

ECOLOGÍA DEL PAISAJE DEL GÉNERO *SORBUS* L. EN LA PENÍNSULA IBÉRICA Y EN BALEARES

JORGE DEL RÍO¹, ANDRÉS MARTÍNEZ DE AZAGRA² Y
JUAN ANDRÉS ORIA DE RUEDA³

RESUMEN

Las especies del género *Sorbus* (serbales y mostajos) presentan un elevado interés forestal por sus productos y funciones ecológicas. A pesar de su utilización creciente en las repoblaciones forestales de los últimos tiempos, la utilización racional de material forestal de reproducción de este género tropieza en la actualidad con el desconocimiento de la estructura genética en la Península Ibérica e Islas Baleares de sus poblaciones, en concreto de la identificación cartográfica de subpoblaciones parentales, híbridas o líneas clonales de alta eficacia biológica. Contribuyen a este hecho la complejidad taxonómica del grupo que radica en su capacidad de hibridación y de apomixis unida a su amplia distribución geográfica y fragmentación bajo condiciones ambientales heterogéneas, la cual está acompañada de una escasa densidad poblacional.

Este artículo analiza los patrones del paisaje vinculados a cada una de las especies del género *Sorbus* y busca determinar si especies con los mismos modos reproductivos tienen un patrón espacial semejante. El reto consiste en determinar si es factible establecer las bases de una «taxonomía del paisaje» asociada a un género arbóreo con una taxonomía botánica compleja.

El nivel de estudio es la población de la especie (clase) formada por subpoblaciones (rodales o telas). Para ello parte de una novedosa cartografía de las áreas geográficas naturales de los serbales de extensión nacional y resolución de 1 km. Sobre ella se calcula un conjunto de métricas del paisaje, sobre las que se han realizado tratamientos estadísticos, mediante el análisis de los componentes principales y la sensibilidad a la autocorrelación espacial. Estos métodos permiten obtener un conjunto de índices significativos no correlacionados entre sí con un propósito comparativo.

Los resultados de este trabajo demuestran la existencia de componentes del paisaje análogos entre los taxones del género según su modo de reproducción: sea éste sexual, apomíctico o mezcla de ambos, y según su papel como especies parentales o taxones híbridos.

Desde la perspectiva de la ecología del paisaje o del territorio se aporta información útil para apoyar el diseño de trabajos de campo que identifiquen líneas clonales y flujos genéticos, fijar el mate-

¹ Delegación Territorial de Valladolid. Servicio Territorial de Medio Ambiente. Calle Duque de la Victoria n.º. 5, E-47001, Valladolid (e-mail: riosanjo@jcy.l.es)

² Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias. Avenida de Madrid, n.º. 44. E-34004 Palencia (e-mail: amap@iaf.uva.es)

³ Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias. Avenida de Madrid, n.º. 57. E-34004 Palencia (e-mail: oria@agro.uva.es)

rial forestal de reproducción más adecuado, plantear criterios acertados de gestión y conservación de los taxones del género *Sorbus*.

Palabras clave: Biogeografía, taxonómica botánica compleja, material forestal de reproducción, conservación.

SUMMARY

The species of the genus *Sorbus* present a high forest interest for its products and ecological functions. In spite of its increasing utilization in the forest repopulations of last times, the rational utilization of forest material of reproduction of this genre stumbles at present over the ignorance of the genetic structure in the Iberian Peninsula and Balearic Islands of its populations, in concrete of the cartographic identification of subpopulations parentales, hybrid or clonal lines of high biological efficiency. They contribute to this fact the complex taxonomy of the group that takes root in its capacity of hybridization and of apomixis joined its wide geographical distribution and fragmentation under environmental heterogeneous conditions, this which accompanied of a scanty population density.

This article analyzes the pattern landscape linked to each of the species of the taxa and seeks to determine if species with the same reproductive ways has a spatial similar pattern. The challenge is to determine if it is feasible to establish the bases of one «landscape taxonomic» associated with an arboreal genre with a botanical complex taxonomy.

The level of study is the population of the species (class) formed by subpopulations (patch). For it, it divides from a novel cartography of the geographical natural areas of *Sorbus* of national extension and resolution of 1 km. On it a set is calculated of metric landscape, on which statistical treatments have been realized, by means of the analysis of the principal components and the sensibility to the spatial autocorrelation. These methods allow us to obtain a set of significant indexes not correlated between with a comparative intention.

The results of this work demonstrate the existence of analogous components of the landscape among taxas of the genre according to its reproduction way: it's sexual this one, apomictic or mixture of both, and according to its role as specie parent or hybrid.

From the perspective of the landscape ecology or territory ecology useful information is contributed to lean the design of fields works that identify lines clonals and genetic flows, to fix the most suitable forest material of reproduction, to raise guessed right criteria of management and conservation of the taxas of the genre *Sorbus*.

Key words: Biogeography, botany taxonomic complexity, forest genetic resources, conservation.

INTRODUCCIÓN

Apomixis

La apomixis es una forma de reproducción uniparental asexual mediante semillas que

permite crear individuos genéticamente idénticos a sus predecesores. Esta forma reproductiva es crucial en el caso de especies de origen híbrido ya que permite soslayar su mermada o nula capacidad de reproducción sexual, facilitando –además– la aparición de líneas clonales

que fijan al genotipo mejor adaptado al ambiente.

Numerosas especies del género *Sorbus* se hibridan con facilidad y son apomíticas. Esta combinación es la clave para explicar el rico proceso de generación de biodiversidad que ocurre en sus áreas naturales. La apomixis permite conservar genéticamente el valor de aquellos híbridos que resultan competitivos en su entorno frente a otras especies, incluso las parentales (NELSON *et al.*, 2002). Sus áreas naturales, cartografiadas en España por ORIA DE RUEDA *et al.* (2004, 2005, 2006) constituyen auténticos «laboratorios vivos» en los que estudiar procesos evolutivos de biodiversidad novedosa.

El género *Sorbus*

La apomixis y la capacidad de hibridar son las responsables de la aparición de líneas clonales que originan una gran complejidad taxonómica en el género. El estudio morfológico de los individuos apuntan a que las hojas adultas de las ramas floridas son especialmente indicadas para la clasificación botánica de los serbales (AEDO & ALDASORO, 1998; ALDASORO *et al.*, 2004). Con la única excepción del jerbo (*Sorbus domestica*), todas las especies del género presentan más de una forma de reproducción.

En la figura 1 se recoge el estado actual de conocimiento taxonómico del género en España, elaborado a partir del valioso trabajo realizado en Flora Ibérica por AEDO & ALDASORO (1998), considerando la separación específica entre *Sorbus mougeotii* y *Sorbus intermedia* (que dichos autores consideran sinónimos).

Los *Sorbus* parentales, que participan en la formación de híbridos, en la zona de estudio, son: *S. torminalis* (L.) Crantz, *S. aria* L. (Crantz), *S. aucuparia* L., *S. chamaemespilus* (L.) Crantz. El estado de conocimiento sobre sus relaciones reproductivas es aún incipiente e incompleto.

S. aria L. (Crantz). Diploide, triploide o tetraploide. Reproducción sexual y apomítica facultativa. Es la especie más importante en el

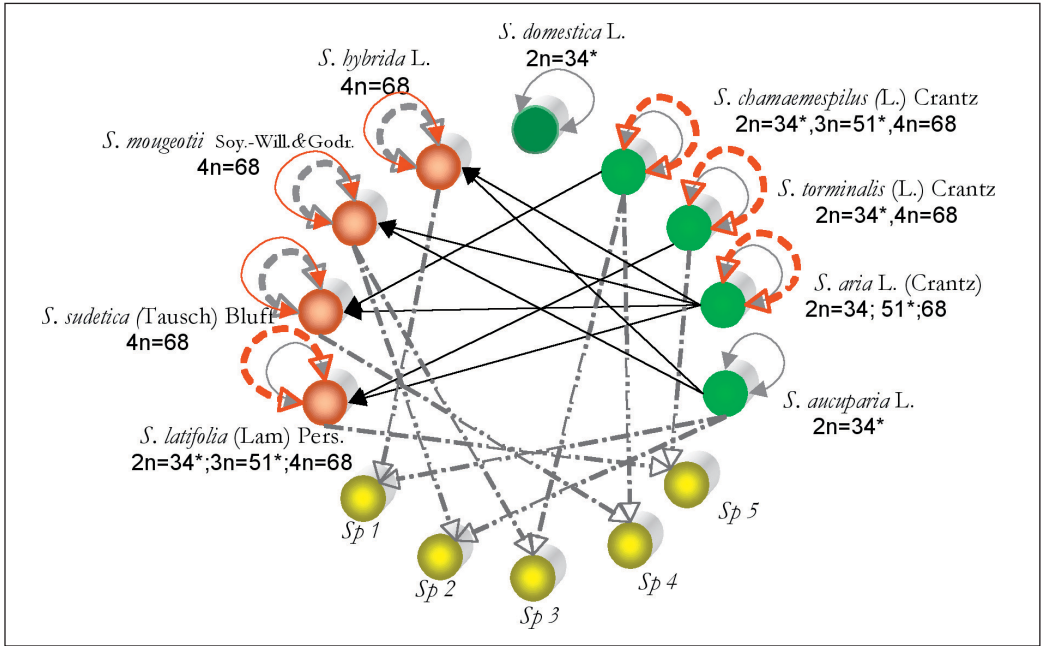
proceso de hibridación, ya que participa en la formación de todas las especies hibridadas conocidas en la Península Ibérica, si bien no se ha descrito su participación en retrocruzamientos con los híbridos. En estudios recientes efectuados por COWAN *et al.* (2002) en las Islas Británicas, los datos obtenidos apuntan a que el material paterno, en los híbridos del género, es generalmente un miembro de *S. aria*. Lo que señala que este taxón desempeña mejor el papel de donante de polen que de receptor. Similares conclusiones se han obtenido en Escocia (ROBERTSON *et al.*, 2004 a).

