

RECLUTAMIENTO Y PERSISTENCIA DE LAS POBLACIONES DE OJARANZO ('RHODODENDRON PONTICUM' SUBSP. 'BAETICUM') EN EL PARQUE NATURAL LOS ALCORNOCALES

José A. Mejías / Cristina Andrés / Juan Arroyo / Antonio Rivas

Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla

Resumen

El ojaranzo (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*) es un taxon relictivo, vestigio de los bosques húmedos lauroides que se establecieron en gran parte de Europa durante el Terciario. En la actualidad, su distribución está limitada al P.N. Los Alcornocales y algunas áreas muy reducidas en el sur y centro de Portugal. Catalogada como "especie en peligro de extinción", su carácter relictivo se manifiesta en la escasez de reclutamiento de nuevos individuos a partir de semillas. La multiplicación vegetativa por acodo de ramas postradas y el rebrote parecen ser los mecanismos de persistencia en la región, aunque no permiten la expansión de las poblaciones. Se postula que la falta de reclutamiento por reproducción sexual tiene su origen en la escasez de microhábitats específicos donde la germinación y el establecimiento de plántulas tenga lugar de forma efectiva, siendo la falta de un suministro constante de agua el factor limitante de mayor importancia. Para comprobar esta hipótesis se han establecido parcelas experimentales en un canuto, dotadas de un sistema de riego automático temporalizado. En ellas se estudian la dependencia del suministro de agua para la germinación, el enraizamiento de estaquillas y el crecimiento de plantones. Los resultados preliminares muestran que la multiplicación por acodo y especialmente el crecimiento de los plantones pueden producirse en condiciones naturales, aunque parecen verse muy perjudicados por la sequía estival. Sin embargo, la germinación y el establecimiento de plántulas son dependientes de unas condiciones ambientales y de humedad edáfica muy raras en la región.

Palabras clave: Estrés hídrico, germinación, juveniles, multiplicación vegetativa, *Rhododendron ponticum*.

Introducción

De entre las especies relictas componentes de las comunidades vegetales del Parque Natural Los Alcornocales, ocupa un lugar muy destacado el ojaranzo (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*; véase Arroyo, Hampe y Mejías en este volumen). Esta importancia radica, sobre todo, en las características biogeográficas del taxón que representa de forma manifiesta tres niveles de rareza (Mejías, Arroyo y Marañón, 1994), pero también en el carácter emblemático que para el Parque constituye su atractiva floración. En la actualidad, la distribución natural de *Rhododendron ponticum* está restringida a tres áreas disjuntas en la Península Ibérica, la cuenca del mar Negro y Líbano (Cross, 1975, Chamberlain, 1982; Castroviejo y otros, 1993). Sin embargo, numerosos restos fósiles han puesto de manifiesto que *R. ponticum* estaba ampliamente distribuido por Europa durante el Terciario como componente de los bosques húmedos lauroides que ocuparon gran parte del continente en esta era (Cross, 1975; Mai, 1985). Las oscilaciones y cambios climáticos acaecidos durante la segunda mitad de la era Terciaria y el Pleistoceno, que supusieron el establecimiento del clima mediterráneo y la sucesión de las glaciaciones, (Rögl y Steininger, 1983; Suc, 1984) determinaron la desaparición masiva de estas formaciones vegetales (actualmente limitadas en pobre representación a las islas Canarias) y la extinción de la mayoría de sus especies componentes, con la excepción de algunos taxones como *R. ponticum*, que con carácter relictivo se encuentran restringidas en la actualidad a determinadas áreas o refugios. Uno de los refugios de *R. ponticum* está constituido por el lado norte de la región del estrecho de Gibraltar, que constituye el más extenso e importante enclave de la Península Ibérica. En esta región, el clima templado, las abundantes precipitaciones de origen orográfico y frecuentes nieblas han permitido la supervivencia de este taxón (Rivas Goday, 1968; Ojeda, Marañón y Arroyo, 1996), que forma parte de los bosques de ribera ("canutos") y también de algunas manchas de sotobosque en quejigares.

