 ± 2856	1799 ± 2100	282 ± 331	28 ± 40	16474 ± 23257
<i>E. scoparia</i> A (Herriza, Llanos del Juncal)	1753 ± 2205	737 ± 860	67 ± 77	7.37 ± 9	9168 ± 11192
<i>E. scoparia</i> B (Alcornocal, El Jautor)	1500 ± 467	415 ± 216	81 ± 14	28 ± 15	34506 ± 18891
<i>C. vulgaris</i> A (Herriza, Llanos del Juncal)	52 ± 45	249 ± 235	114 ± 59	49 ± 5	21317 ± 2056
<i>C. vulgaris</i> B (Alcornocal, Pto. de Gáliz)	14 ± 15	155 ± 116	50 ± 36	3 ± 4	1385 ± 1576

Las plantas de las tres especies de *Erica* son más altas y robustas que las de *Calluna*. El tamaño de la cepa de las especies de *Erica* no presenta diferencias llamativas entre especies ni entre los pares de poblaciones, aunque sí se han detectado diferencias marcadas entre individuos (e.g. 4100 g vs. 1250 g en *E. australis*, 6510 g vs. 650 g en *E. arborea*, 4290 g vs. 300 g en *E. scoparia*). Sin embargo, se han observado diferencias notables entre poblaciones en el esfuerzo reproductivo (biomasa de estructuras reproductivas).

Los valores de biomasa en las dos poblaciones de *Calluna* son muy contrastados (Fig. 8.2). Los individuos de esta especie en el brezal de Los Llanos del Juncal son más robustos y prietos (mayor biomasa de ramas y hojas), sus raíces son también más robustas y dedican un mayor esfuerzo a la producción de estructuras reproductivas.

En general, las diferencias más notables entre poblaciones en las cuatro especies se han detectado en la relación biomasa de hojas / biomasa de ramas, que representa la *densidad del follaje*, y en la *producción relativa de flores* (número de flores por unidad de biomasa vegetativa) (Fig. 8.3).

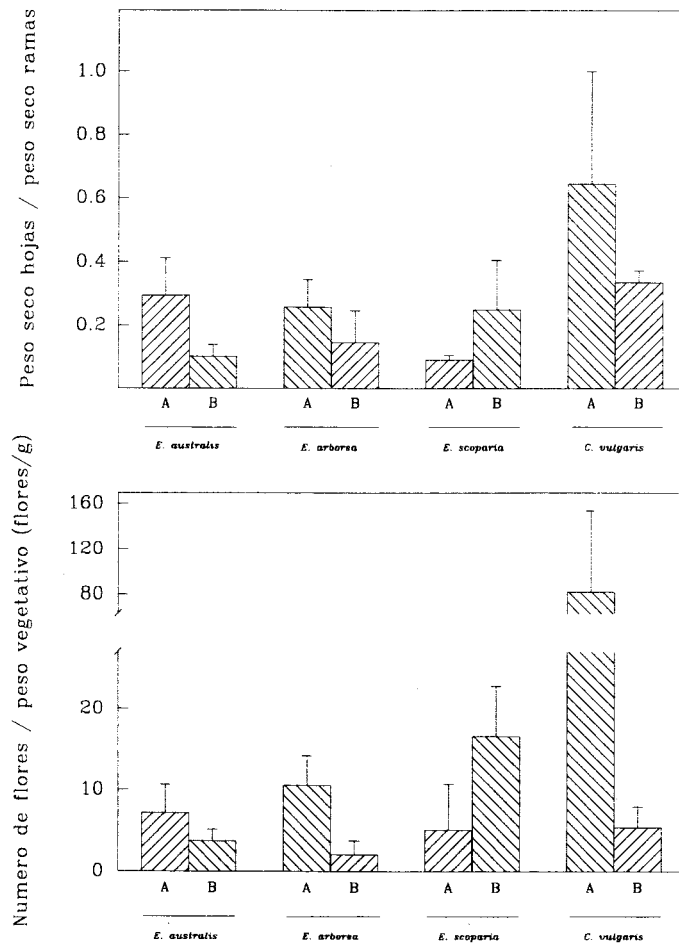


Fig. 8.3. (a) Densidad de follaje (peso de hojas/peso de ramas) y (b) producción relativa de flores (número de flores/peso vegetativo) en los pares de poblaciones de *Erica australis*, *E. arborea*, *E. scoparia* y *Calluna vulgaris* (véase Tabla 8.4 para la identidad de las poblaciones de cada especie)

El test de Kruskal-Wallis mostró la existencia de diferencias significativas en la densidad del follaje entre poblaciones en *E. australis* ($p < 0,05$) y *E. scoparia* ($p < 0,05$). En *E. australis*, la población del brezal de los Llanos del Juncal, sobre suelos más ácidos y menos fértiles (Tabla 8.1), es la que tiene una mayor densidad foliar. En cambio, la población de *E. scoparia* de esta localidad presentó un valor inferior a la población de El Jautor, un alcornocal sobre suelos más fértiles. Aunque las diferencias entre poblaciones no resultaron significativas en *E. arborea* y *Calluna* ($p = 0,127$ y $p = 0,513$, respectivamente), en ambos casos los valores medios de densidad de follaje fueron superiores en las poblaciones sobre suelos más ácidos (Fig. 8.3a).

Por otro lado, la producción de flores por unidad de biomasa fue diferente entre poblaciones, detectándose diferencias significativas en todas las especies

($p < 0,05$) excepto en *E. australis* ($p = 0,276$). Los patrones de variación de este parámetro entre poblaciones son análogos a los observados en la densidad de follaje para las cuatro especies (Fig. 8.3b), es decir, las cuatro especies presentaron una mayor producción de flores en la población donde su densidad de follaje fué también mayor.

8.3.3. Crecimiento de los brezos

Para llevar a cabo este estudio y establecer comparaciones entre especies y entre poblaciones se ha considerado la relación del grosor de las ramas en función de su edad (*i.e.* número de anillos, véase Métodos) como estimador de la velocidad de crecimiento de las plantas.

Previamente se había realizado un análisis de regresión lineal entre la longitud de las ramas y el número de anillos de crecimiento en las poblaciones de las tres especies de *Erica*, siendo pobre la correlación en todos los casos excepto en la población del quejigar de *E. arborea* ($r = 0,82$, $p < 0,001$). Sin embargo, el grado de correlación del diámetro basal de las ramas con el número de anillos en las cuatro especies fue elevado en la mayoría de los casos (Fig. 8.4). La menor correlación entre número de anillos y longitud de las ramas puede deberse a daños sufridos durante el desarrollo, por ejemplo por roza, que es frecuente (véase capítulo 4).

No se han observado diferencias marcadas en la velocidad de crecimiento entre especies ni entre poblaciones dentro de una misma especie (Fig. 8.4), exceptuando el caso de *E. arborea*. Sin embargo, las diferencias en este caso pueden deberse a la diferencia también marcada de edad de las ramas en ambas poblaciones pudiendo reflejar dos etapas de un modelo asintótico de crecimiento, propio de las plantas leñosas (Harper 1977).

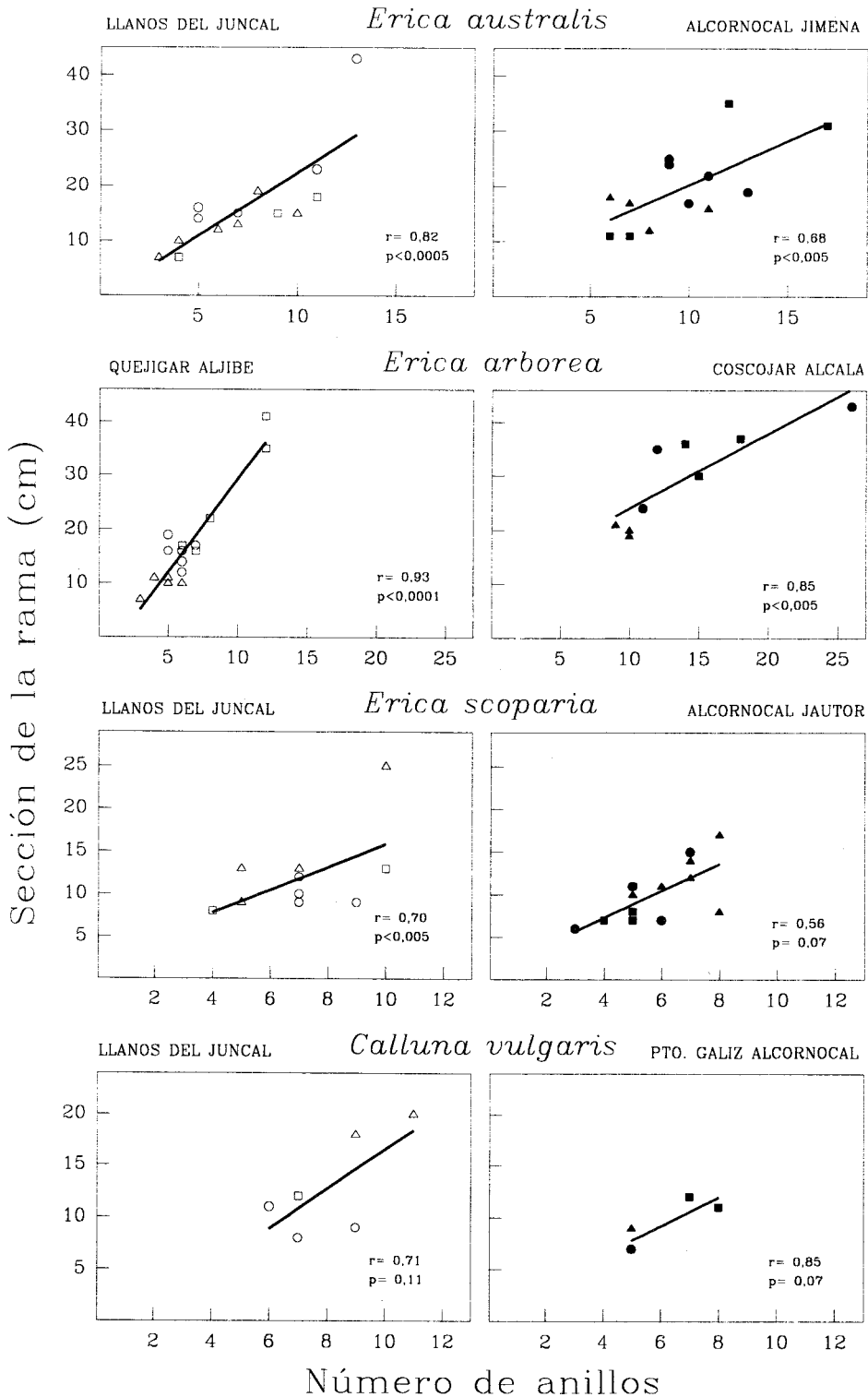


Fig. 8.4. Relación entre la sección transversal de las ramas y el número de anillos de crecimiento de las mismas en pares de poblaciones de *Erica australis*, *E. arborea*, *E. scoparia* y *Calluna vulgaris* bajo distintas condiciones ambientales

Tabla 8.5. Porcentajes medios de fructificación (n= 300) y resultados de los análisis de la varianza de un factor y 18 grados de libertad obtenidos para los pares de poblaciones de *Erica australis*, *E. arborea*, *E. scoparia* y *Calluna vulgaris*. Las poblaciones se diferencian con las letras A y B, siendo A la población de cada especie bajo condiciones más elevadas de acidez del suelo.

	<i>E. australis</i>	<i>E. arborea</i>	<i>E. scoparia</i>	<i>C. vulgaris</i>
Población A	91,6 ± 4,8	41,9 ± 21,9	8,8 ± 14,1	84,7 ± 7,5
Población B	78,7 ± 11,5	93,1 ± 3,4	35,6 ± 18,8	64,1 ± 9,9
F	11,154	62,963	16,281	28,088
P	0,005	0,0001	0,001	0,0001

Los porcentajes de fructificación en *E. australis* y *Calluna* fueron superiores en sus poblaciones sobre suelos más ácidos y menos fértiles, ambas de los Llanos del Juncal. Sin embargo, la población de *E. scoparia* de esta localidad registró unos valores significativamente inferiores a los de la población del alcornocal de El Jautor, sobre suelos más fértiles. En estas tres especies se han detectado los porcentajes de fructificación más elevados en aquellas poblaciones donde su desarrollo vegetativo aparece también más favorecido (véanse Figs. 8.2 y 8.3).

En *E. arborea*, a diferencia de las tres especies anteriores, se registraron los niveles de fructificación más elevados en la población donde su desarrollo vegetativo parece menos favorecido (el coscojar sobre calizas de Alcalá), incluso donde la producción de flores por unidad de biomasa vegetativa es significativamente menor.

8.4. DISCUSIÓN

8.4.1. Requerimientos ecológicos de los brezos. Capacidad competitiva. Coexistencia

Tilman (1988) desarrolló un modelo teórico, bajo situaciones ideales de recursos ilimitados, que predice una mayor tasa de crecimiento y, por tanto, una mayor capacidad competitiva en aquellas plantas que dedican un mayor esfuerzo a la producción de tejido fotosintético. En este estudio no se han observado diferencias

marcadas en la tasa de crecimiento entre especies ni entre poblaciones de una misma especie. Sin embargo, sí se ha detectado una mayor densidad de follaje (*i.e.* mayor esfuerzo en la producción de biomasa fotosintética) así como una mayor producción de flores en las poblaciones de brezos más cercanas a su óptimo ecológico. Estos parámetros se han utilizado conjuntamente como indicador de la capacidad de competencia de estas especies en diferentes situaciones ecológicas.

Las diferencias en la densidad de follaje entre poblaciones fueron significativas en *Erica australis* y *E. scoparia*. La primera especie podría considerarse competitiva sobre suelos ácidos, pobres en nutrientes y ricos en aluminio soluble. *Erica scoparia*, en cambio, parece tener una mayor capacidad de competencia (*i.e.* mayor densidad de follaje y producción de flores) bajo condiciones de fertilidad más favorables, en brezales y sotobosques de alcornoques sobre suelos ácidos más profundos. Aunque en el área de estudio estas dos especies se desarrollan sobre suelos ácidos derivados de areniscas (capítulo 4), su mayor capacidad de competencia en distintas condiciones de fertilidad se refleja en la representación de sus nichos efectivos en el gradiente de acidez y fertilidad definido por el eje 1 del DCCA y en su relativo bajo grado de semejanza ecológica.

Los requerimientos ecológicos de *Calluna* son suelos ácidos y ambientes húmedos (Gimingham 1960). La semejanza ecológica de *Calluna* en el área de estudio con *E. australis* y *E. scoparia* es elevada. Su elevada capacidad de coexistencia con estas especies puede explicarse por sus estrategias contrastadas de regeneración. *Calluna* tiene unos niveles elevados de germinación y establecimiento de plántulas (capítulo 7), colonizando las zonas descubiertas en las comunidades (Hullu & Gimingham 1984), mientras que *E. australis* y *E. scoparia* tienen unos niveles muy bajos de incorporación de nuevos individuos a la comunidad tras una perturbación y, por el contrario, unos niveles elevados de rebrotamiento (capítulo 7; Ruíz *et al.* inédito). Estas diferencias en la estrategia de regeneración pueden permitir la coexistencia de especies competidoras (Bond *et al.* 1992; Enright & Lamont 1992). Esta situación no es específica de los brezos en la región del Estrecho. Se ha descrito igualmente en el par de especies *Genista triacanthos* vs. *G. tridens* (capítulo 7). Ambas especies se encuentran coexistiendo en las comunidades, si bien la primera es más frecuente bajo los sotobosques de los alcornoques sobre areniscas, mientras que la segunda lo es de los brezales de cumbre o *herrizas* (véase capítulo 4).

La presencia de *E. umbellata* es escasa en los brezales del Estrecho, estando relegada, con unos valores bajos de cobertura, a brezales muy degradados sobre suelos ácidos, coexistiendo con otras especies de brezo. Debido a este carácter

relativamente marginal en el área de estudio, no ha sido incluida en el estudio de distribución de la biomasa.