S. torminalis (L.) Crantz. Diploide o tetraploide. Reproducción sexual y apomítica facultativa. En España participa junto con *S. aria* L. (Crantz) en el origen de *S. latifolia* (Lam.) Pers. COWAN *et al.* (2002) han descrito su contribución como material materno en la formación de híbridos con *S. aria* L. (Crantz) en las Islas Británicas.

S. aucuparia L. Diploide de reproducción sexual. Es el responsable junto con *S. aria* L. (Crantz). de la formación de *S. hybrida* L., de *S. intermedia* (Ehrh) Pers. y de *S. mougeotii* Soyer-Willemet & Godron. Además participa en retrocruzamientos con los híbridos, los cuales han sido descritos en la Isla de Arran (Escocia) por ROBERTSON *et al.*, (2004). Estos autores han demostrado que *Sorbus arranensis* es el resultado de la hibridación entre *S. aucuparia* L. y *Sorbus rupicola* (Syme) Hedl., y que el retrocruzamiento del híbrido *S. arranensis* (Hedl.) con el parental *S. aucuparia* L. origina el *Sorbus fennica* (Kalm) Fr.

S. chamaemespilus (L.) Crantz.. Diploide, triploide o tetraploide. Presenta reproducción sexual y apomítica facultativa. Su cruzamiento con *S. aria* L. (Crantz). da origen a *Sorbus sudetica* (Tausch) Bluff.

Los taxones híbridos reconocidos se dividen, según su forma de reproducción, en dos grandes grupos: el primero formado por *S. mougeotii*, *S. hybrida*, *S. sudetica* que son tetraploides apomíticos con reproducción sexual ocasional; el segundo por *S. latifolia* que es apomítica



LEYENDA

ESPECIES

- Especie parental o progenitora
- Especie híbrida, resultado del cruzamiento de dos parentales o progenitores.
- Retrocruzamiento entre especie híbrida y parental
- Especie no formadora de híbridos, solo con reproducción sexual

CRUZAMIENTOS ENTRE ESPECIES

- \rightarrow Cruzamientos entre especies parentales que dan origen a híbrido
- \dashrightarrow Retrocruzamiento entre especie híbrida y parental

FORMAS DE REPRODUCCIÓN EN CADA ESPECIE

- ↻ Reproducción apomítica
- ↻ Reproducción apomítica facultativa
- \dashrightarrow Reproducción, en ocasiones, sexual
- \curvearrowright Reproducción sexual

NÚMERO SOMÁTICO DE CROMOSOMAS

- 2n=34 Diploide
- 3n=51 Triploide
- 4n=68 Tetraploide

* Recuento cromosómico de material extraibérico

Figura 1. Grafo específico de los mecanismos de reproducción en el género *Sorbus* en la Península Ibérica y Baleares a partir de la descripción de Aedo y Aldasoro (1998) en Flora Ibérica.

Figure 1. Specific graph of the mechanisms of reproduction in the genre *Sorbus* in the Iberian Peninsula and Balearics from the description of Aedo and Aldasoro (1998) in Flora Ibérica.

tico facultativo con reproducción sexual preponderante. Además, se ha descrito la posible existencia de cinco microespecies resultado de los retrocruzamientos con los parentales (AEDO & ALDASORO, 1998), que se señalan en la figura 1.

Las principales conclusiones extraídas de los estudios sobre la diversidad genética de las especies del género *Sorbus* apuntan a que los

programas de conservación para este taxón deberían centrarse en preservar su proceso evolutivo más que en proteger entidades taxonómicas individuales aisladas (ROBERTSON *et al.*, 2004b; ENNOS *et al.*, 2005). En la Comunidad Europea y en España, *Sorbus aria* y *S. aucuparia* son las únicas especies del género que entran a formar parte de los programas de conservación y producción de material forestal de reproducción, hasta la fecha. El resto de

especies no se contemplan en dichos programas. Tan sólo y de forma tentativa, dada la complejidad del género, se han redactado unas medidas generales de conservación para el jerbo (*Sorbus domestica*) y para el mostajo de perucos (*Sorbus torminalis*) a través del programa EUFORGEN (ROTACH, 2003; DEMESURE-MUSCH *et al.*, 2004).

Ecología del paisaje o del territorio

La ecología del paisaje (que también podemos denominar «ecología del territorio» para evitar la acepción vinculada a la percepción estética de las masas forestales) es una disciplina relativamente reciente que estudia cómo y por qué los organismos vivos se distribuyen en el medio en la forma en que lo hacen, cuáles son sus modelos espaciales, qué factores los caracterizan, qué procesos los crean y los mantienen. Es, en definitiva, el nexo de unión entre la ecología, la planificación territorial y la gestión de los recursos. Nace para ofrecer una respuesta científica a una creciente y peligrosa pérdida de biodiversidad, uno de los resultados más perniciosos de la acción humana durante el último siglo, y con la finalidad de armonizar de manera sostenible las distintas actividades productivas del hombre en la naturaleza. Aquéllos lectores que estén interesados en profundizar sobre esta materia pueden acudir a la dirección Web siguiente: (<http://www.usiale.org/whatisle/index.htm>) , en donde encontrarán un amplio abanico de definiciones realizadas por distintos expertos.

La ecología del paisaje permite abordar, entre otras cuestiones, el estudio de los patrones espaciales, también conocidos como «fisonomía del paisaje». Define el modelo territorial en el que se estructura la distribución geográfica de una especie, el cual se caracteriza por la composición y la configuración de los distintos recintos geográficos (también denominados teselas o rodales).

La estructura del paisaje, resultado de la composición y configuración de las teselas, se eva-

lúa a través de numerosos índices o métricas calculados mediante Sistemas de Información Geográfica a partir de cartografía en formato digital. Algunos índices estiman la composición, otros la estructura y un tercer grupo aborda de forma simultánea ambos aspectos.

La composición analiza la presencia y cantidad de recintos de cada especie. Se centra en la cuantificación de la variedad y abundancia de teselas. Estudia el tamaño de los rodales o la densidad de teselas, entre otros factores.

La configuración sintetiza el carácter espacial de los recintos dentro del paisaje, trata aspectos tales como el aislamiento, la conectividad y la fragmentación, entre otros.

Una cuestión trascendente –generalmente obviada– en este tipo de estudios es conocer la naturaleza de la cartografía que se emplea. Es preciso determinar de forma previa a la realización de cualquier trabajo, si la cartografía utilizada representa la distribución geográfica actual de las especies o bien su área potencial; si representa el conjunto de sitios donde se producen las condiciones abióticas, bióticas o de accesibilidad o un conjunto de ambas; si recoge el nicho fundamental, el efectivamente realizado, o la distribución geográfica y por último hay que reconocer la fiabilidad que podemos otorgarle en función de su forma de obtención. SOBERON Y TOWNSEND, 2005 recogen la trascendencia de este último apartado para efectuar un análisis correcto.

En el presente trabajo se utilizan los mapas de distribución geográfica elaborados por ORIA DE RUEDA *et al.*, 2006 que reflejan las ubicaciones geográficas donde se producen de manera simultánea las condiciones abióticas, bióticas y de accesibilidad de cada especie, obtenidas a partir de una integración de datos actuales e históricos de cada uno de los aspectos.

Los mapas que representan las áreas de distribución natural de los taxones de *Sorbus* en España sugieren que la distribución geográfica de los recintos de las distintas especies de mostajos y serbales en España no es aleatoria

(fruto del azar), sino que presentan una pauta o patrón espacial.

Esta circunstancia permite abordar un estudio que identifique cuáles son los principales aspectos que definen la distribución geográfica de estos árboles y arbustos. El análisis de la estructura de los patrones espaciales nos permite extraer aquellos factores más significativos en la composición y configuración del paisaje de cada especie.

Causas de los patrones espaciales

En los vegetales, los procesos ecológicos son los responsables de la estructura de los patrones espaciales. A continuación se resume de forma muy breve el estado del conocimiento de las principales causas de los patrones espaciales que se dan cita en el género *Sorbus*. Los cuales presentan indicios de estar vinculados en mayor o menor grado a procesos ecológicos como la apomixis, la hibridación o la poliploidía.