El carácter relictivo del ojaranzo en el Parque Natural Los Alcornocales se pone de manifiesto por su mecanismo de perpetuación en el área. Se trata de una planta auto-compatible (con flores que pueden ser fecundadas por el propio polen,) cuyas poblaciones producen abundantes semillas; sin embargo, la presencia de plántulas y, sobre todo, de individuos juveniles es muy reducida, siendo posible que la multiplicación vegetativa por acodo natural de ramas postradas constituya el mecanismo más importante de perpetuación de estas poblaciones en la actualidad (Garrido y Mejías, 2000; Mejías, Arroyo y Ojeda, en preparación). Por el contrario, *R. ponticum* es una agresiva planta invasora en las Islas Británicas y otras áreas de clima atlántico en Europa (Cross, 1975; 1981; Mitchell, Marrs y Auld, 1998) tras su introducción como ornamental durante el siglo XVIII (Cronk y Fuller, 1995). Curiosamente, la introducción se realizó con seguridad a partir de material del sur de España (Milne y Abbott, 2000), lo que denota que las diferencias en el comportamiento biológico de las poblaciones naturales e invasoras están determinadas por factores ambientales, más que por características genéticas. En definitiva, la baja eficiencia del proceso de reproducción sexual parece tener origen en la ausencia de microhábitats carentes de condiciones que permitan la germinación de las semillas y el establecimiento y desarrollo de las plántulas. De estas deficiencias, el estrés hídrico estacional propio del clima mediterráneo y sus prolongados períodos de sequía han sido postulados como el factor limitante más importante (Garrido y Mejías, 2000; Mejías, Arroyo y Ojeda, en preparación), estando esta hipótesis apoyada por la observación de muerte masiva de plántulas en poblaciones invasoras irlandesas durante algunos años especialmente secos (Cross, 1981). Por otro lado, se ha señalado la presencia reiterada de musgo y otros briófitos en los lugares de establecimiento de plántulas de *R. ponticum* (Cross, 1981) y otras especies del género (Kameyama, Nakagoshi y Nehira, 1999), observaciones que han sido constatadas por los presentes autores en el área de estudio. Este hecho se ha interpretado como resultado de la dependencia de las plántulas de pequeño tamaño de las condiciones determinadas por ciertas comunidades de briófitos, pero nunca se ha contrastado en que medida estas comunidades tamponan el efecto de los factores que limitan la germinación y el establecimiento de las plántulas en las poblaciones.

En el presente trabajo se exponen los primeros resultados obtenidos en el desarrollo de un experimento cuyos objetivos son establecer la dependencia del suministro hídrico en el reclutamiento de nuevos individuos a partir de semillas (individuos genotípicamente diferenciados) en las poblaciones, así como la importancia de las comunidades de briófitos como favorecedoras de dicho proceso. Igualmente, se analiza la capacidad de multiplicación vegetativa en adultos y la probabilidad de supervivencia de los individuos juveniles. Estos resultados no sólo van a permitir profundizar en la biología de las poblaciones relictas del ojaranzo del Parque Natural Los Alcornocales, sino que posiblemente permitan ajustar más adecuadamente los criterios de conservación y manejo de la especie, pudiendo ser de gran utilidad en los posibles proyectos de restauración de poblaciones y comunidades vegetales.

Material y Métodos

Se establecieron sendas parcelas de experimentación en dos enclaves de la Garganta de Enmedio de la Sierra del Aljibe, cuya puesta en marcha tuvo lugar el día 23 de marzo de 2001. Una de ellas está localizada en una isleta formada por aportes del arroyo, con cota muy cercana al nivel habitual del agua (sitio A), y la otra se estableció en un pequeño bosque asociado a un arroyo temporal alimentado por una fuente aguas arriba (sitio B). En ambos casos, el ojaranzo es abundante como componente de la vegetación, especialmente en el sitio A donde es la especie dominante. En cada sitio se establecieron cuatro parcelas de experimentación de 6 m² cada una, en dos de las cuales, seleccionadas al azar, se estableció un sistema de riego mediante difusores, alimentado por una toma localizada aguas arriba, y regulado por un programador automático de riego Aquauno Logica (Claber) de funcionamiento por batería. En las otras dos parcelas no se proporcionó aporte artificial de agua. De esta manera, en cada sitio se establecieron dos réplicas de cada tipo de parcela (réplicas 1 y 2 en las gráficas). Cada parcela se dividió en seis subparcelas de 1 x 1 m cada una, delimitándose tanto parcelas como subparcelas con bandas de tela para evitar el movimiento de elementos entre ellas. Cuatro de las subparcelas, seleccionadas al azar, fueron destinadas al estudio de la germinación del ojaranzo y de las dos restantes, una se utilizó para la plantación de estaquillas y la otra para la plantación de plantones o individuos juveniles (obtenidos a partir de semillas). En resumen, cada parcela cuenta con las siguientes subparcelas :

- **4 subparcelas de germinación.** Se diferencian según el sustrato de germinación y el aporte de semillas de ojaranzo:

Suelo: el sustrato de germinación fue el suelo desnudo de la parcela.

Musgo: el suelo fue cubierto con una capa de musgo, extraído del entorno, depositado y extendido sobre la superficie de la subparcela.

Suelo + Semillas: el sustrato de germinación fue el suelo desnudo y se realizó un aporte manual extra de semillas de ojaranzo.

Musgo + Semillas: el suelo fue cubierto con una capa de musgo y se realizó un aporte manual extra de semillas de ojaranzo.

Las semillas aportadas fueron recolectadas en Noviembre de 2000 en la Garganta de Enmedio y distribuidas homogéneamente en cantidad de 1g en cada una de las subparcelas correspondientes, lo que supone un aporte de aproximadamente 20.000 semillas por subparcela, el día 23 de marzo del presente año.