Erica arborea ha sido tradicionalmente considerada en la zona norte del Estrecho como un brezo silicícola, asociado a ambientes húmedos y umbríos en comunidades con un relativo alto grado de conservación (de Benito 1948; Rivas-Martínez 1987; Galán 1993). Su presencia notable sobre los suelos ácidos relativamente más fértiles (Fig. 8.1), bajo los quejigares, parece ir en consonancia con esta apreciación. Sin embargo, en el lado marroquí del Estrecho, *E. arborea* es abundante (y casi siempre dominante) a lo largo de todo el gradiente ambiental. Los brezales marroquíes están muy perturbados por la roza excesiva y el sobrepastoreo, afectando negativamente a la mayoría de las especies de brezo. En cambio, la presencia de *E. arborea* parece estar favorecida allí por este hecho. Su patrón de respuesta ecológica en el gradiente ambiental no sigue una tendencia unimodal clara en la zona sur del Estrecho ($R^2= 0,03$), estando su presencia aparentemente determinada más por los niveles elevados de perturbación que por el gradiente de acidez y fertilidad. Históricamente (en el registro polínico correspondiente al Holoceno) los mayores niveles de abundancia de esta especie en la península tingitana también parecen coincidir con épocas de intensas perturbaciones (Reille 1977). Así pues, esta especie parece ser abundante sólo donde otras especies de brezo no pueden desarrollarse, como se refleja en sus bajos niveles de coexistencia con el resto de especies (Tabla 8.3). Su presencia notable bajo los quejigares del norte del Estrecho, bajo situaciones de fertilidad aparentemente no limitantes y un relativo alto grado de conservación, puede explicarse por una mayor tolerancia de este brezo respecto a las otras especies a la escasez de luz como un recurso tan limitante como la disponibilidad de nutrientes (Tilman 1988), y no por exclusión competitiva en situaciones de mayor fertilidad. Esta especie no mostró diferencias significativas en la densidad de follaje y, sin embargo, su porcentaje de fructificación fue muy superior en la situación aparentemente alejada de su supuesto óptimo ecológico (el coscojar) en la zona norte del Estrecho. En cambio, esta especie parece tener una elevada amplitud ecológica así como una gran resistencia a las perturbaciones (Aubert 1977; capítulo 4), extendiendo sus poblaciones a lo largo de todo el gradiente ambiental, en zonas donde otras especies de brezo no parecen tener éxito (e.g. lugares umbríos) o han sido excluidas por efecto de las perturbaciones.

La ausencia de *E. multiflora* en el norte del Estrecho es una de las diferencias más llamativas entre ambas penínsulas. Sin embargo, esta diferencia parece ser de índole biogeográfico. Ésta es una de las especies mediterráneo-occidentales cuya distribución llega hasta el este de Andalucía por el Levante español (Bayer 1993) y

hasta la península tingitana por el sur de la Cuenca, siendo una de las especies que no atraviesa directamente el Estrecho (capítulo 4). *Erica multiflora* es normalmente considerada una especie calcícola (Giroux 1934; Aubert 1977). En el área de estudio, esta especie ha presentado los valores más bajos de semejanza ecológica con el resto de brezos (Tabla 8.3), reflejando sus diferentes requerimientos ecológicos. Sólo aparece, de forma abundante, en un matorral arenoso cercano a Tánger con un valor de pH= 6,2 y, de forma muy puntual, en un alcornocal próximo a las laderas bajas del Jbel Moussa, montaña muy próxima al Estrecho y de naturaleza caliza (Didon *et al.* 1973), donde *E. multiflora* es relativamente frecuente.

8.4.2. Ecología reproductiva: importancia en la competencia de los brezos

Puede pensarse, no sin razón, que se ha estado obviando a lo largo de este estudio la ecología de la reproducción sexual de estas plantas, que incluye factores que en algunas ocasiones pueden aliviar la competencia entre especies. Ciertamente, las diferencias florales y fenológicas así como los síndromes de polinización son muy diversos en las especies de brezos en general y en la región del Estrecho en particular (Arroyo & Herrera 1988; Ojeda *et al.*, inédito). Sin embargo, la importancia de la reproducción sexual en los brezos del área de estudio como estrategia competitiva o de coexistencia parece ser muy escasa, salvo en *Calluna*. La secuenciación fenológica y diferenciación en las estrategias de polinización descrita en estas especies (Arroyo & Herrera 1988) tal vez pueda considerarse como un vestigio de competencia ancestral en la polinización entre estas especies que ha perdurado hasta nuestros días. Los brezos han encontrado su nicho en ambientes realmente adversos para la mayoría de las plantas (Woolhouse 1981; Groves 1981), donde crecen gracias a la asociación con microsimbiontes (Lamont 1982). Este hecho, sumado a su longevidad, que es desconocida aunque puede presumirse larga (*e.g.* ramas de *E. arborea* con más de 40 años), hacen posible que los brezos puedan permitirse el "despilfarro" de florecer efusivamente sin aparente éxito reproductivo a corto plazo.

Las diferencias en la eficacia reproductiva (producción de flores y porcentaje de fructificación) son muy marcadas en los brezos estudiados, sobre todo entre pares de poblaciones. Todas las especies tienen una mayor producción de flores en la situación más próxima a su óptimo ecológico y, salvo *E. arborea*, el porcentaje de fructificación es también superior en la situación óptima. Ambos caracteres parecen aumentar de forma paralela a la capacidad de competencia. No obstante, no parecen tener consecuencias relevantes (excepto para *Calluna*), ya que la incorporación de nuevos individuos a la población es muy baja (capítulo 7; Ruíz *et al.* inédito). Se han

realizado estudios de producción de semillas en *E. australis* y *Calluna* (Ojeda *et al.* inédito). *Erica australis* produce una media de 18,2 ($\pm 13,9$, $n=90$) semillas por fruto, mientras que la producción media en *Calluna* es de 3,3 ($\pm 2,6$, $n=100$). *E. australis* tiene una media de 28032 flores por planta en situación óptima, mientras que *Calluna* tiene 21317 (Tabla 8.4). Así pues, la producción media de semillas por planta en situación óptima será de 510182 semillas en *E. australis* por 70346 en *Calluna*. La producción de semillas por planta en *E. scoparia* y *E. arborea* debe ser similar a *E. australis*, ya que, si bien el porcentaje de fructificación es menor, es mayor la producción de flores. La capacidad potencial de germinación en *E. australis* y *E. scoparia* es elevada (capítulo 7; Ruiz *et al.* inédito). Sin embargo, es *Calluna*, con mucha diferencia, la que parece tener un mayor éxito reproductivo en la naturaleza, pudiéndole permitir la coexistencia con estas especies de brezo.

Así pues, la segregación ecológica de las especies de brezo en el Estrecho podría explicarse como resultado de la competencia interespecífica en el establecimiento y crecimiento y estrategias de coexistencia. Así mismo, la perturbación parece jugar un papel relevante en la alteración de los fenómenos de competencia (Bazzaz 1987; Begon *et al.* 1988; Bond *et al.* 1992).

En la zona norte del Estrecho, *Erica australis* parece ser la especie más competitiva en situaciones extremas de acidez, escasa fertilidad y riqueza de aluminio soluble en el suelo, siendo el brezo dominante bajo estas condiciones. Es decir, de las cuatro especies de brezo más abundantes, *E. australis* es la que parece presentar una mayor tolerancia fisiológica a los suelos ácidos. *Erica scoparia*, en cambio, es abundante bajo condiciones menos extremas de acidez, sobre suelos más profundos y de fertilidad moderada, compitiendo allí eficazmente con *E. australis*. *Calluna* estaría en una situación intermedia, coexistiendo en las comunidades con las dos especies anteriores. Por último, *E. arborea* parece ser abundante en comunidades donde no parecen desarrollarse otras especies de brezo, sobre los suelos más fértiles y húmedos en ambientes umbríos.

El modelo de diferenciación ecológica a lo largo del gradiente de acidez y fertilidad parece mantenerse en la península tingitana, aunque con algunas diferencias notables: 1) hay una menor presencia generalizada de *E. australis*, *E. scoparia* y *Calluna* en las comunidades marroquíes; *E. australis* y *Calluna* sólo llegan a ser dominantes en situaciones locales, a altitudes elevadas y en el extremo del gradiente de acidez (e.g. las *herrizas* de Bab Berred (*parcela 58*) y de Bou-

Hachem (*parcela 62*); 2) *E. arborea* es prácticamente dominante a lo largo de todo el gradiente ambiental. La disposición más fragmentada y aislada de los suelos ácidos y los elevados niveles de perturbación en el lado marroquí del Estrecho pueden considerarse la causa de estas diferencias.

9. DISCUSIÓN GENERAL

9.1. PROCESOS ECOLÓGICOS E HISTÓRICOS

La estructura de las comunidades no puede entenderse sólo desde una perspectiva ecológica y local. Se hace necesaria la incorporación del estudio de procesos históricos y biogeográficos a escala regional (*e.g.* migración, aislamiento, especiación), junto a los procesos ecológicos de competencia y extinción local para explicar patrones ecológicos de las comunidades (Naveh & Whittaker 1979; Grubb 1987; Ricklefs 1987; Ricklefs & Schluter 1993).

Los patrones de variación de la diversidad ecológica (*i.e.* riqueza de especies) y corológica (*i.e.* endemismo) observados en las comunidades leñosas del Estrecho se pueden explicar en parte por los efectos de factores ecológicos como la competencia por los recursos o la tolerancia fisiológica, la heterogeneidad del hábitat y los regímenes de perturbación (Ojeda *et al.* 1995a, b; véase también capítulo 5). Sin embargo, el origen y mantenimiento de los niveles de diversidad que caracterizan a los brezales sobre areniscas y los diferencian de otras comunidades leñosas mediterráneas no pueden explicarse completamente sin tener en cuenta los procesos históricos (*i.e.* evolutivos). Los efectos de la modificación de hábitats y el aislamiento ecológico, consecuencia de su historia geológica y sus características edáficas y climáticas (capítulo 2), han favorecido fenómenos de aislamiento y de diversificación a escala regional (Ojeda *et al.* 1995b; capítulo 5).

La asociación de los niveles más bajos de singularidad taxonómica (*sensu* Ojeda *et al.* 1995a y capítulo 5) con los brezales sobre areniscas reflejan la existencia de procesos de diversificación taxonómica *in situ* favorecidos por el aislamiento edáfico (Ojeda *et al.* 1995b). Por otro lado, y debido a su posición geográfica, el Estrecho constituye también un enclave climático de naturaleza oceánica relativamente aislado en el seno de la región Mediterránea (capítulo 2). Estas condiciones prevalecieron en parte durante la Crisis de Salinidad del Plioceno (Hsü *et al.* 1977) y se han mantenido hasta nuestros días. Este hecho permitió el establecimiento como refugio de taxones holárticos y taxones premediterráneos, sobre todo en los valles umbríos, donde estas condiciones climáticas templadas se muestran de forma más notable (Arroyo 1985; Deil 1993). Estos enclaves constituyen auténticas islas climáticas donde han encontrado refugio taxones y

poblaciones relicticas pertenecientes a géneros escasamente diversificados a escala regional (Herrera 1992; Ojeda *et al.* 1995*a,b*), sufriendo algunos de ellos procesos de diferenciación a nivel infraespecífico como consecuencia del aislamiento (capítulo 5). Estos taxones proporcionan a las comunidades de estos enclaves (*i.e.* quejigares) unos niveles elevados de singularidad taxonómica. Este hecho debe observarse de forma extrema en ciertas comunidades riparias, donde la influencia templada y, sobre todo, macaronésica es mayor (como representante de taxones premediterráneos hoy mayoritariamente extintos en la Cuenca Mediterránea; Rivas-Goday 1968; Bramwell & Richardson 1973). No obstante, estas comunidades fueron deliberadamente excluidas de este estudio (véase capítulo 4).

Herrera (1984) definió dos tipos morfológicos y funcionales (*tipo I* y *tipo II*) en los extremos de un gradiente en los géneros de especies leñosas de los matorrales del sur de España. Los géneros pertenecientes al *tipo I* incluyen plantas de hojas reducidas, no esclerófilas ni coriáceas, con resinas y aceites esenciales, y caducifolias estivales, flores grandes, coloreadas y hermafroditas, de polinización entomófila y semillas pequeñas. Se relacionan con matorrales sobre suelos pobres, condiciones de aridez y situaciones tempranas en la sucesión ("garriga" *sensu* Quezel 1981). En cambio, los géneros pertenecientes al *tipo II* incluyen plantas de hoja perenne y esclerófila, sin resinas ni aceites, de flor verdosa y poco vistosa, generalmente anemófilas. Se relacionan con estadios sucesionales maduros, matorrales desarrollados sobre suelos profundos y fértiles ("maquis" *sensu* Quezel). La proporción de géneros perteneciente a uno u otro tipo en las comunidades debe estar influida por los efectos históricos y procesos de diversificación que han actuado sobre ellas, de la misma forma que ocurre en conjuntos regionales de especies o floras (Herrera 1992). Las comunidades del Estrecho están dominadas por plantas pertenecientes a géneros "conflictivos" en el gradiente de Herrera (1984), es decir, géneros que no se diferencian claramente en dicho gradiente morfológico y funcional (*e.g.* *Genista*, *Stauracanthus*, *Erica*). Se trata de plantas que o tienen características intermedias o reúnen rasgos que en otros grupos están asociados negativamente. Este hecho puede considerarse un reflejo más de los particulares procesos ecológicos e históricos a escala local y regional que explican los patrones de diversidad ecológica, corológica y taxonómica que caracterizan a los brezales del Estrecho de Gibraltar.

9.2. EL BREZAL MEDITERRÁNEO

Existen numerosos estudios sobre fenómenos de convergencia florística y/o estructural entre las zonas mediterráneas del mundo (*e.g.* Raven 1973; Cody & Mooney 1978; Naveh & Whittaker 1979; M.T.K. Arroyo *et al.* 1994) y revisiones de brezales y matorrales asociados (*e.g.* de Benito 1948; Rivas Martínez 1979; Specht 1979c; Specht & Moll 1983). En ellos, los brezales del Estrecho han sido obviados o se han explicado como resultado de interdigitaciones del brezal oceánico europeo en el "maquis" mediterráneo (*e.g.* de Benito 1948).

Los brezales holárticos se han asociado tradicionalmente a zonas de climas oceánicos (Gimingham *et al.* 1979), concretamente a las fachadas atlánticas de la Región Circumboreal europea (*sensu* Takhtajan 1986). En cambio, gran parte de las especies europeas del género *Erica* parecen tener una marcada afinidad mediterránea o submediterránea (capítulo 3).

En su revisión sobre los brezales de Europa Occidental, Rivas-Martínez (1979) observó que en la Provincia Mediterráneo-Ibero-Atlántica es donde estas comunidades adquieren unos niveles de diversidad más elevados, distinguiendo entre ellos a los brezales del Estrecho con categoría fitosociológica de subalianza (*Stauracanthion-boivinii*) dentro de los brezales europeos. En cambio, esta Memoria, al poner mayor énfasis en la diversidad y estructura de estas comunidades que en su composición florística, plantea la hipótesis de la existencia de convergencias notables entre los brezales del Estrecho y los brezales mediterráneos gondwánicos (fundamentalmente los sudafricanos). Ello no representa una negación de la existencia de conexiones con el brezal oceánico europeo o una infravaloración de las mismas. No puede dudarse que las conexiones con el brezal europeo son notables, especialmente desde el punto de vista florístico, aunque la identidad mediterránea de estas comunidades es clara: brezos estrictamente mediterráneos (*e.g.* *Erica australis*, *E. scoparia*) y numerosos taxones de historia mediterránea (*e.g.* *Satureja*, *Halimium*, *Cistus*, *Genista*). Por otro lado, desde el punto de vista estructural, los brezales mediterráneos estudiados en esta Memoria son mucho más complejos que sus vecinos atlánticos.

