



# 7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios  
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia  
Cáceres, Extremadura

---

---

7CFE01-031

---

---

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales  
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017  
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## Efecto alelopático de la hojarasca de *Cistus ladanifer* L. sobre varias especies de matorral mediterráneo.

ALÍAS GALLEGO, J.C.<sup>1</sup>, SOSA DÍA, T.<sup>1</sup>, GONZÁLEZ CARO, J.<sup>1</sup>, HINOJAL, CAMPOS, V.<sup>1</sup>, CHAVES LOBÓN, N.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Extremadura. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología Vegetal, Ecología y Ciencias de la Tierra..

### Resumen

*Cistus ladanifer* L., es una especie de matorral mediterráneo ampliamente distribuido y mayoritario en muchas áreas del suroeste ibérico. De él se ha reportado su capacidad alelopática sobre diversos taxones y cuáles pueden ser las vías de incorporación de sus compuestos alelopáticos al sistema suelo. En este sentido se ha diseñado un experiencia que pretende valorar el efecto de la hojarasca de *C. ladanifer* sobre la germinación y desarrollo de varias especies de matorral mediterráneo. Semillas de *Retama sphaerocarpa*, *Lavandula stoechas*, *Cistus salvifolius*, *Cistus crispus*, fueron sembradas en sustratos con diferentes concentraciones y tipos de hojarasca de *C. ladanifer*. Se midieron los siguientes parámetros: Cantidad de compuestos en la hojarasca, % germinación, longitud raíz, longitud de cotiledones y su peso seco por individuo, así como el IG (índice Germinación). la presencia de compuestos alelopáticos en la hojarasca de *C. ladanifer* podría limita la germinación y establecimiento de plántulas de las especies de matorral estudiadas, principalmente *L. stoechas*.

### Palabras clave

Alelopatía, jara, interacción ecológica, germinación, regeneración.

### 1. Introducción

El ciclo natural de regeneración de las poblaciones vegetales conlleva procesos como la producción de semillas, dispersión, germinación y establecimiento de plántulas los cuales influyen decisivamente sobre el resultado final (Schemske et al., 1994). Si una de estas etapas tiene probabilidad de éxito baja, la regeneración de la especie estará limitada (Jordano et al., 2002). Por otro lado, los patrones de asociación de las especies son el resultado de múltiples factores como la cantidad de recursos disponibles, la competencia interespecifica existente, u otro tipo de interacciones ecológicas que operan en la comunidad y que afectan a su estructura y funcionamiento (Tilman, 1982). En el caso de las comunidades de arbustos, las condiciones existentes bajo su cobertura permiten que las plántulas de diferentes especies leñosas pueden establecerse en sus respectivas comunidades, lo cual no sería posible en el suelo desnudo. Esto se conoce como el síndrome nodriza, y se trata de una forma de facilitación (Callaway 1995). En este sentido, la capacidad de los arbustos de modificar el ambiente creando microclimas o condiciones diferentes hace que sean considerados ingenieros del ecosistema (Jones et al., 1990). En este sentido existen estudios que atribuyen al matorral una acción facilitadora sobre la regeneración de ciertas especies ya que aumenta la fertilidad (Marañón et al, 2004) y reduce la transpiración del suelo aumentando la disponibilidad de agua (Cardillo and Bernal, 2006). En el caso de la especie de matorral *Cistus ladanifer* L., algunos estudios le atribuyen un fuerte efecto competitivo por los recursos hídricos y nutrientes, afectando negativamente a la germinación y supervivencia de algunas especies vegetales (Nuñez, 2013; Rolo and Moreno 2011). Además, se ha demostrado que su presencia provoca disminución de la riqueza y diversidad de herbáceas debido a las sustancias alelopáticas que genera (Chaves et al., 1994; Chaves et al. 1998; Sosa et. al 2005) y que podrían intervenir en este proceso. A este fenómeno se le conoce como interacción alelopática.