- **1 subparcela de estaquillas.** En cada subparcela se plantaron en posición inclinada un total de 25 estaquillas por subparcela.

- **1 subparcela de supervivencia de plántones.** En cada subparcela se plantaron un total de 25 plántones de dos años, con hojas adultas y tallos de unos 20 cm de altura. Estos plántones fueron facilitados por el vivero La Alcadesa donde se obtuvieron a partir de semillas recolectas en poblaciones del Parque.

La presencia de plántulas en las subparcelas de germinación fue registrada cada quince días aproximadamente, utilizando un cuadro de muestreo de 1 x 1 m dividido en unidades de 10 x 10 cm. Las plántulas se contabilizaron a partir de la aparición de la primera hoja verdadera, lo que evitó confusiones con otras especies por semejanza de los cotiledones. Con la misma periodicidad se anotó la brotación de las estaquillas. Respecto a los plántones, se registró la supervivencia y se realizaron medidas de crecimiento cada mes, presentándose aquí únicamente los datos correspondientes a la supervivencia.

Resultados

En las Figuras 1 y 2 se muestra la emergencia de plántulas de ojaranzo registrada en las parcelas de experimentación, desde la puesta en marcha del experimento en marzo hasta mediados de agosto. Puede observarse que el período de germinación registrado se extiende desde mediados de junio hasta al menos la mitad del verano. La mayor emergencia de plántulas se detectó en aquellas parcelas que contaban con un sistema de riego, pues de un total de 16 subparcelas regadas se registró germinación en un total de 13; por el contrario, en las parcelas que no contaban con sistema de riego sólo se apreció germinación en siete de ellas de un total también de 16. También, el número de plántulas contabilizadas fue muy superior

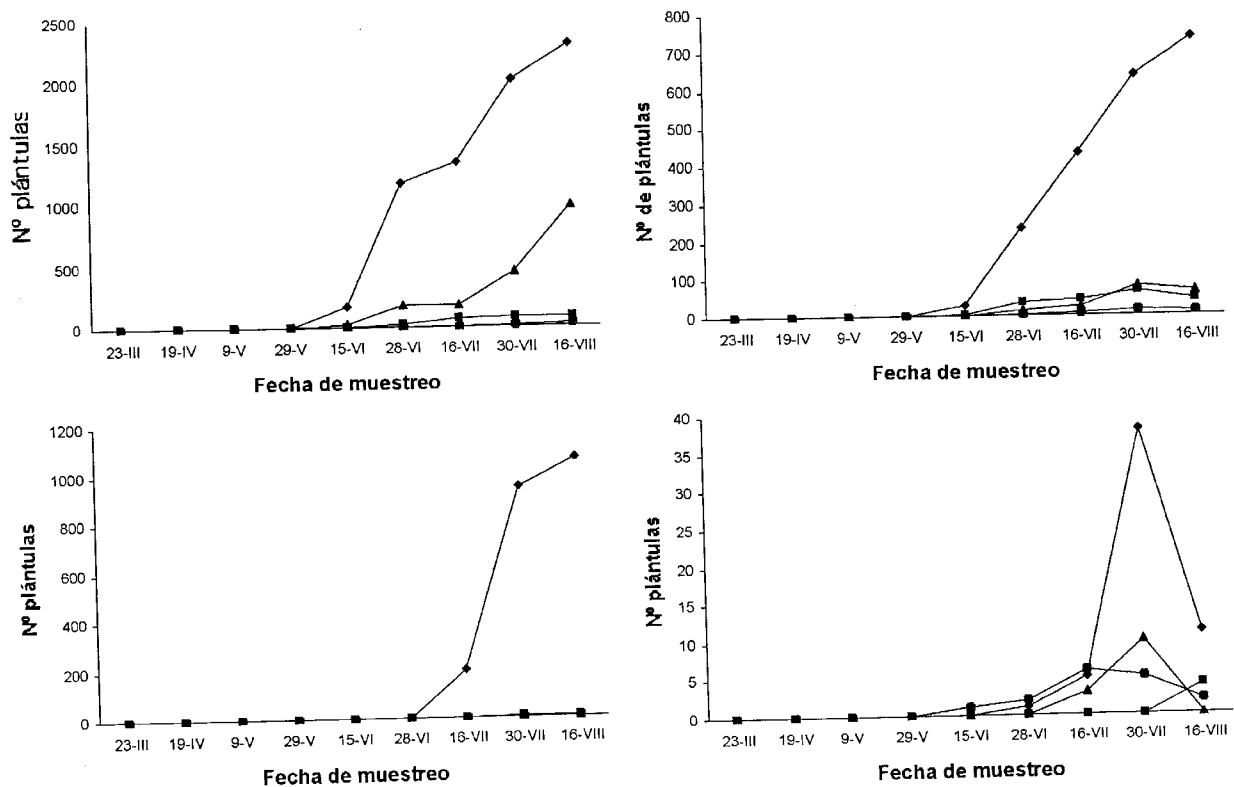


Figura 1. Emergencia de plántulas de ojaranzo en las parcelas de experimentación provistas de sistema de riego.
 (◆: Suelo + Semillas; ■: Suelo; ▲: Musgo + Semillas; ●: Musgo)