La reciente revisión efectuada sobre el estado del arte de la apomixis (BICKNELL & KOLTUNOW, 2004) sólo recoge la cita de ASKER & JERLING, 1992 en la que se apunta cómo las especies apomícticas se encuentran normalmente en un hábitat que está siendo frecuentemente perturbado y/o donde el crecimiento estacional es breve o donde existen barreras que operan para inhibir el cruzamiento satisfactorio entre individuos compatibles, como por ejemplo bajas densidades de individuos.

Las zonas de hibridación son aquellas áreas geográficas donde poblaciones genéticamente diferentes se cruzan y forman híbridos. La evolución en el tiempo de estas áreas de contacto y su persistencia está condicionada por la eficacia biológica de las especies hibridadas con respecto a sus progenitores. El grado de éxito en la adaptación de una especie hibridada influye, además, en las formas concretas de las zonas de hibridación (PERFECCTI, 2003).

Se ha descrito la ventaja competitiva de algunas especies vegetales herbáceas o de matorral hibridadas frente a las parentales, generalmente basada en la adaptación a condiciones ambientales de mayor severidad (WANG *et al.*, 1999). Estos trabajos sugieren una adaptación exitosa de su valencia ecológica a estaciones caracterizadas por valores más extremos de alguna de las variables de su nicho fundamental que aquéllas ocupadas por las especies parentales. Ventajas análogas han sido citadas respecto de las formas poliploides sobre las diploides, incluso dentro de híbridos y clones de la misma especie (DUFRESNE *et al.*, 1998).

SUZUKI *et al.* (1997) y XIE *et al.* (2001) sugieren que la actividad clonal es más frecuente y presenta mayor diversidad, en localizaciones donde el crecimiento está condicionado por restricciones severas de alguna variable medioambiental: en intensidad (localizaciones de baja productividad) y/o bien en donde el hábitat está sometido a frecuentes perturbaciones.

Además, conviene señalar que las especies del género *Sorbus* tienen una dispersión zoócora muy eficaz a través de los mamíferos y aves que consumen sus frutos carnosos con frucción. Ello facilita el intercambio genético (pese a las bajas densidades de población que presentan casi todos sus taxones) y permite la colonización de nuevos territorios. En este sentido también el ser humano participa de una cierta "simbiosis cultural" con las especies del género.

ECOLOGÍA DEL PAISAJE DEL GENERO SORBUS

Las preguntas que cabe efectuar a la ecología del paisaje o ecología del territorio sobre los serbales y mostajos españoles son múltiples. ¿Cuáles son las características más destacadas que definen la distribución geográfica de los serbales y mostajos?. ¿Existen patrones espaciales diferenciados para cada especie?. ¿Es posible abordar una clasificación paisajística

de los patrones espaciales detectados?. ¿Existen analogías y/o diferencias entre la distribución espacial de especies parentales e híbridas, entre especies sexuales y apomícticas?. En los siguientes apartados vamos a tratar de encontrar la respuesta a estas cuestiones.

¿Cuáles son las características más destacadas que definen la distribución geográfica de los serbales y mostajos?

Para responder a esta cuestión se han calculado una serie de métricas del paisaje a partir de la cartografía elaborada por ORIA DE RUEDA y colaboradores (2004, 2005 y 2006). A estos índices se les ha aplicado una técnica estadística de síntesis denominada «análisis de componentes principales», que consiste en identificar un conjunto de índices significativos y eliminar en primera instancia índices redundantes que contengan la misma información. Esa reducción se efectúa perdiendo la menor cantidad de información posible. Los nuevos componentes principales o factores serán una combinación lineal de las métricas del paisaje original, y además serán independientes entre sí. La interpretación de los factores, no viene dada a priori, sino que será deducida tras observar la relación de los factores con las variables iniciales. Es necesario estudiar tanto el signo como la magnitud de las correlaciones.

En la tabla nº 1 se recoge una explicación gráfica de cada factor y los índices más significativos que los integran que explican el 93,9% de la varianza detectada.

El tamaño de las teselas, su distribución en el espacio, la complejidad de sus bordes y su cohesión así como las características de la matriz territorial en la que se encuentran insertas son las cuatro características principales de naturaleza paisajística que explican la distribución geográfica de este género en España.

Los índices que forman parte del primer factor «Tamaño teselar» son la superficie media cuadrática de los recintos y su desviación están-

dar. Valores positivos de este factor se relacionan habitualmente con la mayor facilidad de propagación de perturbaciones en el medio, con una alta plasticidad a distintas condiciones ambientales y con la facultad de sustentar a especies animales con requerimientos elevados en cuanto a tamaño de sus áreas de campeo, reproducción o refugio. Estas circunstancias se producen en *Sorbus domestica*, *S. torminalis* y *S. aria* las cuales se caracterizan claramente por la composición de sus áreas de distribución (recintos de gran superficie y alta variabilidad en el tamaño teselar). Mientras que: *Sorbus mougeotii*, *S. chamaemespilus*, *S. sudetica*, *S. aucuparia* y *S. hybrida* presentan teselas de pequeña superficie y tamaño similar entre ellas, con mayor resistencia a las perturbaciones, menor plasticidad a las condiciones del medio, y con pobre capacidad de acogida de especies con requerimiento de área interior lo que dificulta el intercambio genético entre las poblaciones de estas especies.

El segundo factor «Distribución de las teselas» hace referencia a la configuración espacial del área geográfica de las especies. Evalúa el grado y la forma en la que se produce la atomización mediante la densidad de recintos y su perímetro. Las poblaciones de *Sorbus hybrida*, *S. aucuparia*, *S. torminalis* y *S. aria*, están muy fragmentadas con un importante efecto borde. El número de recintos juega un papel sin duda preponderante en la posibilidad de formación de híbridos, sobre todo en el caso de *Sorbus aria* que participa en todos los cruzamientos que dan origen a los híbridos peninsulares. Sin embargo, *Sorbus domestica*, *S. latifolia*, *S. mougeotii*, *S. chamaemespilus*, *S. sudetica* se encuentran concentradas espacialmente con un efecto borde de menor trascendencia.

El tercer factor «Complejidad y cohesión de las teselas» también está relacionado con la configuración espacial. Los índices que integran este factor son dimensión media fractal, índices de forma y de cohesión. *S. sudetica* y en menor medida *S. aucuparia* y *S. chamaemespilus* tienen en el territorio peninsular teselas de borde irregular con formas elongadas, con una alta cohesión espacial. Estos caracteres se aso-














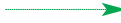
Denominación del factor	Índice (métrica del paisaje)	Interpretación gráfica del factor (+)..... (-)	
F1: Tamaño y variabilidad de los recintos de mayor importancia areal Varianza explicada: 39,4%	Superficie media cuadrática de los recintos Desviación estándar		
Aspecto analizado: COMPOSICIÓN		Recintos grandes y alta variabilidad en el tamaño de los recintos	Recintos pequeños de tamaño uniforme
TAMAÑO TESELAR			
	Leyenda gráfica		
F2: Atomización del área de distribución natural Varianza explicada: 26,8%	Densidad de recintos Perímetro por tesela		
Aspecto analizado: CONFIGURACIÓN		Muy fragmentados con escaso borde	Poco fragmentados con efecto borde importante
DISTRIBUCION DE LAS TESELAS			
	Leyenda gráfica		
F3: Cohesión entre teselas y Complejidad de teselas Varianza explicada: 14,4%	Dimensión fractal media del rodal Índice de forma Índice de cohesión		
Aspecto analizado: CONFIGURACIÓN		Cohesión alta entre teselas de forma elongada y bordes irregulares	Cohesión baja entre teselas de forma redondeada y bordes regulares
COMPLEJIDAD Y COHESION DE LAS TESELAS			
	Leyenda gráfica		
F4: Zonas de transición o corredores entre teselas (matriz) Varianza explicada: 13,7%	Densidad de perímetro Distancia media entre teselas		
Aspecto analizado: CONFIGURACIÓN		Pequeños con contraste	Amplias sin contraste
BORDE Y CONECTIVIDAD			
	Leyenda gráfica		

Tabla 1. Descripción de los componentes principales o factores del patrón espacial de las especies del género *Sorbus* en España.
Table 1. Description of the principal components or factors of the spatial pattern of the species of the genre *Sorbus* in Spain.

cion habitualmente a altos grado de adaptación de las especies a condiciones ambientales heterogéneas, la existencia de microclimas y una elevada capacidad de intercambio de flujos de materia y energía con la matriz territo-

rial. En la parte contraria de la balanza, *S. aria*, *S. latifolia* y *S. hybrida* tienen bordes regulares y formas más o menos redondeadas con una baja cohesión espacial.

El último factor mide las características de la zona de transición o corredores entre teselas, para ello utiliza la distancia media entre teselas y la densidad de perímetros. *Sorbus mougeotii* y *S. latifolia* y, en menor medida, *S. hybrida* tienen zonas de transición entre sus teselas relativamente pequeñas, con una elevada zona de contacto con la matriz en la que están insertas. Esta circunstancia se vincula frecuentemente con la mayor facilidad de migración de las especies de fauna asociada a estos hábitats. Circunstancia opuesta se produce en *S. domestica* con amplias zonas de transición entre sus teselas con escaso contacto con la matriz en la que están insertas.