El término aleopatía fue utilizado por primera vez por Molisch (1937) para referirse a los efectos perjudiciales o benéficos que son ya sea directa o indirectamente el resultado de la acción de compuestos químicos que, liberados por una planta, ejercen su acción en otra. Siguiendo esta definición en todo fenómeno alelopático existe una planta (donador) que libera al medio ambiente por una determinada vía (por ej. lixiviación, descomposición de residuos, etc.) compuestos químicos los cuales al ser incorporados por otra planta (receptora) provocan un efecto perjudicial o beneficioso sobre germinación, crecimiento o desarrollo de esta última. En el caso de *C. ladanifer*, los principales compuestos identificados en el ládano corresponden a Ácidos grasos y derivados, Fenólicos, ácidos fenólicos y derivados, Flavonoides y Terpenoides. Dentro de este grupo destacamos a los monoterpenoides, sesquiterpenoides, diterpenoides y esteroides como subgrupos (Chaves et al. 2016).

Las posibles vías por las que los compuestos alelopáticos llegan al suelo son mediante volatilización, lavado por lluvia (lixiviado), exudación radicular y descomposición de la hojarasca en el suelo. Las propiedades del suelo que más van a influir en el desarrollo de las plantas terrestres serán las que determinen la disponibilidad de agua y de nutrientes, así como el crecimiento y expansión de las raíces. Pero a su vez, las plantas con sus raíces, así como el aporte de materia orgánica y la síntesis de metabolitos van a modificar las propiedades del suelo. Por todo ello, para entender las relaciones suelo-planta es también necesario conocer cómo los compuestos derivados del metabolismo secundario, en nuestro caso de *C. ladanifer*, pueden incorporarse al suelo y permanecer allí. Teniendo en cuenta que la caída de la hojarasca de *C. ladanifer* se produce en los meses de Mayo-Agosto, coincidiendo con la mayor producción de ládano en las hojas, la mayor vía de incorporación de estos compuestos fitotóxicos al sistema suelo podría ser por acumulación de hojarasca en el mismo. Estudios anteriores sobre el lixiviado de las hojas demuestran la existencia de dos vías de incorporación, una para diterpenos y otra para flavonoides. Valares Masa et al., 2008 reporta la presencia de diterpenos y ausencia de flavonoides en el lixiviado de hojas a pesar de ser los flavonoides a priori más solubles que los diterpenos. Donde sí encuentra flavonoides es en la hojarasca, confirmandose la descomposición de la misma como la principal vía de incorporación de los flavonoides.

## 2. Objetivos

Teniendo en cuenta la relevancia de *C. ladanifer* como especie dominante en extensas áreas del suroeste ibérico, así como su demostrada capacidad alelopática sobre especies herbáceas y la relevancia de la hojarasca en esta interacción, se pretende analizar el efecto alelopático de la hojarasca de *C. ladanifer* sobre la germinación y desarrollo de especies de matorral mediterráneo (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss, *Lavandula stoechas* LAM., *Cistus salviifolius* L y *Cistus crispus* L.) para intentar dar respuesta a las siguientes cuestiones ¿La presencia de compuestos alelopáticos en la hojarasca de *C. ladanifer* limita la germinación y establecimiento de plántulas de otras especies de matorral que compiten con ella por los recursos? ¿Hay que considerar la aleopatía como un elemento a tener en cuenta en el proceso de regeneración natural del matorral? También se incluye en el ensayo a la propia *C. ladanifer* para comprobar la posible existencia de autotoxicidad.

## 3. Metodología

### 3.1 Recogida y preparación de la hojarasca.

La recolección de la hojarasca de *C. ladanifer* se realizó a finales del mes de febrero de 2016 en un jaral situado en el término municipal de Perales del Puerto, Cáceres (España) 40° 7' 16" N – 6° 39' 28" W. La hojarasca se recogió directamente del suelo y de individuos al azar. La selección de la hojarasca se realizó a mano en el laboratorio, eliminando piedras y restos de vegetación herbácea, quedando así únicamente hojarasca. Una vez limpia se llevó a cabo el lavado de una parte de la misma con la finalidad de retirar la mayor cantidad de compuestos alelopáticos presentes. En una primera fase se dejó sumergida la hojarasca durante aproximadamente 10 minutos en metanol. En

una segunda fase, la inmersión fue de 12 horas en una solución de metanol/agua (1:1). En la tercera y última fase, el material se lavó con agua para retirar los restos de metanol y se dejó secar. Una vez se dispuso de una cantidad suficiente, se efectuó el triturado manual, tanto de la hojarasca lavada como de la no lavada, con el fin de homogeneizar morfológicamente.