en las parcelas regadas, alcanzando un total de 5.402 plántulas frente al total de 350 plántulas (6.5% del valor anterior) en las parcelas sin riego. Además, en las parcelas regadas, el número de plántulas de cada subparcela fue progresivamente superior a lo largo de todo el muestreo, excepto en la réplica 2 del sitio B como consecuencia de importantes daños ocasionados en la parcela por animales a principio de agosto; sin embargo, en las parcelas carentes de sistema de riego, el número más alto de plántulas se detectó a finales de junio o mediados de julio, decreciendo ostensiblemente con posterioridad y pudiendo desaparecer definitivamente de algunas de las subparcelas.

Además de estas observaciones generales, se detectaron importantes diferencias entre subparcelas. En las parcelas regadas del sitio A (Fig. 1), los mayores niveles de germinación se obtuvieron en las subparcelas en las que se realizó aporte extra de semillas. Entre ellas, el nivel de emergencia más elevado correspondió a las dos subparcelas de suelo desnudo donde se contabilizaron hasta 2.316 y 738 plántulas. Cuando el sustrato fue musgo se alcanzó una emergencia de hasta 993 y 81 plántulas correspondientes a 42.8% y 11% de los valores anteriores. También se contabilizaron plántulas en el resto de las subparcelas, que no contaron con aporte extra de semillas, siendo superior la emergencia detectada en suelo desnudo que alcanzó hasta 83 plántulas y 66 plántulas (4% y 8.9% del valor máximo de sus respectivas parcelas). Los valores obtenidos en musgo sin aporte de semillas fueron insignificantes, no superando el número de 20 en ningún caso. En las parcelas no regadas del sitio A (Fig. 2), la emergencia de plántulas fue también superior cuando el sustrato fue suelo desnudo, y se vio incrementada con los aportes extra de semillas. Se puede destacar el valor de 255 plántulas registradas a mediados de julio en una subparcela de suelo desnudo en que se realizó un aporte extra de semillas. Cuando se utilizó musgo como sustrato de

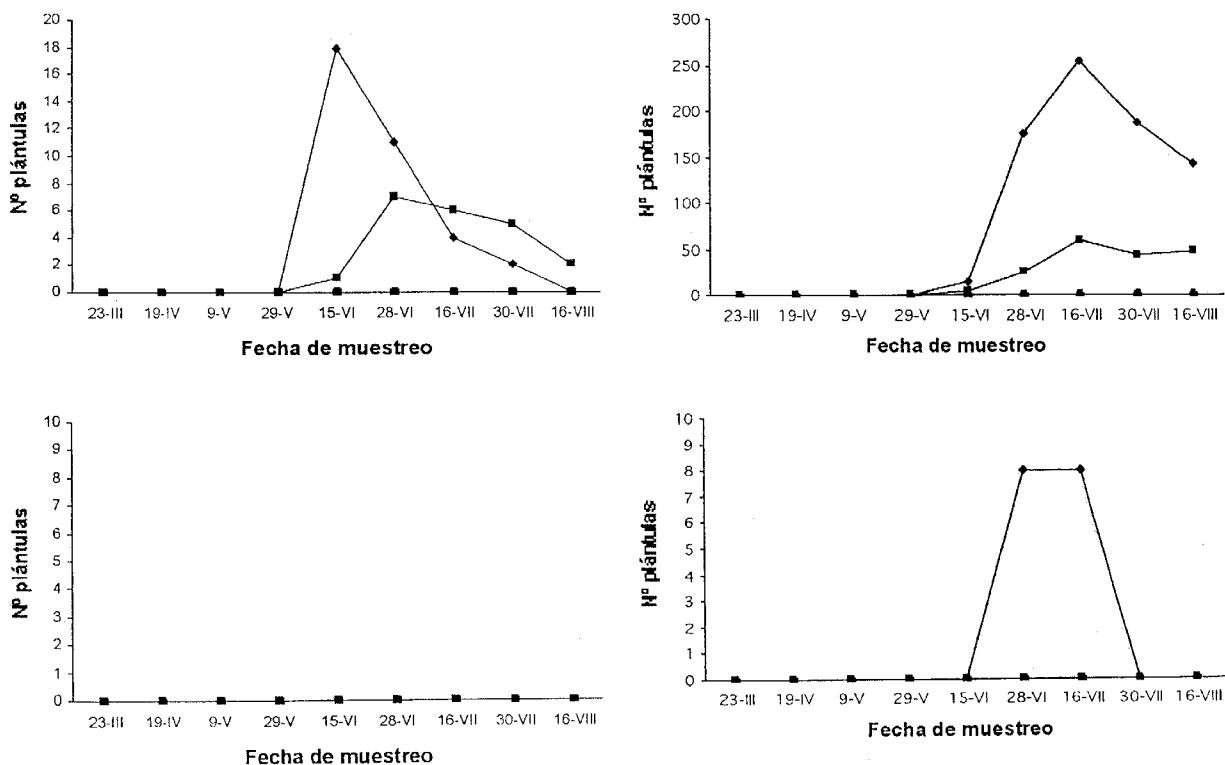


Figura 2. Emergencia de plántulas de ojaranzo en las parcelas de experimentación carentes de sistema de riego.
 (◆: Suelo + Semillas; ■: Suelo; ▲: Musgo + Semillas; ●: Musgo)