Las conexiones florísticas del Estrecho de Gibraltar con la región de El Cabo son muy antiguas (primera mitad del Terciario) y relativamente escasas (*cf.* Raven 1972, 1973; Raven & Axelrod 1974; Linder *et al.* 1992) aunque algunas muy

significativas (*e.g. Erica*). En cambio, la influencia de elementos oceánicos y circumboreales es notable en los brezales del Estrecho, a veces acompañada de fenómenos de diferenciación infraespecífica (Dahlgren & Lassen 1972; Ojeda *et al.* 1995a, b; capítulos 5 y 6). Como factor diferenciador, los brezales de la región de el Cabo muestran una influencia de elementos tropicales y afromontanos, también acompañados de fenómenos de diferenciación infraespecífica (Linder *et al.* 1992). Así pues, desde un punto de vista florístico, las conexiones templadas son más patentes en los brezales del Estrecho de Gibraltar, mientras que en el extremo sur de África éstas han sido materialmente imposibles y han sido sustituidas por conexiones tropicales. Pero los procesos históricos de aislamiento y diversificación así como los elevados niveles de diversidad ecológica y endemismo que caracterizan a estas comunidades las diferencian claramente de los brezales europeos (Arroyo & Marañón 1990). En cambio, estos procesos parecen ser muy similares a los descritos en los brezales gondwánicos (Cowling 1990; Cowling *et al.* 1992; Lamont 1992; Linder *et al.* 1992), como consecuencia de la semejanza ecológica (climática y, sobre todo, edáfica). Este hecho tiene como resultado la existencia de analogías en los patrones de diversidad ecológica, corológica y taxonómica que se traducen en una convergencia estructural entre los brezales del Estrecho y los brezales gondwánicos (Ojeda *et al.* 1995b; capítulos 5 y 6).

Sin embargo, desde el punto de vista morfológico y funcional, la convergencia entre estos brezales debe ser más débil (*e.g.* diferencias claras en las estrategias de regeneración, véase capítulo 7). Es decir, los síndromes ecológicos de las especies no pueden explicarse solamente como respuesta a unas condiciones ambientales determinadas (*i.e.* adaptaciones), sino que pueden tener una fuerte carga filogenética (Herrera 1992). No debe olvidarse que los procesos ecológicos e históricos han actuado y actúan sobre floras distintas. Del mismo modo, la mayoría de los ejemplos de falta de convergencia entre zonas equivalentes de las regiones mediterráneas de Sudáfrica y Australia son diferencias en síndromes morfológicos y funcionales, determinadas básicamente por la distinta filogenia de sus respectivas floras (Cowling & Witkowski 1994).

No obstante, parece aceptable reunir los brezales sobre suelos ácidos del Estrecho de Gibraltar junto con las comunidades ericoides de Sudáfrica ("*ericoid-fynbos*") y Australia ("*kwongan*") bajo el nombre genérico de **brezales mediterráneos**. Sin embargo, este estudio constituye una primera aproximación a este respecto. Resulta deseable la realización de estudios más profundos. Por un lado, ampliando el ámbito geográfico a otros brezales sobre suelos ácidos existentes en la Cuenca Mediterránea (*cf.* Rivas Martínez 1979) y, por otro lado, realizando estudios

experimentales sobre la dinámica de poblaciones en relación con la acidez y la fertilidad en plantas características de estas comunidades con el fin de establecer comparaciones también a un nivel de organización menor.

9.3. BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

Los estudios incluidos en esta Memoria tienen implicaciones importantes desde el punto de vista conservacionista, ya que el objeto de estudio son comunidades y plantas "raras" en varios sentidos (véase capítulo 5). En muchas ocasiones la conservación de una región se ha producido por la necesidad de protección de una especie o conjunto de especies presentes en dicha región y catalogadas como raras o amenazadas (*e.g.* Gómez-Campo 1988), beneficiándose de forma adicional las áreas donde se encuentran dichas especies. Tradicionalmente se han considerado criterios geográficos (*e.g.* endemismo) y ecológicos, o una combinación de ambos, para caracterizar la rareza de las especies (Rabinowitz 1981; Gómez-Campo 1985; Rabinowitz *et al.* 1986). Más recientemente se ha considerado también la rareza taxonómica (May 1990; Vane-Wright *et al.* 1991; Pressey *et al.* 1993) en esta valoración.

El concepto de diversidad biológica o *Biodiversidad* representa una idea compleja que califica a una región en función del conjunto de su flora o fauna. Se basa en la idea de que todas las especies no deben considerarse con igual peso, sino que su contribución a la biodiversidad debe depender de ciertas características intrínsecas como su posición taxonómica, siempre que refleje su filogenia (May 1990; Vane-Wright *et al.* 1991; Pressey *et al.* 1993; May 1994), junto a medidas más familiares como la riqueza de especies y el grado de endemismo (May 1990). Sin embargo la cuantificación de la biodiversidad se encuentra actualmente con la dificultad de la escasez de estudios taxonómicos que incluyan tratamiento filogenético. Por esta razón, con frecuencia se han seguido planteamientos anteriores más sencillos que hacen equivalentes biodiversidad y riqueza de especies, sobre todo para el diseño de estrategias de conservación de una región o área determinada (Usher 1991).

Hasta ahora, la mayor parte de los proyectos de evaluación de la biodiversidad han actuado a nivel regional, es decir, de floras o faunas. Sin embargo, parece necesario incluir niveles más locales (*i.e.* comunidades), sobre todo teniendo en cuenta que muchas estrategias de conservación se diseñan a nivel local.

Ojeda, Arroyo y Marañón (1995a) han propuesto un método sencillo de evaluación de la biodiversidad en comunidades leñosas del Estrecho de Gibraltar, considerando tres parámetros de las comunidades como componentes de su biodiversidad: riqueza de especies, endemismo y singularidad taxonómica. Este último parámetro representa una forma de aproximación al concepto de rareza taxonómica (May 1990), pero tiene la ventaja de ser fácilmente cuantificable en las comunidades (véase capítulo 5).

El Estrecho de Gibraltar constituye una barrera física y, sobre todo, cultural más que una barrera biogeográfica (Deil 1990; Valdés 1991; Ojeda *et al* 1995b). Representa una discontinuidad en la distribución geográfica de sólo algunas especies leñosas registradas en este estudio (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*, *Tetraclinis articulata*, *Thymus riatarum*, *Erica multiflora* en parte y alguna especie de *Ulex*, aunque su taxonomía en la región es compleja), respondiendo cada una de ellas a diferentes hipótesis biogeográficas (Ojeda *et al.* 1995b). En el conjunto de la flora de esta región las semejanzas parecen pesar más que las diferencias, aunque afectan de forma distinta a distintos conjuntos de especies, por ejemplo según el tipo biológico o el tipo de diáspora (Fernández, Hampe & Arroyo, inédito).

Como barrera cultural, el Estrecho de Gibraltar separa el llamado mundo occidental del mundo islámico. El impacto del hombre a lo largo de la historia parece haber tenido consecuencias más drásticas sobre el paisaje vegetal de la península tingitana (compárese la información de Blanco *et al.* 1991 para la zona norte del Estrecho con Mikesell 1960 y Reille 1977 para el lado marroquí). En la actualidad la población rural tingitana duplica a la de la zona española del Estrecho (Deil 1990). Así mismo, el modo e intensidad de utilización de los recursos son también diferentes (Deil 1990, 1993), causando un mayor impacto sobre la vegetación en la zona marroquí del Estrecho (sobre todo como consecuencia de una roza y un sobrepastoreo excesivo, Ojeda *et al.* 1995b). Esta mayor presión por parte de la acción del hombre ha operado sobre una vegetación probablemente empobrecida debido al aislamiento como consecuencia de la disposición espacial de las areniscas en Marruecos. Ello ha debido provocar una pérdida de especies, sobre todo endémicas, en las comunidades asociadas a estos sustratos (Ojeda *et al.* 1995b; capítulo 5), como ha sido propuesto en otras islas edáficas (Bond 1983; Bond *et al.* 1988). Así pues, la interacción de estos dos factores (aislamiento y perturbación) parece explicar las diferencias más llamativas encontradas a ambos lados del Estrecho, relacionadas con la estructura de las comunidades (capítulo 5).

En general, las comunidades leñosas sobre suelos ácidos del Estrecho (brezales *s.l.*) se caracterizan por unos niveles elevados de biodiversidad (Tabla 9.1),

excepto las *herrizas africanas*, comunidades empobrecidas como consecuencia de los dos factores anteriormente referidos. Los brezales sobre los suelos más ácidos y pobres en nutrientes (*herrizas*), a pesar de sus valores de riqueza de especies relativamente bajos, tienen los niveles más elevados de endemismo. Por otro lado, los *quejigares* tienen una elevada singularidad taxonómica, además de un nivel de endemismo moderado. Son comunidades ricas en plantas de géneros monoespecíficos a escala regional y distribución relictica en la Cuenca, hecho que puede aproximarse al concepto de rareza taxonómica de May (1990), a falta de información filogenética (Ojeda *et al.* 1995a). Los *coscojares* están caracterizados también por una elevada singularidad taxonómica. En este caso se debe a la presencia de taxones mediterráneos, aunque de origen pre-mediterráneo (*e.g. Olea, Pistacia, Myrtus, Chamaerops*), y distribución amplia por toda la Cuenca, asociándose a suelos fértiles y etapas tardías de la sucesión (Herrera 1984). Sin embargo, sus especies tienden a ser circunmediterráneas, por lo que el endemismo es bajo en este tipo de comunidades. Además, aunque no ha sido estudiado en esta Memoria, estas especies tienden a ser muy abundantes localmente a lo largo de la Cuenca Mediterránea. Todo ello contribuye a disminuir su valor de biodiversidad (Ojeda *et al.* 1995b). Por último, los alcornocales y brezales de *Erica scoparia* (*i.e. alcornocales-ESC*), sobre suelos ácidos y fertilidad moderada, presentan los mayores niveles de diversidad (*i.e. riqueza de especies*) y un endemismo moderado. Este grupo de comunidades habría sido el primero en valorarse tras una evaluación convencional de la biodiversidad (*e.g. Usher* 1991).

Tabla 9.1. Valores relativos de los componentes de la biodiversidad (capítulo 5) en los diferentes grupos de comunidades descritos en el área de estudio.

Tipo de comunidad	Componentes de la biodiversidad		
	Riqueza de especies	Endemismo	Singularidad taxonómica
Herriza	moderada	elevado	baja
Alcornocal - ESC	elevada	moderado	moderada
Herriza africana	baja	bajo	baja
Alcornocal - EAR	moderada	bajo	moderada
Quejigar	baja	moderado	elevada
Coscojar	moderada	bajo	elevada

Estas comunidades, brezales, alcornocales y quejigares, asociadas a suelos ácidos y a un clima mediterráneo suavizado, están interconectadas en el paisaje

vegetal de la región del Estrecho de Gibraltar. Como diseño de una estrategia de conservación para la región, sería deseable preservar áreas, a modo de reservas biológicas, que contengan ejemplos de estos tres tipos de comunidades. La actuación sobre las formaciones marroquíes requiere una mayor urgencia debido a su escasez y grado de amenaza. Es decir, la conservación de la flora y vegetación del Estrecho de Gibraltar debe ser considerada como un conjunto regional, incluyendo las formaciones equivalentes de ambas orillas y preservando así los diferentes componentes de su biodiversidad: riqueza de especies, endemismo y singularidad taxonómica.

10. CONCLUSIONES

- 1.- La distribución geográfica de los brezos a escala europea y de la Cuenca Mediterránea está estructurada y responde a gradientes ambientales de mediterraneidad y oceanidad.
- 2.- A esta escala geográfica existe un mayor número de especies de ericoideas con afinidad mediterránea, todas ellas pertenecientes al género *Erica*. El extremo occidental de la Cuenca Mediterránea constituye un pequeño centro de diversidad de este género.
- 3.- En la región del Estrecho de Gibraltar pueden distinguirse diferentes tipos de comunidades leñosas dominadas por brezos (*i.e.* brezales), cuya presencia está determinada fundamentalmente por las características de acidez y escasa fertilidad de sus suelos. Estas comunidades destacan por su riqueza de especies y por su elevada proporción de taxones endémicos.
- 4.- Los brezales y sotobosques de alcornoques sobre suelos ácidos y niveles intermedios de fertilidad y perturbación presentan los valores más elevados de riqueza de especies. El endemismo, en cambio, es superior en los brezales sobre los suelos más ácidos y pobres en nutrientes. La asociación de los niveles más bajos de singularidad taxonómica con estos brezales reflejan la existencia de procesos de diferenciación favorecidos por el aislamiento edáfico.
- 5.- Los sotobosques de los quejigares son ricos en especies con una elevada singularidad taxonómica, constituyendo poblaciones aisladas de taxones eurosiberianos o poblaciones relictas de especies pre-mediterráneas. El endemismo en estas comunidades puede atribuirse a fenómenos de diferenciación infraespecífica como consecuencia del aislamiento geográfico.
- 6.- El Estrecho de Gibraltar constituye una barrera física y, sobre todo, cultural más que una barrera biogeográfica. La disposición espacial más fragmentada y aislada de las areniscas en la península tingitana y la mayor presión por parte del hombre sobre la vegetación marroquí parecen explicar las diferencias más llamativas encontradas a ambos lados del Estrecho, relacionadas con la estructura y los tipos de comunidades.

7.- Se han analizado los patrones de diversidad vegetal completa en cuatro comunidades representativas de algunos de los tipos definidos. El patrón de riqueza de especies es similar al encontrado en el conjunto de las comunidades leñosas, con la excepción del mayor número relativo de especies herbáceas perennes en el quejigar. El patrón de representación del endemismo muestra importantes diferencias entre el estrato leñoso y el estrato herbáceo, ya que los niveles más altos se encuentran en el estrato herbáceo del quejigar. La singularidad taxonómica no muestra un patrón definido, con la excepción del elevado valor en el coscojar, al igual que en su componente leñoso.

8.- A diferencia de otras comunidades mediterráneas, se pone de manifiesto que en estas comunidades sobre suelos ácidos y pobres el componente herbáceo perenne es comparativamente mucho más importante, como predicen algunos modelos teóricos.

9.- Los procesos ecológicos e históricos a escala local y regional parecen ser similares a los descritos en los brezales gondwánicos de la región de El Cabo, en Sudáfrica, y del suroeste de Australia, como consecuencia de la semejanza climática (clima mediterráneo) y, sobre todo, edáfica (suelos ácidos y pobres en nutrientes). Ello determina la existencia de analogías en los patrones de diversidad y endemismo que se traducen en una convergencia estructural entre los brezales del Estrecho y los brezales gondwánicos. Dicha convergencia se puede resumir reuniendo estos brezales bajo el nombre genérico de *brezales mediterráneos*.

10.- Se han detectado ciertas analogías funcionales en la ecología de la regeneración después del fuego de estos brezales mediterráneos. Existe una coexistencia de las estrategias *rebrotadora* y *semillera* en el restablecimiento del componente leñoso. La importancia ecológica de las hierbas perennes parece ser muy superior a la de las anuales en los primeros ciclos anuales de la regeneración de estas comunidades.

11.- Existe una separación de nichos entre las diferentes especies de brezos a lo largo del gradiente abiental principal, relacionado con la acidez y fertilidad de los sustratos. Esta segregación ecológica puede explicarse como resultado de la competencia interespecífica y de estrategias que posibilitan la coexistencia. El patrón de distribución de la biomasa en las poblaciones puede ser un estimador de su capacidad competitiva. Las poblaciones de brezos en situaciones ecológicamente favorables presentan una mayor densidad de follaje y un mayor esfuerzo reproductivo.

12.- Se han estudiado los niveles de biodiversidad, descomponiéndola en tres componentes, de las comunidades leñosas del Estrecho de Gibraltar, existiendo una aparente complementariedad en los niveles de estos componentes (mayor riqueza de especies en alcornocales, mayor endemismo en brezales y mayor singularidad taxonómica en quejigares). Estas comunidades se encuentran interconectadas en el paisaje vegetal de los dos lados del Estrecho. Una estrategia eficaz de conservación de la flora y vegetación de esta región debería contemplar áreas equivalentes en ambas orillas que incluyan estos tipos de comunidades, preservando así los diferentes componentes de su biodiversidad.