¿Existen patrones espaciales diferenciados para cada especie?

El cálculo de las puntuaciones factoriales por especie nos permite conocer (véase figura nº 2) la estructura subyacente en los patrones espaciales. Esta «radiografía paisajística» o «espectrómetro espacial» revela la existencia de una estructura única para cada especie. En este auténtico «pasaporte paisajístico», cada una de ellas tiene un factor con mayor relevancia, hecho que nos permitirá posteriormente establecer una clasificación del territorio de los serbales y mostajos españoles sobre la base de su «huella paisajística».

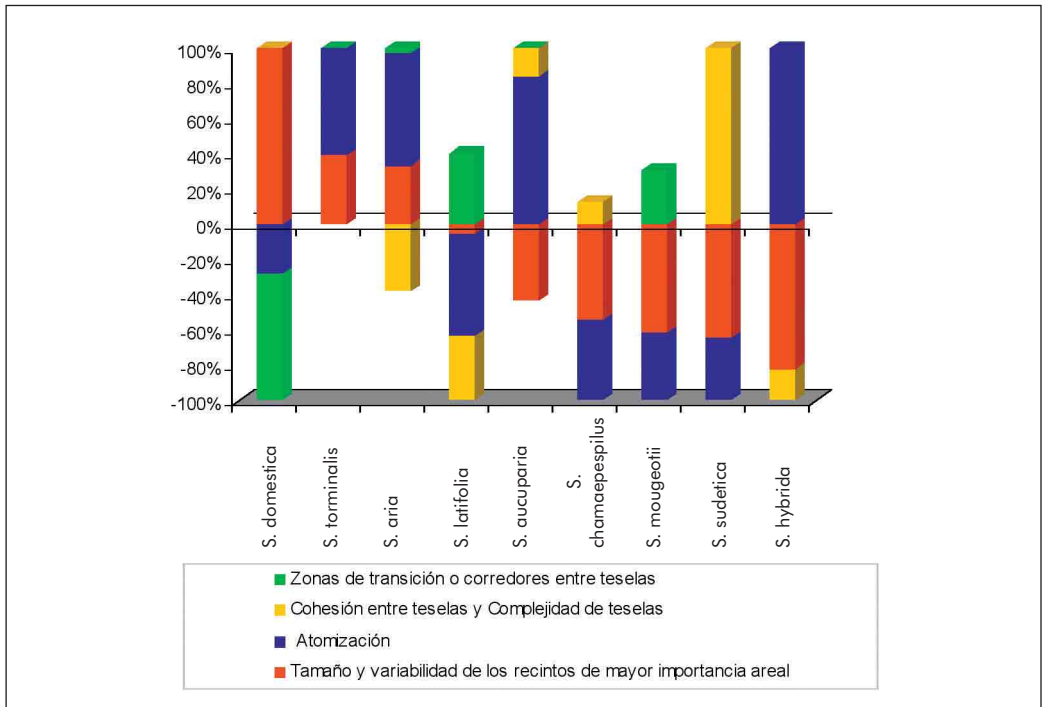


Figura 2. Reparto de las puntuaciones factoriales de cada componente principal por especie en el género Sorbus.
 Figure 2. Allotment of the factorials scores of every principal component for species in the genre Sorbus.

Por especies, cabe señalar cómo el jerbo (*Sorbus domestica*), única especie que no participa en el proceso de apomixis e hibridación, presenta un amplio tamaño de los recintos, con

una elevada variabilidad de los mismos como principal característica de su paisaje frente al resto de taxones. Es la composición y no la configuración la clave que explica a esta especie

cie, escasamente atomizada y con baja conectividad entre sus poblaciones. Los corredores entre poblaciones son amplios con escaso contacto con la matriz territorial.

Sorbus aria, responsable de la formación de todos los híbridos de la península, está muy fragmentada, con teselas de dimensión muy variable, con formas regulares y baja cohesión, circunstancias que apuntan a la fragilidad de su distribución. *S. torminalis* también se encuentra muy parcelado con teselas de dimensión muy variable.

S. aucuparia y *S. hybrida*, especie parental e híbrida respectivamente, participan ambas de poblaciones con una alta atomización en teselas de pequeña superficie. Si bien la especie parental presenta una mayor capacidad de intercambio con el medio y conectividad entre sus teselas, por la mayor cohesión de sus recintos e irregularidad en sus bordes.

El patrón espacial de la especie parental *S. chamaemespilus* está más relacionado con los caracteres territoriales propios de las especies híbridas: Tiene una escasa variabilidad en el tamaño de los recintos, generalmente pequeños, con una distribución de teselas poco fragmentada, pero con un efecto borde acusado. Estas circunstancias crean condiciones microclimáticas de efecto trascendente en la estructura y composición de las poblaciones, debido al escaso tamaño de las teselas y merecen una atención especial desde el punto de vista de la capacidad de las teselas, de sustentar a las especies animales responsables de la dispersión de semillas y colonización de nuevos territorios. El híbrido en cuya génesis participa - *S. sudetica* - hereda estas características territoriales destacando de manera significativa sobre la especie parental por una cohesión alta entre sus poblaciones con formas geométricas elongadas de bordes irregulares. Esto acentúa el papel del efecto borde sobre el híbrido.

Las zonas de transición o corredores entre las poblaciones del híbrido *S. mougeotii* son pequeñas con elevado contraste y zona de intercambio con la matriz territorial en la que se encuentran ubicadas. Tiene, al igual que muchos

híbridos del género, una escasa variabilidad en el tamaño de los recintos, generalmente pequeños. Sin embargo, se diferencia del otro híbrido, *S. hybrida*, creado por las mismas especies parentales *Sorbus aria* y *Sorbus aucuparia*, por una distribución de teselas poco fragmentada con un efecto borde acusado en sus poblaciones.

S. latifolia es la especie híbrida que presenta una estructura territorial más peculiar y diferenciada de sus progenitores. Del patrón frecuente en otros híbridos de conformar una baja atomización diverge por disponer tanto de una cohesión baja entre poblaciones de cierto tamaño con forma redondeada y bordes regulares como por contar con zonas de transición o corredores relativamente pequeños entre ellas con un contraste elevado.

De la simple observación de la gráfica se puede apreciar cómo las especies que desempeñan el papel de parental o de híbrido presentan ciertas analogías entre sí.

¿Es posible abordar una clasificación paisajística de los patrones espaciales detectados?

Los resultados obtenidos para cada especie del género *Sorbus* en la Península Ibérica y en Baleares revelan que existe una componente principal del paisaje propia y característica, que define la estructura espacial de la distribución geográfica de sus áreas naturales. En la figura nº 3 se resumen los componentes detectados y su relación directa (+) o inversa (-) para definir el área de distribución natural de cada especie.

A partir de él se ha elaborado en forma de clave dicotómica la «taxonomía paisajística» (véase la tabla nº 2), en función del patrón espacial de cada especie del género.

Se ha efectuado un agrupamiento de paisajes según su grado de semejanza mediante técnicas de análisis estadístico de análisis de conglomerados jerárquicos (figura 4). La construcción de este dendrograma nos permite evaluar el grado de similitud entre los distintos «pasa-

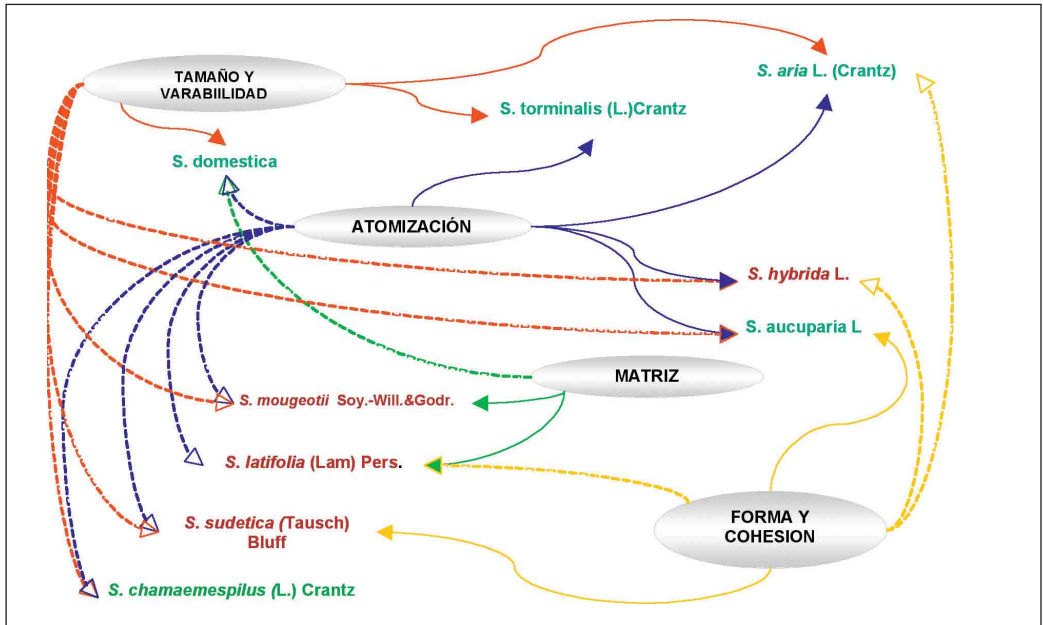


Figura 3. Grafo de las estructuras paisajísticas encontradas en las especies del género Sorbus en España.
Figure 3. Graph of the landscape structures found in the species of the genre Sorbus in Spain.

portes paisajísticos», conocer qué especies tienen una estructura más semejante y cuáles presentan una distribución sumamente dispar.