germinación, el número de plántulas contabilizadas por subparcela fue nulo en dos de las cuatro subparcelas y uno o dos en las restantes.

En el sitio B, la emergencia de plántulas fue inferior a la del sitio A y considerablemente más tardía (Figs. 1 y 2). La germinación más abundante se contabilizó en la subparcela de suelo desnudo con aporte extra de semillas de una de las parcelas regadas, en la que se detectaron hasta 1064 plántulas. En la otra réplica sólo se contabilizaron hasta 38 plántulas. Entre las subparcelas restantes, se detectaron plántulas en tres de ellas pero en muy escaso número (nunca superior a 10) y sin patrón definido.

La brotación de las estaquillas (Fig. 3) fue superior en las parcelas que contaban con sistema de riego desde el primer registro de datos a 67 días de su plantación en ambos sitios, alcanzándose entonces porcentajes que oscilaron entre 40 y 56% de estaquillas brotadas. En las parcelas no regadas, la brotación inicial fue inferior en ambos sitios, con porcentajes de 45 a 12%. En estas últimas parcelas, los brotes fueron progresivamente secándose hasta que en las últimas tomas de datos no se detectó ninguna estaquilla brotada (0%). Entre las parcelas regadas del sitio A el porcentaje de brotación osciló a lo largo del muestreo pero a mediados de agosto fue similar al inicial; sin embargo, en el sitio B se produjo una importante mortandad que lo redujo a un quinto del inicial, de un valor medio de 48% hasta 10%.

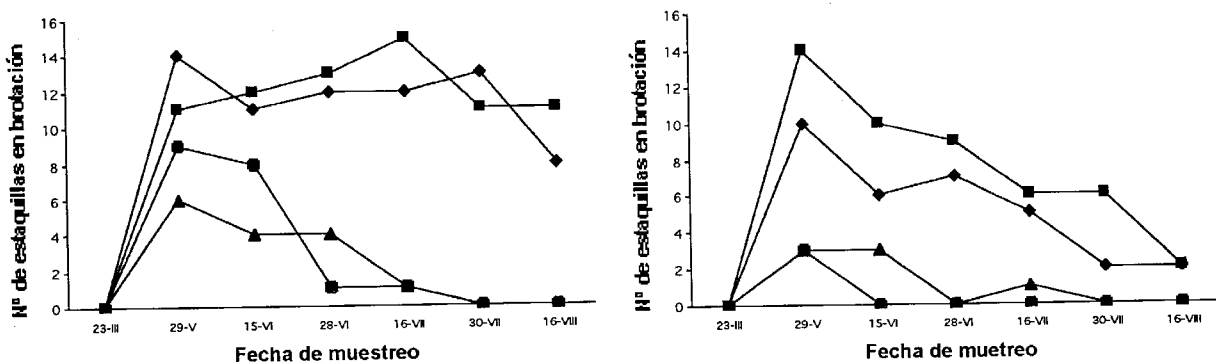


Figura 3. Brotación de estaquillas en las parcelas de experimentación. (◆: Riego. Réplica 1; ■: Riego. Réplica 2; ▲: Sin riego. Réplica 1; ●: Sin riego. Réplica 2)

En la Fig. 4, se observa que la supervivencia de los plantones fue completa durante el período de muestreo en las parcelas regadas, tanto en el sitio A como el B. Entre las parcelas no regadas se produjo la muerte de dos plantones en el sitio A, resultando un porcentaje de supervivencia de 96%; por el contrario, en el sitio B todos los plantones murieron a principios de verano.

Discusión

Los resultados obtenidos muestran que el éxito del proceso de reproducción sexual del ojaranzo en el Parque Natural Los Alcornocales está severamente limitado por estrés hídrico, que actúa entorpeciendo la germinación y sobre todo el establecimiento y desarrollo de las plántulas. Esta limitación se ve acusada por dos factores; por un lado, el lento crecimiento de las plántulas (observación personal), y por otro el período de germinación; al tener lugar la emergencia a finales de primavera y primera mitad del verano, las plántulas, muy sensibles al estrés hídrico, han de hacer frente al período más seco de nuestro clima. Tal vez, el o los posibles períodos de reproducción sexual activa de esta especie en el área, durante períodos geológicos pasados, no sólo tuvieron lugar en circunstancias climatológicas generales más húmedas, sino también de