11. REFERENCIAS

- Acón, M. & C. Morla 1993. Nuevos datos acerca de la singularidad fitogeográfica de las sierras de Algeciras (Cádiz): *Sphagnum platyphyllum* en la Sierra de la Palma. *Acta Botánica Malacitana* 18: 73-76.
- Almazán, J.L. 1991. Proyecto de comunicación fija a través del Estrecho de Gibraltar. *Mapping* 1: 20-31.
- Alonso, I., E. Luis & R. Tárrega 1992. First phases of regeneration of *Cistus laurifolius* and *Cistus ladanifer* after burning an cutting in experimental plots. *Int. J. Wildland Fire* 2(1): 7-14.
- Aparicio, A. & S. Silvestre 1987. *Flora del Parque Natural de la Sierra de Grazalema*. AMA, Junta de Andalucía.
- Arroyo, J. 1985. *Fenología de la floración en matorrales del sur de España*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Arroyo, J. & J. Herrera 1988. Polinización y arquitectura floral en Ericaceae de Andalucía Occidental. *Lagascalia* 15(extra): 615-623.
- Arroyo, J. & T. Marañón 1990. Community ecology and distributional spectra of Mediterranean shrublands and heathlands in Southern Spain. *J. Biogeogr.* 17: 163-176.
- Arroyo, M.T.K., P.H. Zedler & M.D. Fox (eds.) 1994. *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer Verlag, New York (en prensa).
- Asensi, A. & B. Díez-Garretas 1987. Andalucía Occidental. En: M. Peinado-Lorca & S. Rivas-Martínez (eds.). *La Vegetación de España*. Universidad de Alcalá de Henares, Alcalá de Henares, pp. 197-230.
- Aubert, G. 1977. Essai d'interprétation écologique de la répartition des Ericacées en Provence (région du Sud-est de la France). *Ecologia Mediterranea* 3: 113-123.
- Aubert, G. 1978. Relations entre le sol et cinq espèces d'ericacées dans le sud-est de la France. *Oecologia Plantarum* 13(3): 253-269.

- Austin, M.P. 1990. Community theory and competition in vegetation. En: J.B. Grace & D. Tilman (eds.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, pp. 215-238.
- Axelrod, D.I. 1983. Biogeography of Oaks in the Arcto-Tertiary Province. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70 (4): 629-657.
- Baker, H.A. & E.G.H. Oliver 1967. *Ericas in Southern Africa*. Purnell, Cape Town.
- Baker, H.G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. En: M.A. Leck, V.T. Parker & R.L. Simpson (eds.), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, pp. 9-21.
- Bannister, P. 1965. Biological Flora of the British Isles: *Erica cinerea* L.. *J. Ecol.* 53: 527-542.
- Bannister, P. 1966. Biological Flora of the British Isles: *Erica tetralix* L.. *J. Ecol.* 54: 795-813.
- Barbero, M., P. Quézel & S. Rivas-Martínez 1981. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia* 9(3): 311-412.
- Bayer, E. 1993. *Erica* L.. En: S. Castroviejo *et al.* (eds.), *Flora iberica*, vol. IV. CSIC, Madrid.
- Bazzaz, F.A. 1987. Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations. En: A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards (eds.), *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, pp. 245-272.
- Begon M., J.L. Harper & C.R. Townsend 1988. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- Benabid, A. 1982a. *Etudes phytoécologique, biogéographique, et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif Occidental (Maroc)*. Tesis doctoral, Université de Marseille, Marsella.
- Benabid, M. 1982b. Problèmes posés par l'aménagement sylvopastoral et la reforestation dans le Rif Centro-Occidental (Maroc). *Annales de la Recherche forestière au Maroc* 23: 385-423.
- Benabid, A. 1984. Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif Centro-Occidental (Maroc). *Travaux de l'Institut Scientifique*, série Botanique n° 34, 64 pp.
- Benabid, A. & M. Fennane 1994. Connaissances sur la végétation du Maroc: Phytogéographie, phytosociologie et séries de végétation. *Lazaroa* 14: 21-97.

- Birks, H.J.B. 1976. The distribution of european pteridophytes: a numerical analysis. *New Phytol.* 77: 257-287.
- Blanco, M., A. Loza, S. Pantión & J.L. Ramírez 1994. Contribución al conocimiento de la ecología de *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* (Boiss. & Reuter) Hand.- Mazz. en el Campo de Gibraltar. *Almoraima* 11: 223-232.
- Blanco, R., J. Clavero, A. Cuello, T. Marañón & J.A. Seisdedos 1991. *Sierras del Aljibe y del Campo de Gibraltar*. Libros de la Diputación de Cádiz, Cádiz.
- Bocquet, G., B. Widler & H. Kiefer 1978. The Messinian model. A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.
- Bolognini, G. & P.L. Nimis 1993. Phytogeography of Italian deciduous oak woods based on numerical classification of plant distribution ranges. *J. Veg. Sci.* 4: 847-860.
- Bond, W. 1983. On alpha diversity and the richness of the Cape flora: a study in Southern Cape fynbos. En: F.J. Kruger, D.T. Mitchell & J.U.M. Jarvis (eds.), *Mediterranean-type ecosystems. The roles of nutrients*. Springer Verlag, Berlin, pp. 337-356.
- Bond, W.J., R.M. Cowling & M.B. Richards 1992. Competition and coexistence. En R.M. Cowling (ed.), *The Ecology of Fynbos. Nutrients, fire and diversity*. Oxford University Press, Cape Town, pp. 206-225.
- Bond W.J., J. Midgley & J. Vlok 1988. When is an island not an island?. Insular effects and their causes in fynbos shrublands. *Oecologia* 77: 515-521.
- Bramwell, D., 1972. Endemism in the Flora of the Canary Islands. En: D.H. Valentine (ed.) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, London, pp. 141-159.
- Bramwell, D. & I.B.K. Richardson 1973. Floristic conections between Macaronesia and the East Mediterranean region. *Monographiae Biologicae Canariensis* 4: 118-125.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Base para el estudio de las comunidades vegetales*. Blume, Madrid.
- Bray, R.H. & L.T. Kurtz 1945. Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil. Sci.* 59: 39-45.
- Cabrera, F., L. Madrid & P. de Arambarri 1981. Use of ascorbic and thioglycollic acids to eliminate interference from iron in the aluminon method for determining aluminium. *Analyst* 106: 1296-1301.

- Canfield, R. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *J. Forestry* 39: 338-394.
- Casal, M. 1982. *Sucesión secundaria en vegetación de matorral en Galicia tras dos tipos de perturbación: fuego y roza*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- CEBAC-CSIC 1963. *Estudio agrobiológico de la provincia de Cádiz*. Diputación Provincial de Cádiz, Cádiz.
- CEGM, 1956. *Cortes transversales de la península norte marroquí*. Boletín del Instituto Geológico de España, tomo I, 3ª serie.
- Clément, B. & J. Touffet 1990. Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *J. Veg. Sci.* 1: 195-202.
- Cody, M.L. & H.A. Money 1978. Convergence versus nonconvergence in mediterranean-climate ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 265-321.
- Cottam, G. & J.T. Curtis 1956. The use of distance measure in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- Cottam, G., J.T. Curtis & B.W. Hale 1953. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. *Ecology* 34: 741-757.
- Cowling, R.M. 1987. Fire and its role in coexistence and speciation in Gondwanan shrublands. *S. Afr. J. Sci.* 83: 106-112.
- Cowling, R.M. 1990. Diversity components in a species rich area of the Cape Floristic Region. *J. Veg. Sci.* 1: 699-710.
- Cowling, R.M. 1992. Patterns and determinants of alpha diversity in Cape fynbos. *Proceedings of the 6th International Conference on Mediterranean climate ecosystems (MEDECOS VI)*. Atenas.
- Cowling, R.M. & B. Campbell 1980. Convergence in vegetation structure in the Mediterranean communities of California, Chile and South Africa. *Vegetatio* 43: 191-197.
- Cowling, R.M., P.M. Holmes & A.G. Rebelo 1992. Plant diversity and endemism. En: R.M. Cowling (ed.), *The ecology of fynbos. Nutrient, fire and diversity*. Oxford University Press, Cape Town, pp. 62-112.
- Cowling, R.M. & E.T.F. Witkowski 1994. Convergence and non-convergence of plant traits in climatically and edaphically matched sites in Mediterranean Australia and South Africa. *Austr. J. Ecol.* 19: 220-232.

- Cox, C.B. & P.D. Moore 1993. Biogeography. *An ecological and evolutionary approach* (5th edn.). Blackwell Scientific Publications, London.
- Crovello, T.J. 1981. Quantitative Biogeography: an overview. *Taxon* 30(3): 563-575.
- CSIC-IARA 1989. *Mapa y Memoria de los suelos de Andalucía*. Junta de Andalucía.
- Dahlgren, R. & P. Lassen 1972. Studies in the flora of northern Morocco. I. Some poor fen communities and notes on a number of northern and atlantic plant species. *Bot. Notiser* 125: 439-464.
- Davis, P.H. 1978. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, vol. 6. University Press, Edinburgh.
- de Benito, N. 1948. *Brezales y brezos*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- de Swart, E.O.A.M., A.G. van der Valk, K.J. Koehler & A. Barendregt 1994. Experimental evaluation of realized niche models for predicting responses of plant species to a change in environmental conditions. *J. Veg. Sci.* 5(4): 541-552.
- Deil, U. 1990. Approches géobotaniques pour l'analyse des structures végétales anthropiques á travers des exemples marocains. En: A. Bencherifa & H. Pops (eds.), *Le Maroc: space et société*. Passau, Vol. spec. 1, pp. 157-165.
- Deil, U. 1993. Le tangerois: aspects biogéographiques et problèmes de conservation des ressources végétales. En: M. Refass (ed.), *Tanger: espace, économie et société*. Rabat, Tanger, pp. 17-30.
- Díaz-Pineda, F.D., M.A. Casado, J.M. de Miguel & J. Montalvo (eds.) 1991. *Diversidad Biológica - Biological Diversity*. Fundación Ramón Areces, Madrid.
- Didon, J., M. Durand-Delga & J. Kornprobst 1973. Homologies géologiques entre les deux rives du Détroit de Gibraltar. *Bull. Soc. Geol. France*, tomo XV: 77-105.
- Díez-Garretas, B., J. Cuenca & A. Asensi 1986. Datos sobre la vegetación del subsector aljibico (provincia Gaditano-Onubo-Algarviense). *Lazaroa* 9: 315-332.
- Duchafour, P. 1960. *Precis de Pedologie*. Masson & cie., Paris.
- Dupuy, E. 1929. La geología de la orilla africana del Estrecho de Gibraltar. *Bol. Inst. Geol. Min. de España* Tomo XI, 3ª serie: 39-72.

- Durand-Delga, M. & J.M. Fontbote 1980. Le cadre structural de la mediterranée occidentale. *Memoire du Bureau Rech. Geol. Min.* 115: 67-85.
- Enright, N.J. & B. Lamont 1992. Recruitment variability in the resprouting shrub *Banksia attenuata* and non-sprouting congeners in the northern sandplain heaths of south western Australia. *Acta Oecologica* 13(6): 727-741.
- Favarger, C. 1972. Endemism in the montane Floras of Europe. En: D.H. Valentine (ed.), *Taxonomy, phytogeography and evolution*. Academic Press, London, pp. 191-204.
- Florschütz, F., J. Menéndez-Amor & T.A. Wijmstra 1971. Palynology of a thick quaternary sucesion in Southern Spain. *Palaeography, Palaeoclimate and Palaeoecology* 10: 233-264.
- Fontbote, J.M. 1972. Mapa Geológico de España, hoja nº 87 1:200.000, Algeciras. IGME, Madrid
- Font-Quer, P. 1927. Notas sobre la flora gaditana. *Bol. R. Soc. Hist. Nat.* 27: 39-46.
- Fritsch, F.E. 1965. *The structure and reproduction of the algae*. Cambridge University Press.
- Galán, A. 1993. *Flora y vegetación de los términos municipales de Alcalá de los Gazules y Medina Sidonia*. Tesis doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- García, M., R. Hidalgo, B. Luque, E. Moreno-Socías & F. Ojeda 1994. Estratificación de la diversidad en comunidades vegetales del Estrecho de Gibraltar. *Almoraima* 11: 233-242.
- Gavala, F. 1929. La geología del Estrecho de Gibraltar. *Bol. Inst. Geol. Min. de España* Tomo XI, 3ª serie: 1-30.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- Gil, J.M., J. Arroyo & J.A. Devesa, 1985. Contribución al conocimiento florístico de las sierras de Algeciras (Cádiz, España). *Acta Botanica Malacitana* 10: 97-122.
- Gill A.M. & R.H. Groves 1981. Fire regimes in heathlands and their plant-ecological effects. En R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Analytical studies*. Ecosystems of the World 9B. Elsevier, Amsterdam, pp 61-84.
- Gimingham, C.H. 1960. Biological flora of the British Isles: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *J. Ecol.* 48: 455-483.

- Gimingham, C.H. 1972. *Ecology of Heathlands*. Chapman & Hall, Londres.
- Gimingham, C.H., S.B. Chapman & N.R. Webb 1979. European Heathlands. En: R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies. Ecosystems of the World 9A*. Elsevier, Amsterdam, pp 365-413.
- Giroux, J. 1934. *Erica multiflora L. ou "Bruyère à fleurs nombreuses"*. Mari-Lavit, Montpellier.
- Gloaguen, J.C. 1990. Post-burn sucesion on Brittany heathlands. *J. Veg. Sci.* 1: 147-152.
- Gloaguen, J.C. & J. Touffet 1992. La végétation des landes du Cap Frehel. *4th International European Heathland Workshop* (libro de resúmenes). Université de Rennes, Rennes.
- Gómez-Campo, C. (ed.) 1988. *Libro Rojo de especies vegetales amenazadas de España peninsular e Islas Baleares*. ICONA, Madrid.
- Good, R. 1974. *The geography of the flowering plants* (4th edn.). Longman, London.
- Greuter, W., H.M. Burdet & G. Long (eds.) 1984-89. *Med-Checklist*. Vols. I, III, IV. OPTIMA, Genève.
- Grime, P.J. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Groves, R.H. 1981. Heathland soils and their fertility status. En: R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Analytical studies. Ecosystems of the World. 9B*. Elsevier, Amsterdam, pp. 143-150.
- Grubb, J.P., 1987. Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. En J.H.R. Gee & P.S. Giller (eds.). *Organization of communities. Past and present*. Blackwell, Oxford, pp. 99-118.
- Grupo de Trabajo de Normalización de Métodos Analíticos 1976. Determinaciones analíticas en suelos. Normalización de métodos. II. Potasio, calcio y magnesio. *Anal. Edafol. Agrobiol.* 25: 813-824.
- Guitián, F. & T. Carballas 1976. *Técnicas de análisis de suelos*. Pico Sacro, Santiago de Compostela.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Herrera, C.M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en las plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica* 5: 7-34.

- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.* 190 (3): 421-446.
- Heywood, V.H. 1985. *Las plantas con flores*. Reverté, Barcelona.
- Hill, M.O. 1979. *TWINSPAN- a FORTRAM program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Microcomputer Power, Ithaca.
- Hobbs, R.J., A.U. Mallik & C.H. Gimingham 1984. Studies on fire in Scottish heathland communities. III. Vital attributes of the species. *J. Ecol.* 72: 963-976.
- Hsü, K.J. 1972. When the Mediterranean dried up. *Sci. Amer.* 227: 27-36.
- Hsü, K.J., R.E. Garrison, L. Montadert, R.B. Kidd, D. Bernouilli, F. Mèlierés, M.B. Cita, C. Müller, A. Erickson, R. Wright 1977. History of the Mediterranean Salinity Crisis. *Nature* 267: 399-403
- Hullu, E. & C.H. Gimingham 1984. Germination and establishment of seedlings in different phases of the *Calluna* cycle in a Scottish heathland. *Vegetatio* 58: 115-121.
- Hultén, E. & M. Fries 1986. *Atlas of North European Vascular Plants*, vol. II. Koeltz Scientific Books, FRG.
- Ibarra, P. 1993. *Naturaleza y hombre en el sur del Campo de Gibraltar: un análisis paisajístico integrado*. Junta de Andalucía.
- INIA 1970. *Mapas comarcales de suelos. Campo de Gibraltar (Cádiz)*. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Jahandiez, E. & R. Maire 1931-34. *Catalogue des plants du Maroc*, 4 vols.. Minerva, Alger.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls-Their structure, function and ecological significance in mediterranean ecosystems. *Bot. Rev.* 50(3): 225-266.
- Jardine, N. 1972. Computational methods in the study of plant distributions. En: D.H. Valentine (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, London, pp. 381-393.
- Keeley, J.E. 1986. Resilience of mediterranean shrub communities to fires. En: B. Dell, A.J.M. Hopkins & B. Lamont (eds.), *Resilience in mediterranean type ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 95-112.