Sorbus domestica presenta un paisaje muy alejado del resto de taxones. Mientras, el resto de especies del género se agrupan en dos partidos: *Sorbus aria*, *S. latifolia*, *S. aucuparia*, y *S. terminalis* claramente análogos entre sí, al igual que ocurre entre *Sorbus hybrida*, *S. sudetica*, *S. chamaemespilus*, y *S. mougeotii*. Estos resultados sugieren la existencia de cierto grado de semejanza en la estructura espacial (composición y configuración) en la que se distribuyen las especies del género *Sorbus* en el territorio en función de su modo de reproducción.

¿Existen analogías y/o diferencias entre la distribución espacial de especies parentales e híbridas, entre especies sexuales y apomícticas?

El estudio de la variabilidad geográfica en la distribución de las especies permite compren-

der la naturaleza de las interacciones que se producen con su medio abiótico y biótico e intentar explicar la diversidad de formas que observamos en el presente.

Para determinar si existe un vínculo entre la manera en que se distribuyen las especies del género en el territorio y sus modos de reproducción se ha efectuado un agrupamiento de paisajes, mediante técnicas estadísticas de análisis de conglomerados, de las principales formas de reproducción causantes de la complejidad y riqueza del género *Sorbus* (figura nº 5), con el fin de detectar evidencias de ciertos rasgos comunes en su distribución territorial. Los aspectos analizados para concretar su modo de reproducción han sido cuatro: sexualidad, apomixis, hibridación y nivel de poliploidía.

La reducida superficie de sus poblaciones, con un tamaño muy similar entre ellas, y la baja conectividad entre las teselas, con zonas de transición extensas sin contrastes con el entorno, son rasgos estrechamente relacionados

DISTRIBUCION DE LAS TESELAS	
1. Muy fragmentados con escaso borde	2
1. Sin las características anteriores	3
TAMAÑO DE LAS TESELAS	
2. Recintos grandes y alta variabilidad en el tamaño de los recintos	4
2. Recintos pequeños de tamaño uniforme	5
COMPLEJIDAD Y COHESION DE LAS TESELAS	
4. Cohesión baja entre teselas, de forma redondeada y bordes regulares	<i>S. aria</i> L. (Crantz)
4. Sin las características anteriores	<i>S. torminalis</i> (L.) Crantz
COMPLEJIDAD Y COHESION DE LAS TESELAS	
5. Cohesión baja entre teselas, de forma redondeada y bordes regulares	<i>S. aucuparia</i> L
5. Cohesión alta entre teselas de forma elongada y bordes irregulares	<i>S. hybrida</i> L
TAMAÑO DE LAS TESELAS	
3. Recintos grandes y alta variabilidad en el tamaño de los recintos	<i>S. domestica</i> L
3. Sin las características anteriores	6
BORDE Y CONECTIVIDAD	
6. Zonas de transición o corredores entre teselas(matriz) Pequeños con contraste	7
6. Sin las características anteriores	8
COMPLEJIDAD Y COHESION DE LAS TESELAS	
7. Cohesión baja entre teselas, de forma redondeada y bordes regulares	<i>S. latifolia</i> (Lam) Pers
7. Sin las características anteriores	9
COMPLEJIDAD Y COHESION DE LAS TESELAS	
8. Cohesión alta entre teselas de forma elongada y bordes irregulares	<i>S. sudetica</i> (Tausch) Bluff
8. Sin las características anteriores	<i>S. chamaemespilus</i> (L.) Crantz
TAMAÑO DE LAS TESELAS	
9. Recintos pequeños de tamaño uniforme	<i>S. mougeotii</i> Soy.-Will.&Godr
9. Sin las características anteriores	Fin

Tabla 2. Clave dicotómica de clasificación de los patrones espaciales del paisaje de los serbales y mostajos españoles.

Table 2. Classification Key of the spatial pattern of the landscape of Spanish Sorbus.

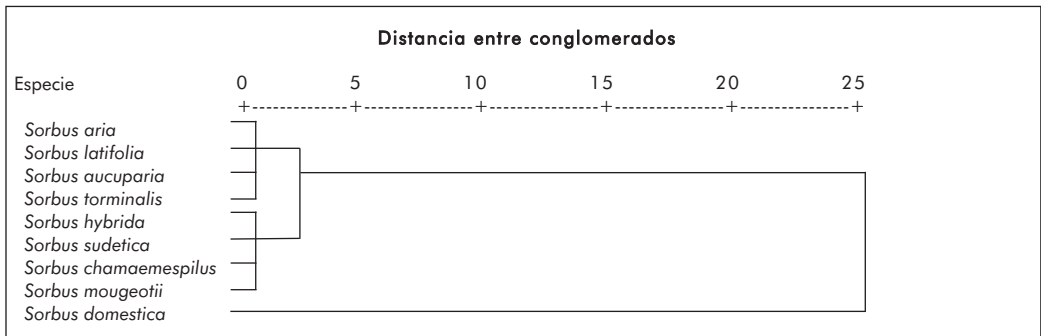


Figura 4. Dendrograma de similitud entre los paisajes de los serbales y mostajos españoles mediante técnicas de análisis de conglomerados jerárquicos (Método de enlace promedio entre grupos -distancia euclídea).

Figure 4. Dendrogram of similarity between the landscapes by means of technologies of analysis of hierarchic conglomerates (Method of average link between groups – Euclidean distance).

con el carácter híbrido, apomíctico y con un elevado nivel de poliploidía. Las especies híbridas tienen una estrecha relación con las que

poseen un carácter apomíctico y con niveles crecientes de complejidad poliploide. Su comportamiento es claramente divergente con las

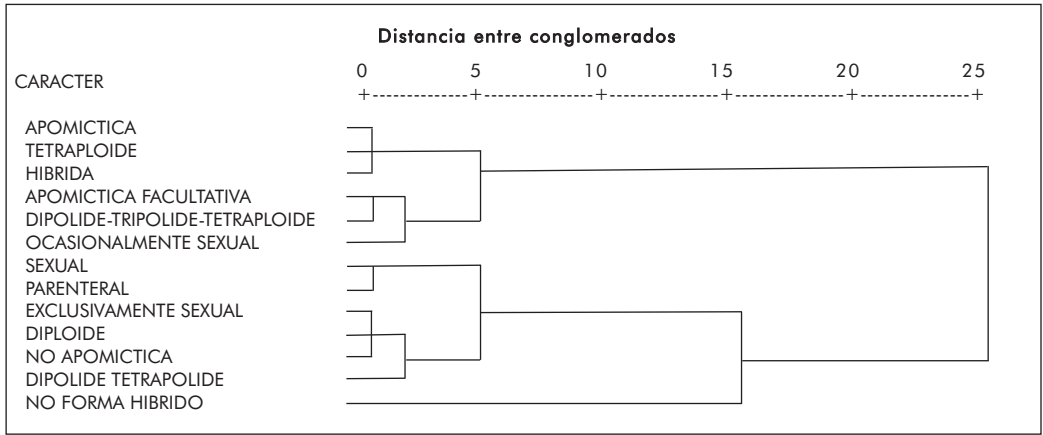


Figura 5. Dendrograma de similitud entre distintas formas de reproducción de los serbales y mostajos españoles mediante técnicas de análisis de conglomerados jerárquicos (Método Ward-distancia euclídea).

Figure 5. Dendrogram of similarity between different ways of reproduction by means of technologies of analysis of hierarchic conglomerates (Ward Method-Euclidean distance).

especies de reproducción sexual preferente o exclusiva.

El segundo conglomerado presenta una alta conectividad con zonas de transición de pequeña superficie y alta capacidad de intercambio con ellas de las poblaciones, que, por otro lado, se encuentran poco fragmentadas y poseen un efecto borde importante que maximiza las posibilidades de intercambio con el entorno. Unido a esto, su baja cohesión apunta a cierta variabilidad en el tamaño de las tesselas. Estos son los rasgos vinculados con la reproducción sexual ocasional, la apomixis facultativa y con una amplia ambivalencia de niveles de poliploidía.

El último grupo de caracteres, tamaño amplio de las poblaciones, alta cohesión y conectividad, incluye las especies sexuales o exclusivamente sexuales, que con carácter parental tiene generalmente niveles más simples de poliploidía.

Una vez más este análisis revela cómo el paisaje de *Sorbus domestica*, única especie que no forma híbridos, tiene un carácter espacial completamente distinto al resto de taxones del género.