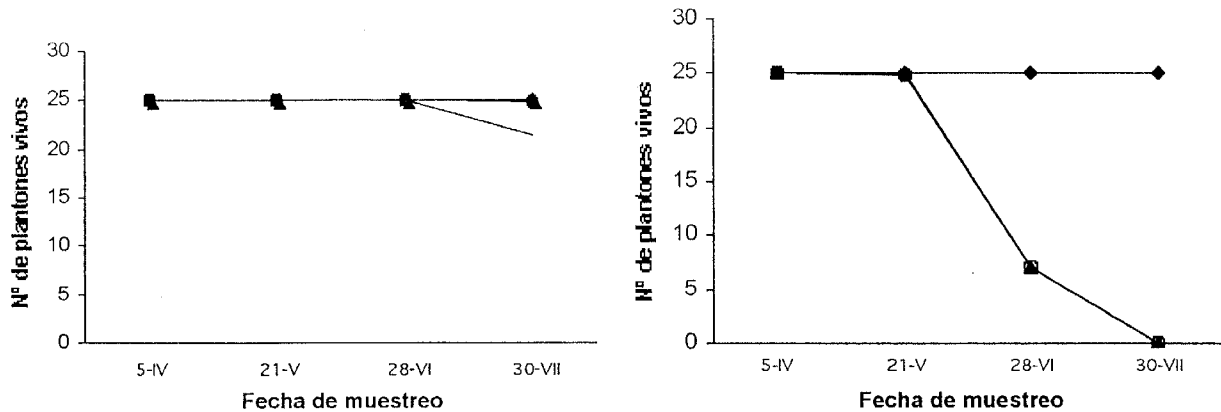


Figura 4. Supervivencia de plantones de dos años en las parcelas de experimentación.
 (◆: Riego. Réplica 1; ◐: Riego. Réplica 2; ▲: Sin riego. Réplica 1; ○: Sin riego. Réplica 2).

estacionalidad diferente, al menos en lo referente a la distribución anual de las precipitaciones. Posiblemente, el último período húmedo en el que concurren circunstancias que permitieron el desarrollo de reproducción sexual con éxito pueda remontarse al óptimo húmedo del Holoceno que se extendió hace 9000 – 6000 años (Pons y Reille, 1988; Huntley y Prentice, 1993). El posterior recrudescimiento del clima daría lugar a la pérdida de la capacidad de reproducción sexual activa de los individuos, alcanzándose la situación actual.

El sustrato en que la germinación parece desarrollarse mejor es, sin duda, el suelo desnudo. La germinación en las parcelas experimentales sobre alfombras de musgo fue siempre muy inferior, oscilando los valores obtenidos entre 43% y 11% respecto a la germinación sobre suelo desnudo cuando no hubo limitación importante por lluvia de semillas u otros factores (Musgo + Semillas, sitio A). Este hecho contrasta enormemente con las indicaciones de Cross (1981) en poblaciones irlandesas de *Rhododendron ponticum* y nuestras propias observaciones en el Parque, así como los estudios en otras especies del género (Kameyama, Nakagoshi y Nehira, 1999). La estrecha relación existente entre plántulas de ojaranzo y briófitos (Cross, 1981) puede no responder a un fenómeno de facilitación de la germinación, sino sencillamente a que ambos organismos presentan unos requerimientos ambientales muy similares que les hacen ser coincidentes en determinados microhábitats. Lo que resulta evidente es que ciertas comunidades de briófitos pueden ser indicativas de micrositios más o menos seguros para la germinación y el desarrollo de las plántulas.

Además de la importancia de los factores hídricos han de considerarse algunos otros factores determinantes de la emergencia de plántulas, entre los que las condiciones lumínicas constituyen el más importante. Se ha demostrado la necesidad de iluminación para la germinación de las semillas de ojaranzo (Garrido y Mejías, 2000) y este requerimiento puede ser responsable de la baja germinación observada en el Sitio B, ya que la cobertura vegetal en él fue mayor y la vegetación considerablemente más densa; las peores condiciones de iluminación en las parcelas de este sitio habrían determinado la menor emergencia de plántulas y el retraso en la germinación respecto al sitio A. Esta incidencia puede ser especialmente llamativa en una de las parcelas regadas (del sitio B) que, localizada en un enclave umbrío, mostró una máxima emergencia de 38 plántulas en la subparcela de suelo con aporte extra de semillas, frente a los valores de millares en las subparcelas de las mismas características en los sitios A y B. Es interesante destacar que el comportamiento de las semillas frente a la iluminación puede ser también responsable de que el período de germinación del ojaranzo coincida con la estación cálida, posiblemente determinado por una latencia o "dormancia" que se rompa con períodos de día largo. Por otro lado, la producción de semillas en las poblaciones podría limitar en cierta medida el reclutamiento por procesos sexuales. La lluvia

de semillas sería, sin duda, suficiente si la adaptación de la especie a las condiciones climáticas de la región fuese más ajustada; sin embargo, puede suceder que, dadas las características observadas, una mayor presencia de semillas podría permitir mayor emergencia de plántulas en los microsítios seguros para la germinación con el consiguiente aumento de probabilidades de reclutamiento de nuevos individuos.