- Keeley, J.E. 1992. A Californian's view of fynbos. En: R.M. Cowling (ed.), *The ecology of fynbos. Nutrient, fire and diversity*. Oxford University Press, Cape Town, pp. 372-388.
- Keeley, J.E. 1993. Utility of growth rings in the age determination of chaparral shrubs. *Madroño* 40: 1-14.
- Keeley, J.E. & P.H. Zedler 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *Am. Midl. Nat.* 99: 142-161.
- Kornas, J. 1972. Corresponding taxa and their ecological background in the forests of temperate Eurasia and North America. En: D.H. Valentine (ed.) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, London, pp. 37-59.
- Kron, K.A. & M.W. Chase 1993. Systematics of the Ericaceae, Empetraceae, Epacridaceae and related taxa based upon *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80(3): 735-741.
- Kruckeberg, A.R. & D. Rabinowitz 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 449-479.
- Kruger, F.J. 1983. Plant community diversity and dynamics in relation to fire. En: F.J. Kruger, D.T. Mitchell & J.U.M. Jarvis (eds.), *Mediterranean-type ecosystems. The roles of nutrients*. Springer Verlag, Berlin, pp. 446-472.
- Lamont, B. 1982. Mechanisms for enhancing nutrient uptake in plants, with particular reference to mediterranean South Africa and Western Australia. *Bot. Rev.* 48(3): 597-689.
- Lamont, B. 1992. Functional interactions within plants -the contribution of keystone and other species to biological diversity. En: R.J. Hobbs (ed.), *Biodiversity of mediterranean ecosystems in Australia*. Surrey Beatty & Sons, pp. 95-127.
- Lamont, B. 1994. Mineral nutrient relations in mediterranean regions of California, Chile and Australia. En: M.T.K. Arroyo, P.H. Zedler & M.D. Fox (eds.), *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer Verlag, New York (en prensa).
- Lamont, B., N.J. Enright & S.M. Bergl 1989. Coexistence and competitive exclusion of *Banksia hookeriana* in the presence of congeneric seedlings along a topographical gradient. *Oikos* 56: 39-42.
- Lamont, B., P.G.L. Klinkhamer & E.T.F. Witkowski 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia godii* -a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- Lamont, B., D.C. le Maitre, R.M. Cowling & N.J. Enright 1991. Canopy seed storage in woody plants. *Bot. Rev.* 57(4): 277-317.

- le Maitre, D.C., C.A. Jones & G.G. Forsyth 1992. Survival of eight woody sprouting species following an autumn fire in Swartboskloof, Cape Province, South Africa. *S. Afr. J. Bot.* 58(6): 405-413.
- Linder, H.P., M.E. Meadows & R.M. Cowling 1992. History of the Cape flora. En: R.M. Cowling (ed.), *The ecology of fynbos. Nutrient, fire and diversity*. Oxford University Press, Cape Town, pp. 113-134.
- Major, J. 1988. Endemism: a botanical perspective. En: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, London, pp. 117-146.
- Malato-Beliz, J. 1982. *A Serra de Monchique. Flora e Vegetação*. Serviço Nacional de Parques, Reservas e Património Paisagístico, Lisboa.
- Marañón, T. 1985. Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena. *Anal. Edafol. Agrobiol.* 44: 1183-1197.
- Marañón, T. & J. Arroyo 1991. Diversidad en matorrales del sur de España. En: F.D. Díaz-Pineda *et al.* (eds.), *Diversidad Biológica - Biological Diversity*. Fundación Ramón Areces, Madrid, pp. 161-162.
- Martín, A. 1982. *Sucesión tras el fuego del matorral de las arenas estabilizadas de la reserva biológica de Doñana*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Marshall, L.G. 1988. Extinction. En: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, London, pp. 219-254.
- May, R.M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature* 347: 129-30.
- May, R.M. 1994. Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 345: 13-20.
- McCullagh, P. & J.A. Nelder 1983. *Generalized linear modelling*. Chapman & Hall, London.
- Mejías, J.A., F. Ojeda & J. Arroyo 1994. *Planes de recuperación, conservación y manejo de las especies amenazadas de Andalucía: Rhododendron ponticum subsp. baeticum*. AMA, Junta de Andalucía.
- Mesleard, F. 1987. *Dynamique, après perturbations, de peuplements de deux éricacées (Arbutus unedo L. et Erica arborea L.) en Corse*. Tesis Doctoral, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Métodos Oficiales de Análisis* 1986. Tomo III. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.

- Montoya, J.M. 1987. *Los alcornoques* (2ª edn.). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Mikesell, M.W. 1960. Deforestation in Northern Morocco. *Science* 132: 441-448.
- Mollesworth, B. 1971. Nota sobre helechos españoles. *Lagascalía* 1: 83-87.
- Mollesworth, B. 1976. Notas sobre algunas plantas de la provincia de Cádiz. *Lagascalía* 6(2): 239-242.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg, 1974. *Aims and methods of vegetation science*. John Wiley & Sons, New York.
- Myklestad, A. 1993. The distribution of *Salix* species in Fennoscandia - a numerical analysis. *Ecography* 16(4): 329-344.
- Myklestad, A. & H.J.B. Birks 1993. A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe. *J. Biogeogr.* 20: 1-32.
- Naveh, Z. 1974. Effects of fire in the Mediterranean region. En: T.T. Kolzowski & C.E. Ahlgren, *Fire and ecosystems*. Academic Press, New York, pp. 401-434.
- Naveh, Z. & R.H. Whittaker 1979. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in Northern Israel and other mediterranean areas. *Vegetatio* 41(3): 171-190.
- Nieto, J.M., A.V. Pérez-Latorre & B. Cabezudo 1991. Biogeografía y series de vegetación de la provincia de Málaga (España). *Acta Botánica Malacitana* 16(2): 417-436.
- Ojeda, F., J. Arroyo & T. Marañón 1994. Diversidad y conservación de las comunidades vegetales del Estrecho de Gibraltar. *Almoraima* 11: 125-129.
- Ojeda, F., J. Arroyo & T. Marañón 1995a. Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in Southern Spain. *Biol. Conserv.* 72 (en prensa).
- Ojeda, F., J. Arroyo & T. Marañón 1995b. Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity on both sides of the Gibraltar Strait. *J. Veg. Sci.* (en revisión).
- Palmer, M.W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74(8): 2215-2230.
- Pate, S.J., K.A. Meney & K.W. Dixon 1991. Contrasting growth and morfological characteristics of fire-sensitive (obligate-seeder) and fire-resistant (resprouter) species of restionaceae (S. Hemisphere Restiads) from South-western Western Australia. *Austr. J. Bot.* 39: 505-525.

- Pérez-Latorre, A.V. 1993. *Estudio fitocenológico de los alcornoques andaluces*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga, Málaga.
- Pérez-Latorre, A.V., J.M. Nieto & B. Cabezado 1993. Contribución al conocimiento de la vegetación de Andalucía. II. Los alcornoques. *Acta Botánica Malacitana* 18: 223-258.
- Perrinet, M. 1988. *Recolonisation après incendie et coupe dans la lande à Calluna du Montseny (Barcelona, Espagne); conséquences pour l'aménagement*. Tesis Doctoral, Université de Rennes, Rennes.
- Pignatti, S. 1980. *Flora d'Italia*, vol. 2. Edagricole, Bologna.
- Pons, A. 1981. The history of the Mediterranean shrublands. En: F. Di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam, pp. 131-138.
- Pons, A. & P. Quézel 1985. The history of the flora and past and present human disturbance in the Mediterranean region. En: C. Gómez-Campo (ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 25-24.
- Pressey, R.L., C.J. Humphries, C.R. Margules, R.I. Vane-Wright & P.H. Williams 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends Ecol. & Evol.* 8(4): 124-128.
- Quézel, P. 1981. Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the Mediterranean. En: F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam, pp. 107-121.
- Quézel, P. 1985. Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. En: C. Gómez-Campo (ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 9-24.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En: H. Synge (ed.), *The biological aspect of rare plant conservation*. Wiley, Chichester, pp. 205-217.
- Rabinowitz, D., S. Cairns & T. Dillon 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: M.E. Soulé (ed.), *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, pp. 182-204.
- Raven, P. 1972. Plant species disjunction: a summary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 234-246.

- Raven, P. 1973. The evolution of Mediterranean floras. En: F. di Castri & M.A. Mooney (eds.), *Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 213-224.
- Raven, P. & D.I. Axelrod, 1974. Angiosperm Biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673
- Rebelo, A.G., W.R. Siegfried & E.G.H. Oliver 1985. Pollination syndromes of *Erica* species in the south-western Cape. *S. Afr. J. Bot.* 51: 270-280.
- Reille, M. 1977. Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc Septentrional). *Recherches francaises sur le Quaternaire, INQUA 1977. Supl. Bull. AFEQ 1977-1*, 50: 53-76.
- Rice, B. & M. Westoby 1983. Plant species richness at the 0.1 hectare scale in Australian vegetation compared to other continents. *Vegetatio* 52: 129-40.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relatives roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-71.
- Ricklefs, R.E. & D. Schluter 1993. Species diversity: regional and historical influences. En: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 350-363.
- Rivas-Goday, S. 1968. Algunas novedades fitosociológicas de España meridional. *Collectanea Botanica* 8: 997-1031.
- Rivas-Martínez, S. 1979. Brezales y Jarales de Europa Occidental. *Lazaroa* 1: 16-119.
- Rivas-Martínez, S. 1987. *Mapas y memoria de las series de Vegetación de España* (1:400000). ICONA, Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1988. Bioclimatología, biogeografía y series de vegetación de Andalucía Occidental. *Lagascalia* 15 (extra): 91-120.
- Rivas-Martínez, S., M. Costa, S. Castroviejo & E. Valdés 1980. Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa* 2: 5-189.
- Rodríguez, M., S. Ruiz & F. Ojeda 1994. Caracterización ecológica de tres especies del género *Erica* L. en las sierras del Aljibe y Campo de Gibraltar. *Almoraima* 11: 215-221.
- Rohlf, F.J. 1993. *NTSYS-pc versión 1.80*. Exeter Software, New York.
- Rozé, F. 1993. Plant recolonisation after fire in Brittany littoral heathlands. *Acta OEcologica* 14: 529-38.

- Rozé, F., B. Clement, F. Foregard, J.C. Gloaguen & J. Touffet 1992. Données concernant le Cap de la Chèvre. *4th International European Heathland Workshop* (libro de resúmenes). Université de Rennes, Rennes.
- Sauvage, Ch., 1961. *Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines*. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien, Série Botanique 21. Rabat.
- Schoener, T.W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
- Schoener, A. 1988. Experimental island biogeography. En: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall, London, pp. 483-512.
- SECEGSA 1982. *Estudio monográfico sobre la geología del Estrecho de Gibraltar*. Madrid.
- Shmida, A. & R.H. Whittaker 1984. Convergence and non-convergence of mediterranean type communities in the Old and New World. En: N.S. Margaris, M. Arianoustou-Farragitaki & W.C. Oechel (eds.), *Being alive on land. Tasks for Vegetation Science*, vol. 13. Dr W. Junk Publishers, The Haghe, pp. 5-11.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf 1981. *Biometry* (2nd edition). W.H. Freeman and Company, New York.
- Soldevilla, M., T. Marañón & F. Cabrera 1992. Heavy metal content in soil and plants from a pyrite mining area in Southwest Spain. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 23(11 & 12): 1301-1319.
- Specht, R.L. 1979a. Preface. En: R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies*. Ecosystems of the World 9A. Elsevier, Amsterdam.
- Specht, R.L. 1979b. Heathlands and related shrublands of the World. En: R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies*. Ecosystems of the World 9A. Elsevier, Amsterdam.
- Specht, R.L. (ed.) 1979c. *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies*. Ecosystems of the World 9A. Elsevier, Amsterdam.
- Specht, R.L. & E.J. Moll 1983. Mediterranean-type heathlands and sclerophyllous shrublands of the world: an overview. En: F.J. Kruger, D.T. Mitchell & J.U.M. Jarvis (eds.), *Mediterranean-type ecosystems. The roles of nutrients*. Springer Verlag, Berlin, pp. 41-65.
- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie 1980. *Principles and procedures of statistics* (2nd edn.). McGraw-Hill, New York.

- Stevens, P.F. 1971. A classification of the Ericaceae: subfamilies and tribes. *Bot. J. Linn. Soc.* 64: 1-53.
- Sunding, P., 1979. En: D. Bramwell (ed.) *Plants and Islands*. Academic Press. London, pp. 13-40.
- Takhtajan, A. 1986. *Floristic Regions of the World*. California University Press.
- ter Braak, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.
- ter Braak, C.J.F. 1991. *CANOCO v. 3.12*. Agricultural Mathematics Group, Box 100, 6700 AC Wageningen. The Netherlands.
- Thorne, R.F. 1972. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants. *Quarterly Review of Biology* 47: 365-411.
- Tilman, D. 1983. Some thoughts on resource competition and diversity in plant communities. En: F.J. Kruger, D.T. Mitchell & J.U.M. Jarvis (eds.), *Mediterranean-type ecosystems. The roles of nutrients*. Springer Verlag, Berlin, pp. 322-336.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, New Jersey.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75(1): 2-16.
- Tilman, D. & S. Pacala 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 13-25.
- Tomaselli, R. 1981. Main physiognomic types and geographic distribution of shrub systems related to mediterranean climates. En: F. di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam, pp. 95-106.
- Trabaud, L. 1987. Natural and prescribed fire: survival strategies of plants and equilibrium in mediterranean ecosystems. En: J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange & W.C. Oechel (eds.), *Plant response to stress. Functional analysis in mediterranean ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 607-621.
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb (eds.) 1968-80. *Flora Europaea*, 5 vols.. Cambridge University Press.

- Usher, M.B. 1991. Biodiversity: a scientific challenge for resource managers in the 1990s. En: F.D. Díaz-Pineda *et al.* (eds.). *Diversidad Biológica - Biological Diversity*. Fundación Ramón Areces, Madrid, pp. 33-40.
- Valbuena, L., R. Tárrega & E. Luis 1992. Influence of heat on seed germination of *Cistus laurifolius* and *Cistus ladanifer*. *Int. J. Wildland Fire* 2(1): 15-20.
- Valdés, B. 1991. Andalucía and the Rif. Floristic links and a common Flora. *Botanika Chronika* 10: 117-124.
- Valdés, B., S. Talavera & E. Fernández-Galiano (eds.) 1987. *Flora Vascular de Andalucía Occidental*, 3 vols.. Ketres, Barcelona.
- Vane-Wright, R.I., C.J. Humphries & P.H. Williams 1991. What to protect? - Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.* 55: 235-254.
- Vicioso, C. 1950. *Revisión del género Quercus en España*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- Walter, H. & H. Lieth 1967. *Klimadiagramm-Weltatlas*. V.E.B., Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Webb, D.A. 1955. Biological Flora of the British Isles: *Erica mackaiana* Bab. *J. Ecol.* 43: 319-330.
- Westman, W.E. 1983. Plant community structure - Spatial partitioning of resources. En: F.J. Kruger, D.T. Mitchell & J.U.M. Jarvis (eds.), *Mediterranean-type ecosystems. The roles of nutrients*. Springer Verlag, Berlin, pp. 417-445.
- Westman, W.E. 1988. Species richness. En: R.L. Specht (ed.), *Mediterranean-type ecosystems. A data source book*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 80-91.
- Willis, J.C. (ed.) 1966. *A Dictionary of the Flowering Plants & Ferns* (7th edition). Cambridge University Press.
- Woolhouse, H.W. 1981. Soil acidity, aluminium toxicity and related problems in the nutrient environment of heathlands. En: R.L. Specht (ed.), *Heathlands and related shrublands. Analytical studies*. Ecosystems of the World. 9B. Elsevier, Amsterdam, pp. 215-224.