ORDENACIÓN DEL TERRITORIO

Una de las principales aplicaciones de la ecología del paisaje es establecer hipótesis cualitativas sobre qué estructura del territorio está vinculada a un determinado proceso (FORMAN, 2004). En nuestro caso, el proceso analizado es el elenco de modos de reproducción del género *Sorbus* que ha dado origen a una diversidad tan novel. Su conocimiento aporta hipótesis valiosas para: determinar el efecto de los usos y actividades que se dan cita sobre el territorio, analizar distintos escenarios de clasificación de usos del suelo, prever la evolución de los modos de reproducción bajo criterios de gestión forestal concretos o evaluar desde una perspectiva ecológica la repercusión de la ordenación territorial. Estas hipótesis, que deberán ser corroboradas mediante estudios genéticos, establecen un borrador inicial que apoya a la conservación del material genético del género al dotar a los gestores de una herramienta útil en la redacción de los numerosos informes ambientales que demanda gran parte de la legislación sectorial estatal y autonómica actuales. Las hipótesis planteadas se agrupan en el carácter se-

xual, apomítico, híbrido y poliploide de las especies del género.

Especies de reproducción sexual

El área natural de las especies con reproducción sexual marcada tiene mayor presencia en el territorio peninsular que la presentada por las de carácter apomítico. Además, su patrón espacial adquiere una estructura territorial diametralmente opuesta a la observada en especies apomíticas, con poblaciones de superficie amplia caracterizadas por altos índices de cohesión y conectividad.

Para favorecer espacialmente la reproducción sexual de los taxones del género (figura nº 6) se precisan incrementos moderadamente altos de la cohesión entre las poblaciones de cada especie, acompañados de amplios aumentos superficiales efectuados mediante formas elongadas. Estas operaciones se deberían efectuar preferentemente en las poblaciones de mayor tamaño.

Igualmente, el aumento de la fractalidad e irregularidad de los bordes de las poblaciones

en sus telas también favorece la reproducción sexual, aspecto tradicionalmente asociado a la creación de ecotonos. Merece una atención especial en estudios futuros corroborar nuestros resultados iniciales, que apuntan a cómo la reproducción sexual se ve estimulada por la existencia de hábitat suficiente para especies animales propias del interior de nuestros montes y por la fauna típicas de las zonas de borde forestal. Y como una distribución geográfica que provoca la ausencia de ambas induce a una reproducción sexual esporádica.

A su vez y conforme a nuestros resultados, cuanto más reducida y heterogéneo sea el tamaño de las poblaciones de la distribución natural total de una especie del género en la península, se favorece la aparición de formas de reproducción sexual ocasional.

Especies híbridas

El componente principal del paisaje, en la Península Ibérica, de las especies híbridas del género (figura 7) es el escaso tamaño de sus poblaciones, con una superficie muy semejante entre sí. Las poblaciones –a pesar de estar poco frag-

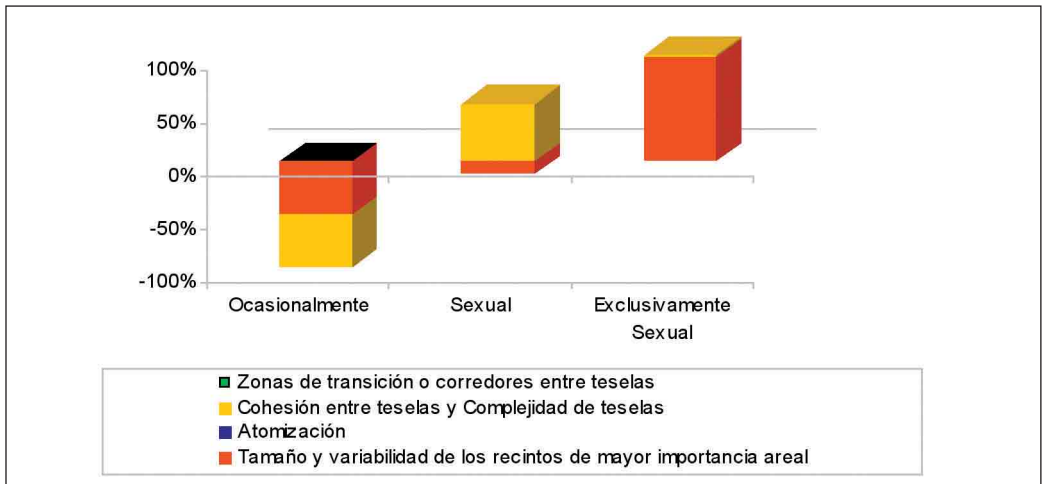


Figura 6. Puntuaciones factoriales acumuladas (superiores al 10%) de los componentes principales del paisaje de la reproducción sexual de los taxones del género *Sorbus*.

Figure 6. Accumulated factorial scores (top to 10 %) of the principal components of the landscape of the sexual reproduction of the taxons of the genre *Sorbus*.

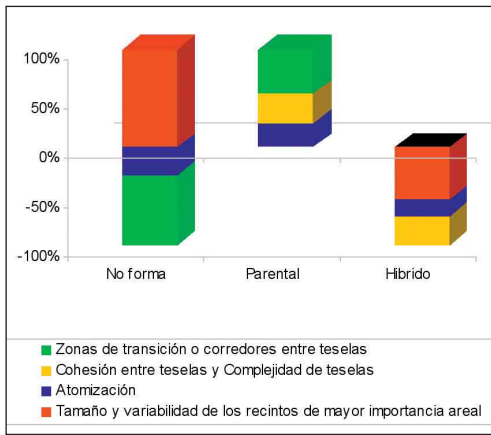


Figura 7. Puntuaciones factoriales acumuladas (superiores al 10%) de los componentes principales del paisaje del carácter híbrido de los taxones del género *Sorbus*.

Figure 7. Accumulated factorial scores (top to 10 %) of the principal components of the landscape of the hybrid character of the taxas of the genre *Sorbus*.

mentadas— tienen una baja cohesión espacial, lo cual implica que se ubican en localizaciones geográficas muy concretas y alejadas entre ellas que tienen formas alargadas de límites irregulares. Presentan en definitiva una cierta estructura espacial caracterizada por el aislamiento, con poblaciones dispersas con débil composición.

Fenómenos que provoquen la formación de zonas de hibridación de pequeña superficie con gran longitud de perímetro e irregularidad en los bordes en sus teselas son las configuraciones espaciales que favorecen la aparición de fenómenos de especiación mediante hibridación. La existencia de especies parentales con una configuración territorial formada por corredores pequeños, con elevado contraste y sinuosidad en sus bordes, es otro factor desencadenante de la aparición de las zonas de hibridación en el género. Al superponer los mapas de distribución de los taxones híbridos con los de sus parentales (véanse las figuras 8, 9, 10 y 11) se aprecia que se solapan en un buen porcentaje (94,0% para *Sorbus sudetica*; 96,6% para *Sorbus hybrida*; 75,8% para *Sorbus mougeotii*; 70,9% para *Sorbus latifolia*).

Especies apomícticas

Las especies apomícticas del género *Sorbus* (figura nº 12) se caracterizan por tener un tamaño pequeño de las poblaciones que integran su área de distribución. Presentan una probabilidad de conectividad escasa entre las distintas poblaciones muy alejadas entre sí. La estructura del paisaje apomíctico se caracteriza por una elevada correlación espacial en agregados no aleatorios de sus poblaciones, con composiciones de baja intensidad.

La apomixis facultativa se ve favorecida en las situaciones en las que se producen una pérdida de cohesión de las poblaciones con ligeras disminuciones de la fractalidad e irregularidad de forma y perímetro, unido a la aparición de zonas de transición o corredores pequeños entre sus poblaciones, con alto grado de contraste con la matriz territorial, bien sea por la acción humana sobre el territorio, por la acción de factores abióticos o como consecuencia de relaciones de competencia con otros taxones.

Especies con niveles de poliploidía creciente y variada

La poliploidía sucede en diversas estructuras del paisaje (figura nº 13); es decir la adopción de distintos niveles de poliploidía por las especies del género es muy heterogénea en el paisaje.

El aislamiento entre poblaciones de pequeña superficie de una especie favorece la aparición de formas tetraploides, muy ligadas a la aparición de la apomixis. Mientras que tamaños amplios de teselas inducen la aparición de formas diploides, vinculadas a formas de reproducción sexual.

El carácter mixto diploide y tetraploide concurre cuando el área de distribución geográfica está atomizada. Fenómenos que producen numerosas y pequeñas poblaciones, con una complejidad geométrica de sus bordes e irregulari-



Figura 8. Mapa de distribución del área natural del taxón híbrido *Sorbus sudetica* (en rojo) y sus dos especies parentales *S. chamaemespilus* (en amarillo) y *S. aria* (en azul).

Figure 8. Distribution map of the natural area of the hybrid taxa *Sorbus sudetica* (in red) and its two parents species *S. chamaemespilus* (in yellow) and *S. aria* (in blue).