Es evidente que en el Parque Natural Los Alcornocales el reclutamiento por vía sexual del ojaranzo está muy limitado, habiéndose postulado la preponderancia de multiplicación vegetativa por acodo natural (Garrido y Mejías, 2000; Mejías, Arroyo y Ojeda, en preparación). Esto habría hecho esperar mejor resultado en la brotación de estaquillas plantadas en las parcelas de experimentación; sin embargo, tras cinco meses de plantación se han obtenido porcentajes relativamente bajos y se ha observado una gran dependencia del riego. Los resultados se deben considerar, sin embargo, orientativos ya que el comportamiento de los acodos, por su conexión con la planta madre, puede ser más satisfactorio y es posible que su éxito sea también dependiente de la estación del año. En cualquier caso, el predominio de la multiplicación vegetativa y por tanto del crecimiento clonal en las poblaciones sólo podría demostrarse de forma clara mediante el uso de marcadores moleculares que permitieran distinguir individuos con genotipos idénticos, y por tanto clónicos, como se ha realizado en algunas especies del género (Escaravage y otros, 1998; Naito y otros, 1999).

Muy interesante resulta el patrón de supervivencia de plantones observado. En el sitio B, éste ha mostrado una absoluta dependencia del suministro de agua mediante riego, pues no ha sobrevivido ningún plantón en las parcelas no regadas pero sí lo han hecho todos en las regadas. En el sitio A, por el contrario, la supervivencia ha sido masiva con excepción de dos plantones en una de las parcelas no regadas. La diferencia fundamental entre sitios, a que puede achacarse esta aparente contradicción, es la diferencia entre las cotas de los lugares de plantación y del nivel del caudal de agua. En el sitio A, la plantación se llevó a cabo en una isleta cuyo cota difiere sólo algunos decímetros del nivel del caudal de agua en la estación seca, mientras que en el sitio B el lugar de plantación se encuentra a algunos metros, al menos tres, por encima de dicho nivel; de esta manera, los plantones no regados del sitio B deben haber estado sometidos a un estrés hídrico muy superior, determinante de su muerte. Estas observaciones indican que la vulnerabilidad de los individuos disminuye en gran medida una vez alcanzado cierto nivel de desarrollo, y desde el punto de vista práctico, muestran que pueden realizarse proyectos de reforestación y restauración de poblaciones de ojaranzo de amplias posibilidades de éxito con individuos juveniles si se realizan en emplazamientos adecuados.

Los datos aquí expuestos y discutidos demuestran la enorme vulnerabilidad de los procesos de germinación y establecimiento de plántulas de ojaranzo en el Parque Natural Los Alcornocales, como consecuencia del estrés hídrico asociado al régimen climático y su estacionalidad. Esta deficiencia en el proceso de reclutamiento de nuevos individuos mediante reproducción sexual es casi con seguridad paliado por procesos de multiplicación vegetativa. Existen numerosos ejemplos de plantas que, aún produciendo abundantes semillas, muestran predominio de crecimiento clonal como consecuencia de estrés producido por factores abióticos. Estas circunstancias se consideran asociadas a condiciones de vida extremas (Krahulec, 1994; van Groenendael y otros 1997), en la mayoría de los casos determinadas por ambientes fríos (e. g. Nobel, 1984; Parker y Hamrick, 1992; Krahulec, 1994; Chambers, 1995; Jacquemart, 1996) y en algunos pocos casos por climas desérticos (Mandujano y otros, 1998). No parecen haber sido estudiados, sin embargo ejemplos similares referidos a ambientes mediterráneos. Desde este punto de vista hay que señalar que, por lo que hasta ahora conocemos, la biología de las poblaciones relictas de *Rhododendron ponticum* en el área muestran un carácter excepcional en el conjunto de la vegetación mediterránea, lo que refuerza el interés de su conservación, de por sí ampliamente justificada en su singularidad taxonómica y belleza natural.

Agradecimientos

Los autores agradecen la financiación ofrecida por los proyectos de investigación FEDER-CICYT 1FD97-O743-CO3-03, en colaboración con la empresa T.R.A.G.S.A. y el Parque Natural Los Alcornocales, y G.I.A.S.A. para el desarrollo de este trabajo. Muchas gracias a Felipe Oliveros y al personal del Parque por las facilidades ofrecidas, al A.M.A. y al personal del vivero La Alcadesa, especialmente a su encargado Pedro Moya, por la cesión de los plantones de ojaranzo. Agradecimientos muy especiales a José María Jiménez, técnico de CHEMTROL, División Industrial S.A., por su asesoramiento desinteresado en la planificación del sistema de riego.