Apéndice I. Características físicas y estructurales de los 63 puntos de muestreo seleccionados. a ambos lados del Estrecho. Véase Fig. 2.1 para su localización geográfica. Hasta el número 31 se trata de comunidades en la zona norte del Estrecho. Los números 32 al 63 se corresponden con comunidades tingitanas. El tipo de comunidad se corresponde con los grupos definidos por el análisis de clasificación (véase capítulo 4).

Nº	Sitio	Tipo de comunidad	Altitud (m)	Nivel de perturbación			Características de acidez y fertilidad de los suelos					Riqueza de especies (nº spp)	Altura media del matorral (m)	Cobertura vegetal sobre el suelo (%)	Cobertura arborea (%)
				Fuego	Roza	Ramoneo	pH (KCl)	C org. (%)	P asimilable (ppm)	K asimilable (ppm)	Al asimilable (ppm)				
1	MOT	<i>Alcornocal - EAR</i>	700	1	1	1	5,1	1,8	3,50	240	23	15	2,7	67,9	50,8
2	PGA	<i>Alcornocal - ESC</i>	500	2	1	1	5,3	3,2	0,07	190	1	23	1,7	86,2	42,6
3	PGB	<i>Herriza</i>	500	2	1	1	4,9	5,8	0,07	180	239	20	1,0	95,3	17,5
4	COR	<i>Herriza</i>	850	1	3	1	4,7	1,5	0,35	80	486	10	0,5	78,4	0,0
5	FAC	<i>Coscojar</i>	60	1	1	2	6,4	4,8	3,10	63	63	15	1,5	73,0	0,0
6	TIR	<i>Alcornocal - ESC</i>	225	1	3	3	4,7	3,4	0,35	150	89	20	1,7	56,1	0,0
7	AGB	<i>Alcornocal - ESC</i>	225	3	1	1	4,1	1,7	3,10	63	63	22	1,2	93,3	0,0
8	AGB	<i>Alcornocal - ESC</i>	225	3	3	1	4,9	3,5	0,28	170	19	19	0,3	40,6	0,0
9	TIQ	<i>Quejigar</i>	225	1	1	2	5,0	5,2	0,42	340	1	16	0,3	56,1	74,7
10	FAT	<i>Herriza</i>	550	2	1	1	4,7	6,2	9,73	160	49	16	1,5	93,3	2,8
11	FAR	<i>Herriza</i>	600	1	3	1	4,7	8,6	0,07	400	263	17	0,5	94,1	0,0
12	AJQ	<i>Quejigar</i>	700	1	2	1	4,9	5,2	7,07	180	13	14	0,5	42,3	94,2
13	JIB	<i>Alcornocal - ESC</i>	600	1	1	2	4,8	5,0	2,52	360	111	21	0,7	93,2	0,0
14	JIA	<i>Alcornocal - ESC</i>	350	1	1	2	4,8	5,0	3,50	240	71	16	1,7	81,9	43,9
15	ALQ	<i>Alcornocal - EAR</i>	200	1	1	2	5,2	7,6	7,07	590	1	17	0,6	59,6	60,8
16	ALB	<i>Alcornocal - ESC</i>	550	1	1	2	5,1	3,5	1,05	280	2	17	0,6	83,3	0,0
17	ALA	<i>Alcornocal - ESC</i>	410	1	2	2	5,0	4,6	3,22	180	49	21	1,7	67,4	92,1
18	VAL	<i>Alcornocal - ESC</i>	380	1	1	1	4,8	2,8	2,03	110	38	17	1,8	66,6	72,3
19	AJB	<i>Quejigar</i>	710	1	1	1	5,1	5,0	5,53	380	3	12	4,0	38,8	173,0
20	AJB	<i>Herriza</i>	1085	1	1	1	4,8	6,4	6,09	340	28	10	0,6	99,0	0,0
21	AJB	<i>Herriza</i>	960	1	1	1	5,0	5,0	4,97	200	19	13	1,7	59,1	64,3
22	VAL	<i>Alcornocal - ESC</i>	260	2	3	1	4,7	6,6	0,28	190	112	25	1,8	86,2	1,6
23	COA	<i>Coscojar</i>	250	1	1	2	6,0	5,8	0,07	520	1	19	0,6	89,3	4,3
24	LEA	<i>Alcornocal - ESC</i>	210	2	1	2	6,1	4,0	4,90	1000	1	19	0,7	83,8	0,0
25	LET	<i>Coscojar</i>	350	2	1	3	6,0	3,3	0,07	200	1	17	0,4	72,5	0,0
26	ATE	<i>Coscojar</i>	100	3	1	1	6,0	3,3	0,63	310	1	16	1,3	89,9	0,0
27	CDA	<i>Alcornocal - ESC</i>	300	1	2	3	5,8	3,2	3,01	290	1	21	1,8	75,2	56,8
28	AJB	<i>Herriza</i>	1085	1	1	1	4,8	6,4	6,09	340	28	10	0,6	98,4	0,0
29	SLQ	<i>Quejigar</i>	700	1	2	1	5,5	2,6	8,54	190	21	10	3,0	70,1	115,6
30	SLB	<i>Herriza</i>	610	2	1	1	5,4	6,0	4,90	200	82	10	1,3	91,7	0,0
31	SLB	<i>Herriza</i>	600	2	1	1	4,3	7,02	9,8	183	310	15	0,9	91,2	0,0

Apéndice I (continuación)

N°	Sitio	Tipo de comunidad	Altitud (m)	Perturbaciones			Características de acidez y fertilidad de los suelos					Riqueza de especies (n° spp)	Altura media del matorral	Cobertura vegetal sobre el suelo (%)	Cobertura arborea (%)
				Fuego	Roza	Ramoneo	pH (Kcl)	C org. (%)	P asimilable (ppm)	K asimilable (ppm)	Al asimilable (ppm)				
32	BME	<i>Herriza africana</i>	50	2	3	3	5,0	1,2	6,0	116	10	11	0,3	68,9	0,0
33	BKS	<i>Herriza</i>	220	2	2	3	4,8	3,4	13,0	149	15	11	0,4	91,0	0,0
34	TGA	<i>Alcornocal - ESC</i>	200	1	2	3	5,1	2,3	9,5	149	3	24	1,0	82,0	48,3
35	TGB	<i>Alcornocal - ESC</i>	210	2	3	3	5,6	0,7	3,2	108	2	18	0,5	75,8	0,0
36	CCA	<i>Herriza africana</i>	6	2	2	3	5,0	1,6	2,8	208	6	18	0,5	59,0	10,2
37	SPB	<i>Alcornocal - ESC</i>	35	2	2	3	5,3	2,3	7,0	91	3	20	0,3	65,5	0,0
38	SPL	<i>Coscojar</i>	140	1	1	3	5,5	2,5	4,2	216	3	12	2,0	57,0	0,0
39	JMA	<i>Alcornocal - EAR</i>	400	2	2	2	4,9	5,0	24,5	282	8	19	1,9	91,4	41,3
40	JMA	<i>Alcornocal - EAR</i>	300	1	1	2	5,5	6,6	11,9	191	6	16	2,3	73,4	114,1
41	JMA	<i>Alcornocal - EAR</i>	380	2	2	2	5,2	3,4	4,9	232	6	17	1,3	91,3	11,4
42	TGB	<i>Brezal de E. multiflora</i>	50	2	2	3	5,8	1,4	6,0	149	2	15	0,3	82,5	0,0
43	LAA	<i>Alcornocal - EAR</i>	150	1	2	2	5,7	1,5	7,4	83	2	15	1,0	66,4	78,4
44	JHM	<i>Herriza africana</i>	45	2	2	3	5,6	3,8	13,0	149	2	9	0,8	88,5	0,0
45	BIB	<i>Alcornocal - EAR</i>	30	1	3	3	5,7	3,2	4,2	282	2	16	1,1	82,9	0,0
46	ANA	<i>Herriza africana</i>	45	1	2	3	6,3	2,7	4,9	166	2	12	0,3	66,3	28,4
47	CHA	<i>Alcornocal - EAR</i>	325	2	2	2	5,8	2,5	13,3	166	4	15	1,2	84,1	52,1
48	MZB	<i>Herriza africana</i>	770	2	2	3	4,9	2,8	18,6	125	80	6	0,8	81,6	0,0
49	TAB	<i>Herriza africana</i>	460	1	3	2	4,8	2,2	7,7	66	74	6	0,8	73,5	0,0
50	SOB	<i>Herriza africana</i>	1080	2	1	3	5,1	2,0	8,1	83	6	6	1,2	82,9	0,0
51	SOB	<i>Herriza africana</i>	1050	1	3	2	4,9	2,5	3,5	116	110	10	1,3	88,7	0,0
52	KKA	<i>Alcornocal - EAR</i>	130	2	1	2	4,8	2,4	7,4	66	56	14	2,5	81,2	39,0
53	JBQ	<i>Alcornocal - EAR</i>	1000	1	1	2	4,8	5,9	16,8	149	14	11	2,5	73,2	57,1
54	JBA	<i>Alcornocal - EAR</i>	800	1	3	2	4,8	6,0	23,5	216	24	13	2,5	58,5	88,7
55	JBB	<i>Herriza africana</i>	700	2	3	3	5,0	3,3	6,3	75	20	7	0,6	86,9	0,0
56	BAA	<i>Alcornocal - EAR</i>	500	2	3	3	5,1	3,5	18,6	149	8	12	1,5	67,0	60,7
57	CHA	<i>Alcornocal - EAR</i>	500	1	3	2	5,4	5,5	13,0	191	4	13	2,0	87,3	64,1
58	BBB	<i>Herriza</i>	1200	2	3	2	5,1	4,8	6,3	166	72	10	0,8	88,6	0,0
59	JBE	<i>Coscojar</i>	170	2	3	3	6,3	3,1	2,5	257	2	12	0,7	79,8	0,0
60	ICA	<i>Herriza africana</i>	250	2	3	3	5,1	2,5	9,1	149	24	10	1,3	63,8	24,1
61	KSL	<i>Coscojar</i>	15	3	3	3	6,3	1,8	2,8	282	2	10	0,5	79,0	0,0
62	JBB	<i>Herriza</i>	850	1	3	2	4,9	4,4	6,3	100	120	15	1,0	94,7	0,0
63	TZA	<i>Alcornocal - EAR</i>	500	1	1	2	5,3	5,8	4,2	216	6	8	2,0	67,8	73,3

Apéndice II. Distribución de la subfamilia Ericoideae en las unidades geográficas de Europa y la Cuenca Mediterránea.

Especies	Lu	Hs	Bl	Ga	Co	Sa	Me	Si	It	Au	Be	Br	Cz	Da	Fa	Fe	Ge	Hb	He	Ho	Hu	Is	No	Po	Rm	RN	RB	RC	RW
<i>Bruckenthalia spiculifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Calluna vulgaris</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cassiope hypnoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>Cassiope tetragona</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Erica andevalensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica arborea</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica australis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica bocquetii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica ciliaris</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica cinerea</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Erica herbacea</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica rigida</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica lusitana</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica mackaiana</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica manipuliflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica multiflora</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica scoparia</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica sicula</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica terminalis</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica tetralix</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Erica umbellata</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica vagans</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TOTAL	10	15	3	11	4	4	1	4	8	2	3	5	2	2	2	4	4	7	2	3	1	2	5	2	2	3	2	1	1

Apéndice II (continuación)

Especies	RE	Sb	Su	Ju	Al	Bu	RK	Gr	Cr	AE	Tu	An	Cy	LS	IJ	Sn	Eg	Li	Tn	Ag	Ma
<i>Bruckenthalia spiculifolia</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calluna vulgaris</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cassiope hypnoides</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cassiope tetragona</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica andevalensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica arborea</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Erica australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Erica bocquetii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica ciliaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Erica cinerea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Erica herbacea</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica erigena</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Erica lusitanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica mackaiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica manipuliflora</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Erica multiflora</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Erica scoparia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Erica sicula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Erica terminalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica tetralix</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica umbellata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Erica vagans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TOTAL	1	2	4	6	4	3	0	5	2	2	3	6	2	2	1	0	0	2	3	4	8

Apéndice III. Factores ambientales en las unidades geográficas consideradas para el análisis biogeográfico de la subfamilia Ericoideae. Los datos climáticos se han elaborado a partir de la información obtenida en Walter & Lieth (1967).

Variable	Lu	Hs	Bl	Ga	Co	Sa	Me	Si	It	Au	Be
Número de estaciones (W&L)	6	10	3	10	2	2	1	3	10	10	5
Latitud	39,4	40,0	39,4	47,0	42,0	39,6	35,5	37,3	42,0	47,0	51,3
Longitud	-8,0	-3,3	3,0	3,0	9,0	9,0	14,3	14,3	13,0	14,0	5,0
Area (miles de Km ²)	92,0	505,0	5,0	547,0	8,7	24,1	0,3	25,7	301,0	84,0	31,0
Temp. media anual	14,6	15,1	16,2	12,1	15,8	16	17,9	16,6	14,3	8,2	9
Precipitación media anual(mm)	799,0	692,0	548,0	766,0	612,0	516,0	498,0	664,7	804,6	823,3	898,6
Oscilación térmica intranual	2,2	2,4	2,0	2,2	2,0	2,0	2,0	2,3	3,1	3,4	2,0
Déficit hídrico(n° de meses)	3,2	3,2	3,7	0,7	3,8	3,8	5,0	4,0	2,3	0,0	0,0
n(a) (n° meses t.min.abs.<0°C)	3,2	4,2	4,0	7,7	3,5	3,0	?	1,5	5,5	?	7,8
n(b) (n° meses t.min.med.<0°C)	0,0	0,3	0,0	0,7	0,0	0,0	?	0,0	0,0	?	1,4
tm (t.med.min. mmf)	7,5	5,3	7,3	2,4	5,3	5,9	?	6,3	3,2	?	-0,6
ta (t.min.abs. mmf)	-4,2	-5,3	-4,0	-16,8	-12,5	-3,7	?	-0,9	-8,7	?	-20,9
LA (miles de Km)	0,8	1,1	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1
LC (miles de Km)	0,0	1,3	0,6	0,5	0,4	0,7	0,1	0,8	2,6	0,0	0,0

Variable	Br	Cz	Da	Fa	Fe	Ge	Hb	He	Ho	Hu	Is
Número de estaciones (W&L)	10	6	6	1	10	10	6	9	6	5	5
Latitud	55,0	49,0	55,3	62,0	65,1	50,6	53,0	46,3	52,0	47,0	65,0
Longitud	-3,0	17,0	9,0	-7,0	15,0	11,2	-8,0	8,0	5,3	19,0	-19,0
Area (miles de Km ²)	245,0	128,0	43,0	1,4	337,0	357,0	70,0	41,0	41,0	93,0	70,0
Temp. media anual	9,2	8,9	7,9	6,3	1,5	8,8	9,6	7,1	9,2	10,2	2,9
Precipitación media anual (mm)	883,1	602,7	661,5	453,0	560,9	670,9	1066,3	1168,4	693,3	664,4	1080,6
Oscilación térmica intranual	1,6	3,8	2,5	1,0	4,8	3,1	1,2	3,2	2,0	3,8	2,2
Déficit hídrico(n° de meses)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
n(a) (n° meses t.min.abs.<0°C)	8,4	?	8,6	?	11,3	8,9	8,4	8,4	7,8	8,4	?
n(b) (n° meses t.min.med.<0°C)	0,4	?	3,2	?	6,2	3,3	0,0	3,6	1,3	3,2	?
tm (t.med.min. mmf)	1,2	?	-1,9	?	?	-2,8	2,8	-4,3	-0,1	-5,2	?
ta (t.min.abs. mmf)	-14,4	?	-21,0	?	-39,7	-26,0	-11,7	-21,6	-19,2	-27,9	?
LA (miles de Km)	3,6	0,0	0,4	0,3	0,0	0,2	1,5	0,0	0,4	0,0	1,9
LC (miles de Km)	0,0	0,0	0,6	0,0	1,2	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Variable	No	Po	Rm	RN	RB	RC	RW	RE	Sb	Su	Ju
Número de estaciones (W&L)	10	10	6	10	6	10	9	10	3	10	10
Latitud	62,2	52,0	46,0	63,6	55,5	59,3	50,3	55,3		61,0	44,0
Longitud	10,3	20,0	25,0	54,0	26,3	40,0	30,3	49,3		15,0	20,0
Area (miles de Km ²)	324,0	313,0	238,0	1500,0	230,0	1900,0	350,0	650,0	30,0	450,0	256,0
Temp. media anual	2,0	7,3	10,9	-2,4	4,9	2,6	7,8	5,6	-6,4	3,0	11,3
Precipitación media anual(mm)	716,1	727,9	542,3	376,1	585,2	488,8	465,3	398,0	349,0	536,4	1044,2
Oscilación térmica intranual	3,5	3,6	4,2	5,5	4,2	5,6	4,6	5,7	3,7	4,2	3,5
Déficit hídrico(n° de meses)	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,7	2,0	0,0	0,0	0,9
n(a) (n° meses t.min.abs.<0°C)	10,9	9,0	?	11,4	9,3	9,8	9,0	9,4	?	11,2	7,8
n(b) (n° meses t.min.med.<0°C)	5,4	3,8	?	7,4	5,3	6,3	4,7	5,4	?	5,2	3,0
tm (t.med.min. mmf)	-9,0	-4,0	?	-18,8	-9,5	-15,6	-9,1	-14,0	-24,4	-13,8	6,6
ta (t.min.abs. mmf)	-31,0	-26,4	-19,6	-45,1	-31,8	-39,2	-30,6	-36,5	-49,4	-38,1	-19,4
LA (miles de Km)	2,2	0,0	0,0	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0
LC (miles de Km)	0,4	0,5	0,2	1,2	1,0	0,0	0,6	0,2	0,0	2,0	0,7

Apéndice III (continuación).