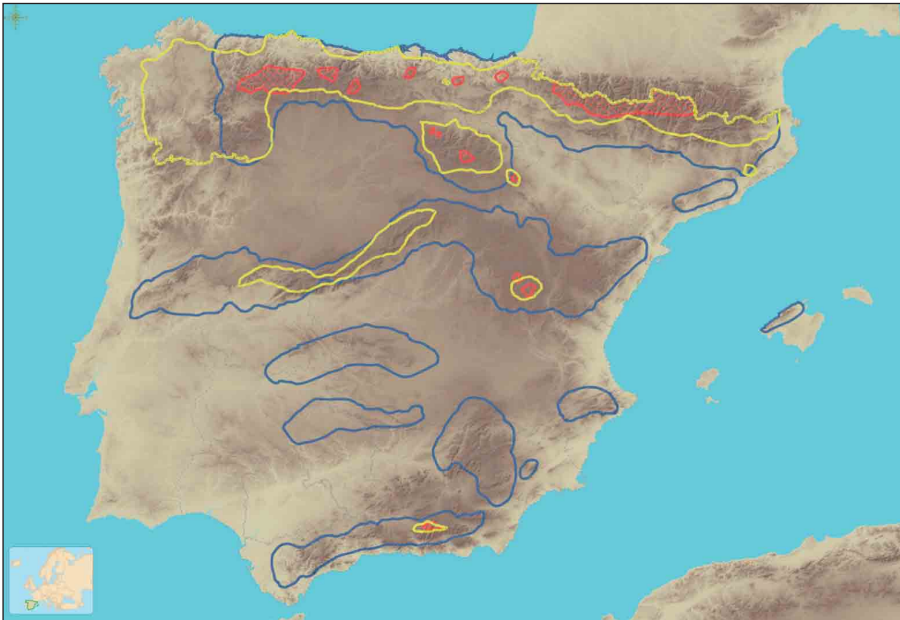


Figura 9. Mapa de distribución del área natural del taxón híbrido *Sorbus hybrida* (en rojo) y sus dos especies parentales *S. aucuparia* (en amarillo) y *S. aria* (en azul).

Figure 9. Distribution map of the natural area of the hybrid taxa *Sorbus hybrida* (in red) and its two parents species *S. aucuparia* (in yellow) and *S. aria* (in blue).

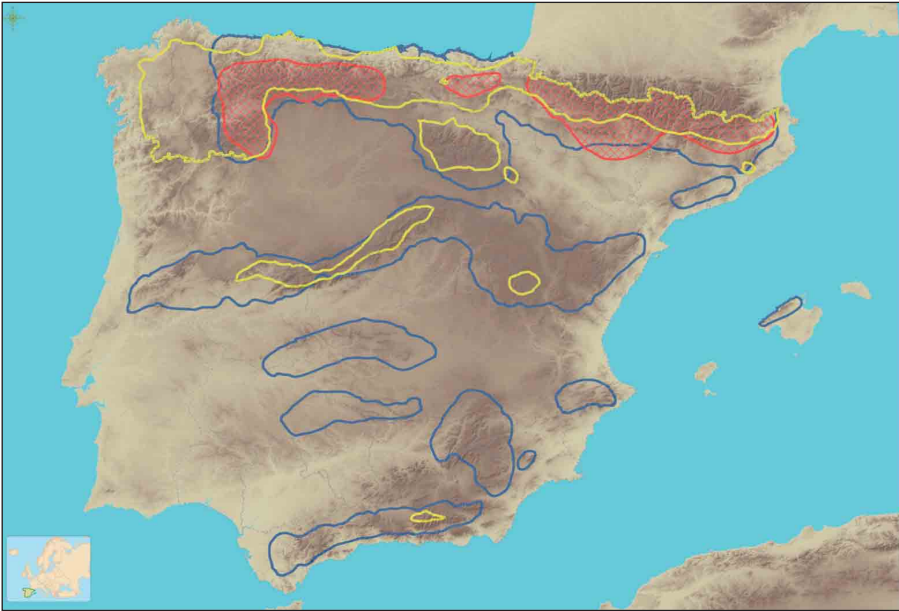


Figura 10. Mapa de distribución del área natural del taxón híbrido *Sorbus mougeotii* (en rojo) y sus dos especies parentales *S. aucuparia* (en amarillo) y *S. aria* (en azul).

Figure 10. Distribution map of the natural area of the hybrid taxa *Sorbus mougeotii* (in red) and its two parents species *S. aucuparia* (in yellow) and *S. aria* (in blue).

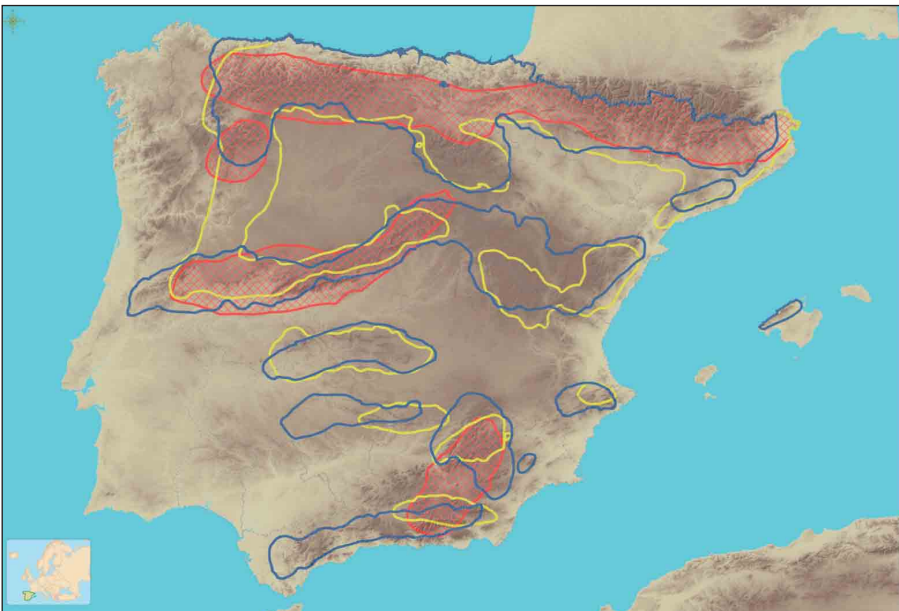


Figura 11. Mapa de distribución del área natural del taxón híbrido *Sorbus latifolia* (en rojo) y sus dos especies parentales *S. torminalis* (en amarillo) y *S. aria* (en azul).

Figure 11. Distribution map of the natural area of the hybrid taxa *Sorbus latifolia* (in red) and its two parents species *S. torminalis* (in yellow) and *S. aria* (in blue).

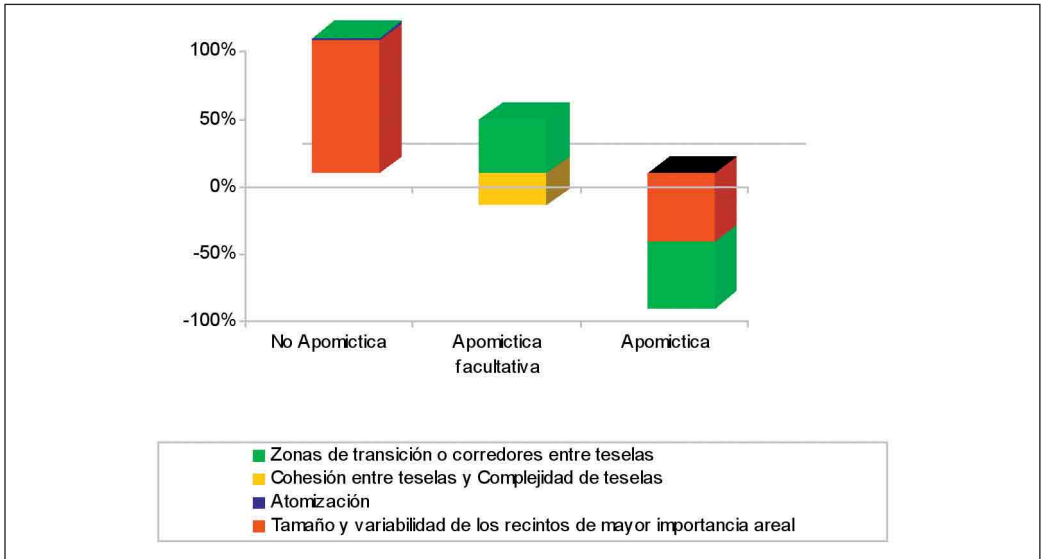


Figura 12. Puntuaciones factoriales acumuladas (superiores al 10%) de los componentes principales del paisaje del carácter apomíctico de los taxones del género *Sorbus*.

Figure 12. Accumulated factorial scores (top to 10 %) of the principal components of the landscape of the apomictic character of the taxa of the genre *Sorbus*.