Bibliografía

- ARROYO, J., A. Hampe y J. A. Mejías: "La vida en el límite o cómo las plantas de los "canutos" nos enseñan sobre climas pasados y cómo prevenir el futuro", *Almoraima* (presente volumen).
- CASTROVIEJO, S. y otros: *Flora Ibérica*, vol. 4, Madrid, Real Jardín Botánico (C.S.I.C.), 1993.
- CHAMBERLAIN, D. F.: A revision of *Rhododendron* II. Subgenus *Hymenanthes*, *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh*, 39 (1982), pp. 209-486.
- CHAMBERS, J.C.: "Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities", *American Journal of Botany*, 82 (1995), pp. 421-433.
- CRONK, Q.C.B., y J. L. Fuller: *Plant Invaders*, London, Chapman & Hall, 1995.
- CROSS, J. R.: "Biological flora of the British Isles: *Rhododendron ponticum*", *Journal of Ecology*, 63 (1975), pp. 345-364.
- CROSS, J.R.: "The establishment of *Rhododendron ponticum* in the Killarney oak woods, S.W. Ireland", *Journal of Ecology*, 69 (1981), pp. 807-824.
- ESCARAVAGE, N., S. Questiau, A. Pornon, B. Doche, y P. Taberlet: "Clonal diversity in a *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) population inferred from AFLP markers", *Molecular Ecology*, 7 (1998), pp. 975-982.
- GARRIDO, M. L. y J. A. Mejías: "Éxito reproductivo de las poblaciones relictas de *Rhododendron ponticum* en el sur de la península Ibérica", *Almoraima*, 23 (2000), pp. 123-131.
- GROENENDAEL, J. M. van, L. Klimes, J. Klimesová y J. J. Hendrik: "Comparative ecology of clonal plants". En M. Silvertown, M. Franco y J. L. Harper (eds.): *Plant life histories*, Cambridge, Cambridge University Press, 1997, pp. 191-209.
- HUNTLEY, B. y I. C. Prentice: "Holocene vegetation and climates of Europe". En H. E. Wright Jr., J. E. Kutzbach, T. Webb III, W. F. Ruddiman, F. A. Street-Perrot y P. J. Bartlein [eds.]: *Global climates since last glacial maximum*, London, University of Minnesota Press, 1993, pp. 136-168.
- JACQUEMART, A.-L.: "Biological flora of the British Isles: *Vaccinium uliginosum* L.", *Journal of Ecology*, 84 (1996), pp. 771-785.
- KAMEYAMA, Y., N. Nakagoshi y K. Nehira: "Safe site for seedlings of *Rhododendron metternichii* var. *hondoense*", *Plant Species Biology*, 14 (1999), pp. 237-242.
- KRAHULEC, F.: "Clonal behavior in closely related plants", *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29 (1994), pp. 277-289.
- MAI, H. D.: "Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary", *Plant Systematics and Evolution*, 162 (1989), pp. 79-91.
- MANDUJANO, M. C., C. Montaña, I. Méndez y J. Golubov: "The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert", *Journal of Ecology*, 86 (1998), pp. 911-921.
- MEJÍAS, J. A., J. Arroyo y F. Ojeda: "Reproductive biology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict mediterranean populations" (enviado a la revista *New Phytologist*)
- MEJÍAS, J. A., F. Ojeda, J. Arroyo y T. Marañón: "Biología y conservación de *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* en el Campo de Gibraltar", *Almoraima*, 11 (1994), pp. 57-62.
- MILNE, R. I. y R. J. Abbot: "Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles", *Molecular Ecology*, 9 (2000), pp. 541-556.
- MITCHELL, R. J., R. H. Marrs y M. H. D. Auld: "A comparative study of the seedbanks of heathland and successional habitats in Dorset, Southern England", *Journal of Ecology*, 86 (1998), pp. 588-596.
- NAITO, K., Y. Isagi, Y. Kameyama y N. Nakagoshi: "Population structures in *Rhododendron metternichii* var. *hondoense* assessed with microsatellites and their implication for conservation", *Journal of Plant Research*, 112 (1999), pp. 405-412.
- NOBEL, P. S.: "Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents", *Oecologia*, 62 (1984), pp. 310-317.
- OJEDA, F., T. Marañón, and J. Arroyo: "Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity at both sides of the Strait of Gibraltar", *Journal of Vegetation Science*, 7 (1996), pp. 63-72.
- PARKER, K. C. y J. L. Hamrick: "Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*", *American Journal of Botany*, 79 (1992), pp. 86-96.
- PONS, A. y M. Reille: "The Holocene- and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66 (1988), pp. 243-263.
- RIVAS GODAY, S.: "Algunas novedades fitosociológicas de España meridional", *Collectanea Botanica*, vol. VIII, fasc. II (1968), pp. 997-1031.
- RÖGL, F. y F. F. Steininger: "Von Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes", *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* A85 (1983), pp. 135-163.
- SUC, J.-P.: "Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe", *Nature*, 307 (1984), pp. 429-433.