Variable	Al	Bu	Gr	Cr	AE	Tu	An	Cy	LS	IJ	Li
Número de estaciones (W&L)	5	5	8	3	4	6	9	5	9	6	8
Latitud	41,0	42,4	40,0	35,2	36,4	41,2	39,0	35,0	35,0	31,3	28,3
Longitud	20,0	25,3	23,0	25,0	27,0	27,3	36,0	33,0	38,0	35,3	17,3
Area (miles de Km ²)	29,0	111,0	132,0	8,3	4,0	25,0	755,0	9,3	195,0	119,0	1760,0
Temp. media anual	14,8	11,4	15,7	17,1	18,0	13,3	14,9	19,5	18,2	18,7	21,3
Precipitación media anual(mm)	1086,6	614,8	668,5	788,0	540,3	585,2	755,2	444,6	374,4	408,2	139,0
Oscilación térmica intranual	2,6	3,6	3,3	2,0	2,5	3,2	3,3	2,8	4,0	2,5	2,9
Déficit hídrico(n° de meses)	2,3	0,8	3,7	5,3	6,0	3,9	3,9	7,0	7,2	7,6	10,4
n(a) (n° meses t.min.abs.<0°C)	?	?	5,5	2,7	3,3	6,7	6,0	4,0	5,3	3,2	1,5
n(b) (n° meses t.min.med.<0°C)	?	?	?	?	?	1,0	1,0	0,0	0,1	0,0	0,0
tm (t.med.min. mmf)	?	?	?	?	?	-0,1	1,6	5,9	2,4	5,9	5,8
ta (t.min.abs. mmf)	-3,2	-13,9	?	?	?	-17,4	-10,1	-3,7	-11,0	-6,0	-2,9
LA (miles de Km)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
LC (miles de Km)	0,3	0,2	1,6	0,7	0,5	0,4	2,8	0,6	0,5	0,2	1,7

Variable	Tn	Ag	Ma
Número de estaciones (W&L)	8	9	10
Latitud	33,3	30,1	32,0
Longitud	9,1	3,1	-5,5
Area (miles de Km ²)	164,0	2382,0	447,0
Temp. media anual	18,3	19,3	17,5
Precipitación media anual(mm)	358,0	263,0	548,1
Oscilación térmica intranual	2,9	3,1	2,4
Déficit hídrico(n° de meses)	7,4	8,3	6,2
n(a) (n° meses t.min.abs.<0°C)	3,5	2,8	2,6
n(b) (n° meses t.min.med.<0°C)	0,0	0,3	0,1
tm (t.med.min. mmf)	5,0	5,0	5,3
ta (t.min.abs. mmf)	-4,1	-2,8	-2,8
LA (miles de Km)	0,0	0,0	1,1
LC (miles de Km)	0,9	0,9	0,5

Apéndice IV. Matriz biológica de la subfamilia Ericoideae de Europa y Cuenca Mediterránea (véase capítulo 3).

Especies	Altura (m)	Longitud corola (mm)	Color corola	Estambres exertos	Hoja revoluta	Hoja imbricada	Hoja ciliada	Hojas y ramas pubescentes	Acidofilia	Encharcamiento
<i>Bruckenthalia spiculifolia</i>	0,15	3,00	3	0	0	0	1	0	2	0
<i>Calluna vulgaris</i>	0,50	3,50	2	0	0	1	0	0	2	0
<i>Cassiope hypnoides</i>	0,10	4,50	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Cassiope tetragona</i>	0,20	7,50	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Erica andevalensis</i>	1,00	5,50	3	0	0	0	1	0	2	1
<i>Erica arborea</i>	3,50	3,25	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>Erica australis</i>	2,00	7,50	2	1	1	0	0	0	2	0
<i>Erica bocquetii</i>	0,25	6,00	3	0	1	0	0	1	0	0
<i>Erica ciliaris</i>	0,65	10	3	0	0	0	1	0	2	1
<i>Erica cinerea</i>	0,45	5,50	3	0	1	0	0	0	2	0
<i>Erica herbacea</i>	0,25	5,50	3	1	1	0	0	0	0	0
<i>Erica erigena</i>	2,50	5,50	2	1	1	0	0	0	2	1
<i>Erica lusitanica</i>	2,00	4,50	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Erica mackaiana</i>	0,40	6,00	3	0	0	0	0	0	2	1
<i>Erica manipuliflora</i>	0,75	3,30	2	1	1	0	0	0	1	0
<i>Erica multiflora</i>	0,80	4,50	2	1	1	0	0	0	0	0
<i>Erica scoparia</i>	3,50	2,75	0	0	1	0	0	0	2	0
<i>Erica sicula</i>	0,35	7,50	2	0	1	0	0	1	0	0
<i>Erica terminalis</i>	1,75	6,00	2	0	1	0	0	0	1	1
<i>Erica tetralix</i>	0,45	7,00	2	0	0	0	1	0	2	1
<i>Erica umbellata</i>	0,50	4,25	3	1	1	0	0	0	2	0
<i>Erica vagans</i>	0,60	3,00	1	0	1	0	0	0	2	0

Apéndice V. Presencia-ausencia y número de especies leñosas en 0,1 Ha en cuatro ejemplos de comunidades del área de estudio

Especies	Tipo corológico	Brezal	Alcornocal	Quejigar	Coscojar
<i>Pinus pinaster</i>	MEU	1	1	0	0
<i>Quercus coccifera</i>	CME	0	1	0	1
<i>Quercus suber</i>	WME	1	1	1	0
<i>Quercus lusitanica</i>	INA	1	1	0	0
<i>Quercus canariensis</i>	WME	0	0	1	0
<i>Cistus crispus</i>	WME	1	1	0	0
<i>Cistus albidus</i>	WME	0	0	0	1
<i>Cistus populifolius</i> subsp. <i>major</i>	INA	1	0	0	0
<i>Cistus salvifolius</i>	CME	1	1	1	1
<i>Cistus ladanifer</i>	MEU	1	0	0	0
<i>Cistus monspeliensis</i>	CME	0	0	0	1
<i>Halimium alyssoides</i> subsp. <i>lasianthum</i>	SIT	1	0	0	0
<i>Fumana thymifolia</i>	CME	0	0	0	1
<i>Erica australis</i>	INA	1	1	0	0
<i>Erica arborea</i>	MAC	0	1	1	1
<i>Erica umbellata</i>	INA	1	0	0	0
<i>Erica scoparia</i> subsp. <i>scoparia</i>	WME	1	1	0	1
<i>Calluna vulgaris</i>	MEU	1	1	0	0
<i>Arbutus unedo</i>	MEU	1	1	1	1
<i>Rubus ulmifolius</i>	MEU	0	0	1	0
<i>Crataegus monogyna</i> subsp. <i>brevispina</i>	WME	0	1	1	0
<i>Dorycnium hirsutum</i>	CME	0	0	0	1
<i>Anthyllis cytisoides</i>	WME	0	0	0	1
<i>G. triacanthos</i>	SIT	1	1	1	0
<i>G. tridens</i>	SIT	1	0	0	0
<i>G. monspessulana</i>	MAC	0	0	1	0
<i>Stauracanthus boivinii</i>	GIB	1	1	0	0
<i>Ulex borgiae</i>	GIB	0	1	1	0
<i>Ulex baeticus</i> subsp. <i>scaber</i>	GIB	0	0	0	1
<i>Calicotome villosa</i>	CME	0	1	0	0
<i>Adenocarpus telonensis</i>	WME	1	0	0	0
<i>Cytisus baeticus</i>	SIT	0	0	1	0
<i>Ceratonia siliqua</i>	CME	0	0	0	1
<i>Daphne gnidium</i>	CME	1	1	1	1
<i>Thymelaea villosa</i>	SIT	1	1	0	0
<i>Myrtus communis</i>	CME	0	1	0	1
<i>Rhamnus lycioides</i> subsp. <i>oleoides</i>	WME	0	0	0	1
<i>Ilex aquifolium</i>	MEU	0	0	1	0
<i>Pistacia lentiscus</i>	CME	0	1	0	1
<i>Hedera helix</i>	MEU	0	0	1	0
<i>Bupleurum foliosum</i>	GIB	1	0	0	0
<i>Nerium oleander</i>	CME	0	0	1	0
<i>Lithodora prostrata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	INA	0	1	0	0
<i>Phlomis purpurea</i>	WME	0	1	0	1
<i>Thymus baeticus</i>	SIT	0	0	0	1
<i>Satureja salzmännii</i>	GIB	1	0	0	0
<i>Calamintha sylvatica</i>	WME	0	1	1	0
<i>Lavandula stoechas</i>	CME	1	1	0	0
<i>Teucrium fruticans</i>	WME	1	1	0	1
<i>Olea europaea</i>	CME	0	1	0	1
<i>Phillyrea angustifolia</i>	CME	0	0	0	1
<i>Phillyrea latifolia</i>	CME	1	1	1	1
<i>Globularia alypum</i>	CME	0	0	0	1
<i>Lonicera periclymenum</i> subsp. <i>hispanica</i>	INA	0	0	1	0
<i>Lonicera implexa</i>	MAC	0	1	0	0
<i>Staezelina dubia</i>	WME	0	0	0	1
<i>Chamaerops humilis</i>	CME	0	0	0	1
<i>Asparagus aphyllus</i>	WME	0	1	0	0
<i>Ruscus aculeatus</i>	MEU	0	0	1	0
<i>Smilax aspera</i>	CME	0	1	1	1
RIQUEZA DE ESPECIES		24	30	20	26

Apéndice VI. Valores de frecuencia y riqueza de especies herbáceas (P, perenne; A, anual) en cuatro ejemplos de comunidades del Estrecho de Gibraltar (parcelas de 0,1 Ha). Se indican los tipos corológicos y valores de singularidad taxonómica de los taxones.

Especies		Brezal	Alcornocal	Quejigar	Coscojar	Tipos corolg.	Div. Tax. R. Est.
PTERIDÓFITOS (HELECHOS)							
<i>Selaginella denticulata</i>	(P)	0	0	4	0	MAC	1
<i>Polypodium cambricum</i>	(P)	0	1	2	0	CME	3
<i>Pteridium aquilinum</i>	(P)	0	0	4	0	MEU	1
<i>Asplenium billotii</i>	(P)	1	0	9	0	MAC	12
<i>A. onopteris</i>	(P)	0	0	5	0	MAC	12
ESPERMATÓFITOS							
<i>Aristolochia paucinervis</i>	(P)	0	0	17	0	MAC	3
<i>Ranunculus ficaria</i> subsp. <i>ficariiformis</i>	(P)	0	0	16	0	CME	18
<i>R. bullatus</i>	(P)	0	0	28	0	CME	18
<i>R. paludosus</i>	(P)	2	9	2	0	MEU	18
<i>R. bulbosus</i> subsp. <i>ascendens</i>	(P)	0	4	0	0	SIT	18
<i>Anemone palmata</i>	(P)	0	10	0	0	WME	2
<i>Arenaria montana</i> subsp. <i>montana</i>	(P)	0	0	1	0	WME	4
<i>Moehringia pentandra</i>	(A)	0	0	3	0	WME	2
<i>Stellaria palida</i>	(A)	0	0	4	0	MEU	1
<i>Silene latifolia</i> subsp. <i>latifolia</i>	(P)	0	0	1	0	WME	31
<i>Tuberaria lignosa</i>	(P)	3	2	0	0	WME	4
<i>T. guttata</i>	(A)	0	6	0	0	WME	4
<i>Biscutella baetica</i>	(A)	0	1	0	0	SIT	5
<i>Lepidium hirtum</i> subsp. <i>calycotrychum</i>	(P)	0	0	0	1	INA	2
<i>Asterolinon linum-stellatum</i>	(A)	1	9	0	0	MEU	1
<i>Anagallis arvensis</i>	(A)	0	6	0	1	MEU	4
<i>Umbilicus rupestris</i>	(P)	0	0	12	0	MAC	7
<i>Sedum sediforme</i>	(P)	0	0	0	1	CME	3
<i>Sanguisorba minor</i> subsp. <i>magnolii</i>	(P)	3	8	0	5	MAC	2
<i>Lathyrus cicera</i>	(A)	0	1	0	0	CME	8
<i>Lotus subbiflorus</i>	(A)	1	5	0	0	MAC	7
<i>Ornithopus pinnatus</i>	(A)	0	1	0	3	MAC	3
<i>Scorpiurus muricatus</i>	(A)	0	1	0	0	WME	3
<i>Trifolium campestre</i>	(A)	0	1	0	0	MEU	16
<i>T. glomeratum</i>	(A)	0	3	0	0	MEU	16
<i>T. ligusticum</i>	(A)	0	3	0	0	MEU	16
<i>Argyrolobium zanonii</i>	(P)	0	0	0	1	MEU	1
<i>Ononis viscosa</i> subsp. <i>subcordata</i>	(A)	0	0	0	1	INA	21
<i>Cytinus hypocistis</i> subsp. <i>macranthus</i>	(P)	0	1	0	0	INA	1
<i>Linum tenue</i> subsp. <i>tenue</i>	(A)	0	1	0	0	INA	9
<i>Radiola linoides</i>	(A)	1	1	0	0	MAC	1
<i>Polygala baetica</i>	(P)	1	0	0	0	INA	5
<i>P. microphylla</i>	(P)	7	0	0	0	INA	5
<i>Geranium colombinum</i>	(A)	0	0	2	0	CME	7
<i>G. purpureum</i>	(P)	0	0	6	0	MAC	7
<i>Eryngium dilatatum</i>	(P)	0	4	0	0	INA	8
<i>Oenanthe globulosa</i>	(P)	0	0	1	0	WME	4
<i>O. pimpinelloides</i>	(P)	0	0	2	0	CME	4
<i>Elaeoselinum asclepium</i> subsp. <i>millefolium</i>	(P)	0	0	1	0	G	1

Apéndice VI (continuación).