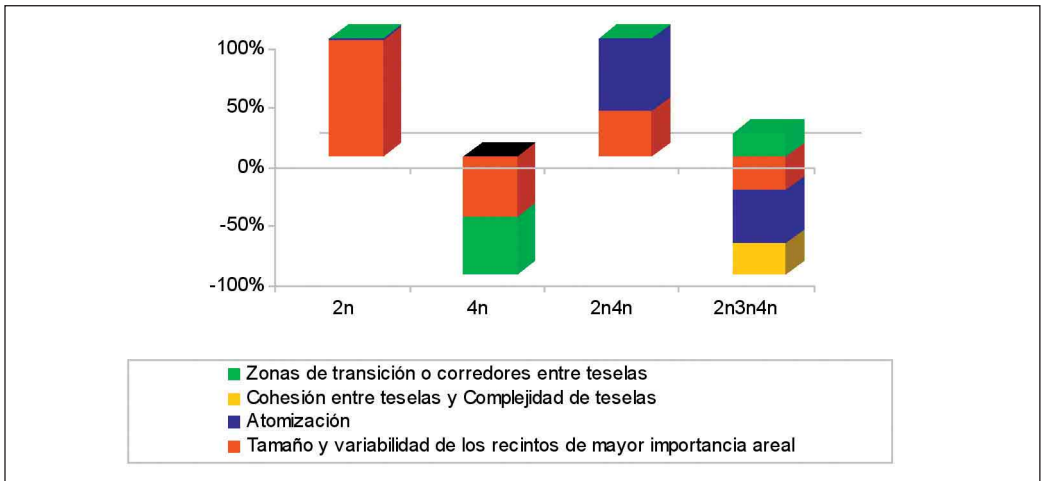


Figura 13. Puntuaciones factoriales acumuladas (superiores al 10%) de los componentes principales del paisaje del carácter poliploide de los taxones del género *Sorbus*.

Figure 13. Accumulated factorial scores (top to 10 %) of the principal components of the landscape of the polyploid character of the taxa of the genre *Sorbus*.

dad en su forma, con pérdida de cohesión y una disminución de las áreas naturales son las causas que apuntan a que conviva un elevado nivel de complejidad poliploide en la península.

CONCLUSIONES

Existen patrones espaciales claros en la distribución geográfica de los taxones del género

Sorbus, lo que permite construir una clave de caracterización de los paisajes de los serbales y mostajos españoles.

Este rápido repaso al paisaje de la especie del género *Sorbus* en la Península Ibérica e Islas Baleares demuestra la estrecha relación existente entre diversas características del paisaje y las formas de reproducción (apomítica o sexual), el papel parental o híbrido desempeñado por cada taxón, y su mayor o menor nivel de poliploidía.

Una consecuencia que se desprende de las relaciones halladas es que la adopción de medidas de gestión en los recintos que incidan sobre alguna de las características del paisaje enunciadas con anterioridad pueden favorecer (o dificultar) la aparición de determinadas formas de reproducción (apomítica o sexual) así como de procesos de hibridación y de poliploidía. La conservación in situ de las especies del género debe considerar estos aspectos para garantizar la biodiversidad del taxón.

Las especies híbridas no son taxones subordinados a la presencia de sus parentales. Los cuatro híbridos muestran su independencia de forma fehaciente en las áreas que colonizan de forma exclusiva, demostrando su eficiencia reproductiva por apomixis o sexual.

Los trabajos en materia genética, efectuados en algunos países de la Unión Europea, son todavía insuficientes para conocer la sorprendente diversidad natural de los serbales y mostajos. Parece conveniente (por no decir necesario) abordar estudios genéticos más amplios sobre este género en España y en el resto

de Europa. El género *Sorbus* ofrece un aliciente especial al poseer una estrategia reproductiva variada que incluye a la apomixis. Se abre un vasto panorama de apasionante trabajo para los genetistas que habitualmente sólo han estudiado la apomixis en plantas herbáceas y arbustivas. A partir de la cartografía elaborada por botánicos, la ecología del paisaje ofrece respuestas parciales (aunque clarificadoras) que otros especialistas deberán refrendar. Tras los necesarios estudios se podrá dar respuesta a un amplio abanico de incógnitas que el género *Sorbus* esconde –siempre disperso– en los diferentes bosques de Europa:

- ¿Cuántas líneas clonales hay? ¿Son los clones comunes en poblaciones geográficamente separadas?
- ¿Cuántas líneas clonales se producen de forma natural? ¿Con qué frecuencia y en qué situación? ¿Cuáles son estables?
- ¿En qué condiciones ambientales es preponderante la apomixis, la hibridación y la formación de clones?
- ¿En que condiciones ambientales son más eficaces biológicamente (competitivos) los híbridos que los individuos parentales?

La respuesta a estas cuestiones debe ser multidisciplinar: la genética, la botánica y la ecología del paisaje tienen una cita con el género *Sorbus* ante un singular reto, de indudable aplicación práctica en la gestión sostenible de unas especies forestales, que desempeñan múltiples utilidades protectoras y productoras en nuestros ecosistemas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AEDO, C. & ALDASORO, J.J. 1998. «23. *Sorbus* L», en CASTROVIEJO (gen. ed.), Muñoz F & Navarro C. (vol. ed.), 1998: 414-429 - Flora iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. VI, *Rosaceae*. - Real Jardín Botánico. C.S.I.C. Madrid.
- ALDASORO, J.J., AEDO, C., MUÑOZ, F., PANDO, F. & NAVARRO, C. 2004. Revision of *Sorbus* Subgenera *Aria* and *Torminaria* (Rosaceae-Maloideae). Systematic botany Monographs 69. 148 pp. Ed. The American Society of plant taxonomist. Michigan. USA.

- BICKNELL, R.A. & KOLTUNOW, A.M. 2004. Understanding Apomixis: Recent Advances and Remaining Conundrums. *The Plant Cell* 16: 228–245.
- COWAN, R., RICH, T.C.G. & FAY, M. 2002. Apomixis, occasional sex, hybridisation; what's happening with *Sorbus*? Plant species-level systematics: patterns, processes and new applications international symposium. Leiden.
- DEMESURE-MUSCH, B. & ODDOU-MURATORIO, S. 2004. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for wild service tree (*Sorbus torminalis*). International Plant Genetic Resources Institute. Roma.
- DUFRESNE, F. & HEBERT, P.D.N. 1998. Temperature-related differences in life-history characteristics between diploid and polyploid clones of the *Daphnia pulex* complex. *Ecoscience* 05 (4).
- ENNOS, R., FRENCH, G.C. & HOLLINGSWORTH, P.M. 2005. Conserving taxonomic complexity. *Trends Ecology and Evolution* 20: 4.
- FORMAN, R.T.T. 2004. Mosaico territorial para la región metropolitana de Barcelona. Ed. Gustavo Gil. 150 pp. Barcelona.
- NELSON-JONES, E.B., BRIGGS, D. & SMITH, A.G. 2002. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus*. *Theor. Appl. Genet.* 105: 953-963
- ORIA DE RUEDA, J.A. & MARTÍNEZ DE AZAGRA, A. 2004. Verbreitung der Baumart Speierling (*Sorbus domestica* L.) in Spanien. *Corminaria* 22: 3-8.
- ORIA DE RUEDA, J.A. & MARTÍNEZ DE AZAGRA, A. 2005. Die Elsbeere (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) und andere Arten der Gattung *Sorbus* in Spanien. *Corminaria* 24: 3-11.
- ORIA DE RUEDA, J.A., MARTÍNEZ DE AZAGRA, A. & ALVAREZ, A. 2006. Botánica forestal del género «*Sorbus*» en España. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales* 15 (1): 166-186.
- PERFECTTI, F. 2003. Especiación: modos y mecanismos Evolución: Cap. 18. La base de la biología. Proyecto Sur. España.
- ROBERTSON, A., NEWTON, A.C. & ENNOS, R.A. 2004 a. Breeding systems and continuing evolution in the endemic *Sorbus* taxa on Arran. *Heredity* 14.
- ROBERTSON, A., NEWTON, A.C. & ENNOS, R.A. 2004 b. Multiple hybrid origins, genetic diversity and population genetic structure of two endemic *Sorbus* taxa on the Isle of Arran, Scotland. *Molecular Ecology* 13 (1): 123-34.
- SUZUKI, J. & HUTCHINGS, M.J. 1997. Interactions between shoots in clonal plants and the effects of stored resources on the structure of shoot populations. - In: de Kroon, H. and van Groenendaal, J. (eds.): *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. 311-330. Leiden.
- ROTACH, P. 2003. EUFORGEN. Technical Guidelines for genetic conservation and use for service tree (*Sorbus domestica*). International Plant Genetic Resources Institute. Roma.
- XIE, Z.W., LU, Y.Q., GE, S., HONG, D.Y. & LI, F.Z. 2001. Clonality in wild rice (*Oryza rufipogon*, poaceae) and its implications for conservation management. *American Journal of Botany* 88 (6): 1058–1064.
- WANG, H., DURANT MCARTHUR, E. & FREEMAN, D.C. 1999. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*artemisia tridentata*:asteraceae). IX. elemental uptake and niche separation. *American Journal of Botany* 86 (8): 1099–1107.
- XIE, ZW., LU, Y.Q., GE, S., HONG, D.Y. & LI, FZ. 2001. Clonality in wild rice (*Oryza rufipogon*, poaceae) and its implications for conservation management. *American Journal of Botany* 88 (6): 1058–1064.