Especies		Brezal	Alcornocal	Quejigar	Coscojar	Tipos corolg.	Div. Tax. R. Est.
<i>Umbelífera</i> (cf. <i>Bupleurum</i>)	(P)	2	0	0	0	-	-
<i>Umbelífera</i> (cf. <i>Conium</i>)	(P)	1	0	0	0	-	-
<i>Cicendia filiformis</i>	(A)	0	1	0	0	MEU	1
<i>Centaureum erythraea</i> subsp. <i>erythraea</i>	(A)	0	2	0	4	MAC	4
<i>C. maritimum</i>	(A)	1	3	0	0	MAC	4
<i>Vinca difformis</i>	(P)	0	1	10	0	WME	1
<i>Lamium flexuosum</i>	(P)	0	0	2	0	WME	2
<i>Ajuga chamaepitys</i>	(A)	0	0	0	2	MEU	1
<i>Teucrium scorodonia</i> subsp. <i>baeticum</i>	(P)	2	1	0	0	SIT	8
<i>Scrophularia laevigata</i>	(P)	0	0	12	0	SIT	8
<i>Digitalis purpurea</i> subsp. <i>bocquetii</i>	(P)	0	0	7	0	G	1
<i>Pedicularis sylvatica</i> subsp. <i>lusitanica</i>	(A)	9	0	0	0	INA	1
<i>Sherardia arvensis</i>	(A)	0	0	0	1	MEU	1
<i>Galium scabrum</i>	(P)	0	0	6	0	MAC	15
<i>G. broterianum</i>	(P)	0	0	5	0	SIT	15
<i>G. boissieranum</i>	(P)	0	0	0	7	SIT	15
<i>G. murale</i>	(A)	0	1	0	0	MAC	15
<i>G. divaricatum</i>	(A)	0	8	0	0	MEU	15
<i>G. spurium</i>	(A)	7	7	3	0	MEU	15
<i>Rubia peregrina</i>	(P)	7	5	29	2	MAC	2
<i>R. agostinhoi</i>	(P)	1	0	3	0	MAC	2
<i>Centranthus macrosiphon</i>	(A)	0	0	1	0	INA	3
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	(P)	0	1	0	0	CME	4
<i>Bellis sylvestris</i>	(P)	14	12	4	2	CME	4
<i>B. rotundifolia</i>	(P)	4	5	0	0	SIT	4
<i>Pulicaria odora</i>	(P)	8	31	0	3	CME	3
<i>Logfia gallica</i>	(A)	1	3	0	0	MAC	1
<i>Senecio lopezii</i>	(P)	0	0	2	0	SIT	10
<i>Aetheorhiza bulbosa</i> subsp. <i>bulbosa</i>	(P)	0	0	2	0	CME	1
<i>Leontodon longirostris</i>	(A)	0	1	0	0	MAC	5
<i>Tolpis barbata</i>	(A)	11	2	3	0	WME	2
<i>T. nemoralis</i>	(P)	0	0	1	0	G	2
<i>Picris echioides</i>	(P)	0	8	0	0	MAC	3
<i>Leuzea confifera</i>	(P)	0	0	0	1	WME	1
<i>Klasea alcalae</i>	(P)	21	2	0	0	G	2
<i>Carlina racemosa</i>	(A)	0	2	0	0	WME	3
<i>Juncus tenageia</i>	(A)	0	0	1	0	MEU	20
<i>Luzula forsteri</i> subsp. <i>baetica</i>	(P)	0	0	18	0	SIT	1
<i>Schoenus nigricans</i>	(P)	0	0	0	9	MEU	1
<i>Carex distachia</i>	(P)	0	0	1	0	CME	17
<i>C. depressa</i> subsp. <i>depressa</i>	(P)	7	19	0	0	WME	17
<i>C. divulsa</i>	(P)	10	4	13	0	MAC	17
<i>C. harellana</i>	(P)	0	0	0	32	CME	17
<i>Carex sp.</i>	-	9	20	9	8	-	-
<i>Poa trivialis</i> subsp. <i>trivialis</i>	(P)	0	0	1	0	MAC	7
<i>Festuca arundinacea</i> subsp. <i>atlantigena</i>	(P)	2	1	0	0	WME	8
<i>Vulpia myuros</i> subsp. <i>myuros</i>	(A)	0	1	0	0	MEU	5
<i>Dactylis glomerata</i>	(P)	0	1	16	1	CME	1

Apéndice VI (continuación).

Especies		Brezal	Alcornocal	Quejigar	Coscojar	Tipos corolg.	Div. Tax. R. Est.
<i>Briza maxima</i>	(A)	0	4	0	0	MAC	2
<i>Cynosurus elegans</i>	(A)	0	0	8	0	MAC	2
<i>Arrhenatherum album</i>	(P)	0	2	14	0	CME	1
<i>Pseudoarrhenatherum longifolium</i>	(P)	5	1	0	0	MEU	1
<i>Avenula sulcata</i> subsp. <i>occidentalis</i>	(P)	8	6	0	0	SIT	3
<i>Aira caryophylla</i> subsp. <i>uniaristata</i>	(A)	19	1	0	0	INA	4
<i>Airopsis tenella</i>	(A)	1	0	0	0	WME	1
<i>Holcus lanatus</i>	(P)	8	1	9	0	MEU	4
<i>H. grandiflorus</i>	(P)	0	3	10	0	G	4
<i>Agrostis curtisii</i>	(P)	14	1	0	1	MEU	7
<i>A. stolonifera</i>	(P)	3	30	8	33	MEU	7
<i>A. castellana</i>	(P)	9	1	0	0	MAC	7
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	(P)	0	1	0	0	WME	5
<i>B. retusum</i>	(P)	0	1	0	0	CME	5
<i>B. gaditanum</i>	(P)	0	0	13	0	G	5
<i>B. distachyon</i>	(A)	0	1	0	0	MAC	5
<i>Stipa tenacissima</i>	(P)	0	0	0	2	INA	4
<i>Stipa</i> sp.	(P)	1	1	0	0	-	-
Gramínea (cf. <i>Setaria</i>)	(A)	1	0	0	0	-	-
<i>Hyparrhenia hirta</i>	(P)	0	0	0	1	MAC	2
<i>Danthonia decumbens</i>	(P)	0	1	0	0	MEU	1
Gramínea lígula membranosa	(A)	0	0	0	1	-	-
<i>Asphodelus albus</i>	(P)	0	3	6	0	MEU	4
<i>Simethis planifolia</i>	(P)	9	0	0	0	MEU	1
<i>Aphyllantes monspeliensis</i>	(P)	0	0	0	2	WME	1
Monocot. geóf. (cf. <i>Merendera</i>)	(P)	0	0	0	1	-	-
<i>Colchicum lusitanum</i>	(P)	0	2	2	0	WME	1
<i>Ornithogallum ortophyllum</i> subsp. <i>baeticum</i>	(P)	0	0	1	0	WME	6
<i>Urginea maritima</i>	(P)	0	10	0	0	MAC	1
<i>Scilla monophyllos</i>	(P)	26	2	0	4	SIT	8
<i>Allium scorzonerifolium</i>	(P)	0	0	6	0	INA	12
<i>A. triquetrum</i>	(P)	0	1	6	0	MAC	12
<i>A. pallens</i> subsp. <i>pallens</i>	(P)	0	0	3	0	MEU	12
<i>Romulea bulbocodium</i>	(P)	1	0	0	0	CME	5
<i>Gladiolus illyricus</i>	(P)	1	0	0	0	MEU	3
<i>Cephalanthera longifolia</i>	(P)	0	1	0	0	MEU	1
<i>Epipactis helleborine</i>	(P)	3	0	0	0	MEU	1
RIQUEZA DE ESPECIES		41	66	52	26		

Apéndice VII. Presencia ausencia y riqueza de especies criptógamas en 0,1 Ha en cuatro ejemplos de comunidades.

	Brezal	Alcornocal	Quejigar	Coscojar
ALGAS				
<i>Pleurococcus sp.</i>	0	0	1	0
LÍQUENES				
<i>Caloplaca halocarpa</i>	0	0	1	0
<i>Caloplaca sp.</i>	0	1	0	0
<i>Ceratria glauca</i>	0	0	1	0
<i>Cladonia chlorophaea</i>	1	1	0	0
<i>Cladonia foliacea</i>	0	1	0	0
<i>Cladonia mediterranea</i>	1	1	0	0
<i>Cladonia pityrea</i>	1	0	0	0
<i>Cladonia sp.</i>	1	0	0	0
<i>Collema sp.</i>	0	0	0	1
<i>Diplochis ocellatus</i>	1	0	0	0
<i>Hypogymnia physodes</i>	0	0	1	0
<i>Lecanora carpinea</i>	0	0	1	0
<i>Lecanora conizaeoides</i>	0	1	0	0
<i>Lecanora corticicola</i>	0	1	0	0
<i>Lecanora sp. 1</i>	1	0	0	0
<i>Lecanora sp. 2</i>	0	1	0	0
<i>Lecanora strobilina</i>	0	0	1	0
<i>Lecidea sp.</i>	1	1	1	1
<i>Lepraria sp.</i>	1	0	0	0
<i>Parmelia caperata</i>	0	0	1	0
<i>Parmelia carporrhizans</i>	0	0	1	0
<i>Parmelia sp.</i>	1	0	0	0
<i>Parmelia tinatina</i>	1	0	0	0
<i>Parmetia crinita</i>	0	1	1	0
<i>Peltigera sp.</i>	1	0	0	0
<i>Pertusaria coccodes</i>	0	0	1	0
<i>Pertusaria hymenea</i>	0	0	1	0
<i>Pertusaria sp.</i>	0	1	0	0
<i>Physcia aipolia</i>	0	0	1	0
<i>Physcia stellaris</i>	0	0	1	0
<i>Plastismatia glauca</i>	0	1	0	0
<i>Platismatia sp.</i>	0	1	0	0
<i>Pseudoparmelia soledians</i>	0	1	0	0
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	1	0	0	0
<i>Usnea sp.</i>	0	1	0	0
BRIÓFITOS				
<i>Bryum canariensis</i>	0	1	1	0
<i>Dicranella heteromalla</i>	1	1	1	1
<i>Fassambronia sp.</i>	0	1	0	0
<i>Frullania dilatata</i>	1	1	1	0
<i>Frullania higrometrica</i>	1	0	0	0
<i>Homalothecium sericeum</i>	0	1	1	0
<i>Hypnum ceresium</i>	0	1	0	0
<i>Hypnum cupressiforme</i>	1	1	0	0
<i>Metzgeria sp.</i>	0	1	0	0
<i>O. Briales</i>	1	0	0	0
<i>O. Jungermaniales</i>	1	0	0	0
<i>Ortotrichum sp.</i>	0	1	0	0
<i>Polytrichum sp.</i>	1	0	0	0
<i>Tortula muralis</i>	1	0	0	0
RIQUEZA DE ESPECIES	20	23	18	3

Apéndice VIII. Caracterización de las especies leñosas inventariadas en las herrizas según su estrategia de regeneración. R, rebrotadoras; S, semilleras; I, indeterminada o indiferenciada. En las especies que no se ha indicado la fuente se ha propuesto la estrategia según la más frecuente en los géneros a que pertenecen.

ESPECIE	ESTRATEGIA	FUENTES
<i>Quercus suber</i>	R	Pérez Latorre 1993
<i>Quercus lusitanica</i>	R	Este estudio
<i>Quercus canariensis</i>	R	Pérez Latorre 1993
<i>Cistus crispus</i>	S	Pérez Latorre 1993
<i>Cistus populifolius</i> subsp. <i>major</i>	S	Este estudio
<i>Cistus salvifolius</i>	S	Pérez Latorre 1993; este estudio
<i>Cistus monspeliensis</i>	S	
<i>Halimium alyssoides</i> subsp. <i>lasianthum</i>	S	
<i>Halimium halimifolium</i>	S	Martín 1982
<i>Erica australis</i>	R	Este estudio
<i>Erica arborea</i>	R	Mesleard 1987; Pérez Latorre, 1993
<i>Erica umbellata</i>	R	Casal 1982
<i>Erica scoparia</i> subsp. <i>scoparia</i>	R	Este estudio
<i>Calluna vulgaris</i>	S	Este estudio
<i>Arbutus unedo</i>	R	Mesleard 1987; este estudio
<i>Genista triacanthos</i>	S	Este estudio
<i>G. tridens</i>	S	Este estudio
<i>G. tridentata</i>	R	Este estudio
<i>Stauracanthus boivinii</i>	R	Este estudio
<i>Ulex borgiae</i>	R	Observación personal
<i>Daphne gnidium</i>	R	Pérez Latorre 1993; este estudio
<i>Thymelaea villosa</i>	I	Este estudio
<i>Pistacia lentiscus</i>	R	Pérez Latorre 1993
<i>Bupleurum foliosum</i>	I	Este estudio
<i>Lithodora prostrata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	R	Este estudio
<i>Thymus riatarum</i>	S	
<i>Satureja salzmanii</i>	S	Este estudio
<i>Lavandula stoechas</i>	S	Este estudio
<i>Teucrium fruticans</i>	R	Pérez Latorre 1993; este estudio

Apéndice IX. Valores de frecuencia de especies herbáceas inventariadas en el brezal quemado en los tres ciclos de regeneración.

Especies	CICLO I	CICLO II	CICLO III
<i>Ranunculus bulbosus</i> subsp. <i>ascendens</i>	0	0	1
<i>Tuberaria lignosa</i>	16	24	24
<i>Tuberaria guttata</i>	0	2	0
<i>Moehringia pentandra</i>	0	2	0
<i>Silene gaditana</i>	4	9	0
<i>Biscutella baetica</i>	6	11	1
<i>B. microcarpa</i>	0	3	0
<i>Reseda media</i>	24	44	14
<i>Lotus subbiflorus</i>	8	6	1
<i>Radiola linoides</i>	0	2	0
<i>Polygala baetica</i>	0	7	9
<i>Polygala microphylla</i>	0	11	5
<i>Conopodium capillifolium</i>	0	6	2
<i>Daucus carota</i>	15	3	0
<i>Centaureum erythraea</i>	0	7	27
<i>C. maritimum</i>	0	2	4
<i>Stachys officinalis</i>	36	37	41
<i>Teucrium scorodonia</i> subsp. <i>baeticum</i>	0	4	10
<i>Linaria spartea</i>	34	40	15
<i>Jasione montana</i>	0	1	1
<i>Rubia peregrina</i>	8	12	14
<i>Bellis sylvestris</i>	0	2	0
<i>B. rotundifolia</i>	39	49	49
<i>Pulicaria odora</i>	5	6	6
<i>Logfia gallica</i>	5	28	38
<i>Andryala integrifolia</i>	0	5	8
<i>Tolpis barbata</i>	0	0	24
<i>Tragopogon hybridus</i>	0	1	0
<i>Klasea alcalae</i>	28	37	41
<i>Carlina racemosa</i>	1	14	29
<i>Luzula forsteri</i> subsp. <i>baetica</i>	0	12	0
<i>Carex</i> sp	0	17	25
<i>Festuca paniculata</i>	3	42	7
<i>Pseudoarrhenatherum longifolium</i>	0	36	46
<i>Avenula sulcata</i> subsp. <i>gaditana</i>	0	14	29
<i>Aira caryophyllea</i> subsp. <i>uniaristata</i>	44	50	50
<i>Holcus lanatus</i>	9	12	11
<i>H. grandiflorus</i>	0	19	25
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	8
<i>A. curtisii</i>	0	4	6
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	25	27	10
<i>B. gaditanum</i>	34	13	24
<i>Danthonia decumbens</i>	0	0	1
<i>Asphodelus aestivus</i>	21	24	22
<i>Simethis planifolia</i>	37	37	35
<i>Urginea maritima</i>	2	4	6
<i>Scilla monophyllos</i>	5	44	34
<i>Allium triquetrum</i>	3	0	0
<i>Gladiolus illyricus</i>	0	0	3
<i>Crocus serotinus</i>	0	0	13
<i>Romulea bulbocodium</i>	0	5	3
<i>Monocot</i> (cf. Iridácea)	0	0	8

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Tribunal integrado por los abajo firmantes
en el día de la fecha, para juzgar la Tesis Doctoral de

D. Fernando Ojeda Cospe
titulada Ecología biológica, diversidad de la Sosa
del Estado de Gibraltar (Isla de España, N. de Marruecos)

acordó otorgarle la calificación de NOTO CON MÉRITO

Sevilla, 24 de Febrero 1995

El Vocal,

B. Valde

El Vocal,

Pedro Indur

El Vocal,

J. Calvo

El Presidente

[Signature]

El Secretario,

[Signature]

El Doctorado,

[Signature]



500584846

FBI E TD-309

584846