Las semillas de las especies diana (*R. sphaerocarpa*, *L. stoechas*, *C. salvifolius*, *C. crispus* y la propia *C. ladanifer*) se obtuvieron comercialmente a través de la empresa Semillas Silvestres SL. Su activación se realizó ejecutando los siguientes tratamientos pregerminativos:

- *C. ladanifer*, *C. salviifolius* y *C. crispus*: tratamiento de calor (100°C) durante 5 min. (Corral et al., 1990)
- *R. sphaerocarpa*: Escaldado a en agua a 80° C durante medio minuto y posteriormente enfriado del agua (Ruíz de la Torre et al., 1996)
- *L. stoechas*: no fue necesario tratamiento pregerminativo.

### 3.2 Ensayos de germinación.

Los ensayos de germinación se realizaron en invernadero bajo las siguientes condiciones: 12 horas de luz ( 20°-25°C) y 12 horas de oscuridad (10°-15°C). Las semillas de las diferentes especies se sembraron en bandejas con las siguientes dimensiones: 350x235x75 mm y volumen de 3 L. (Figura 1).

Cada especie fue sometido a 5 tratamientos diferentes. Los sustratos utilizados en cada tratamiento son los que a continuación se describen:

- Vermiculita (V): sustrato únicamente de vermiculita (2 L)
- Hojarasca  $\frac{1}{3}$  (H 1/3): sustrato homogéneo con proporciones de 1,33 L de vermiculita y 0,66 L de hojarasca.
- Hojarasca  $\frac{2}{3}$  (H 2/3): sustrato homogéneo con proporciones de 0,66 L de vermiculita y 1,33 L de hojarasca.
- Hojarasca lavada  $\frac{1}{3}$  (HL 1/3): sustrato homogéneo con proporciones de 1,33 L de vermiculita y 0,66 L de hojarasca lavada.
- Hojarasca lavada  $\frac{2}{3}$  (HL 2/3): sustrato homogéneo con proporciones de 0,66 L de vermiculita y 1,33 L de hojarasca lavada.

Todos los tratamientos fueron regados con agua cada 2 días. Cada bandeja se dividió en 4 partes o réplicas (figura 1). En cada réplica se sembraron 25 semillas de cada especie, excepto con la especie *R. sphaerocarpa* que se sembraron 15 semillas en cada réplica (debido a las limitaciones que ocasionó el mayor tamaño de la semilla).



Figura 1. Ensayo de germinación con semillas de *R. sphaerocarpa*. Tratamiento vermiculita.

A lo largo de la experiencia se cuantificó el número de semillas geminadas con el fin de calcular el porcentaje de germinación y el índice T o tiempo promedio de germinación que necesitan las semillas para germinar (González-Zertuche et al., 1996). Al final de la experiencia se midió la longitud de la raíz, longitud del tallo y peso seco de todas las plántula.

### 3.3 Cuantificación de compuestos alelopáticos mediante HPLC.

Los flavonoides y diterpenos que constituyen los compuestos mayoritarios en la hojarasca de *C. ladanifer* son: Apigenina; 4'-O- metilapigenina; 7-O- metilapigenina; 3-O- metilkampferol; 3, 7-di-O- metilkampferol; Ácido 6-acetoxi-7-oxo-8-labden-15-oico; Ácido 7-oxo-8-labden-15-oico; Ácido oxocativol u oxocativico (Chaves et al., 1998; Alías et al., 2012) y fueron extraídos de muestras de hojarasca y de hojarasca lavada y cuantificados siguiendo la metodología descrita en Chaves et al., 2015.

### 3.4 Análisis estadístico

En todos los casos, la normalidad y homocedasticidad de las variables (concentración de compuestos, porcentaje de germinación, peso seco, Índice de germinación o IG, Índice de velocidad de germinación, longitud de la raíz y longitud de los cotiledones) fue explorada mediante el test Shapiro-Wilk y el test de Levene respectivamente.

Para la comparación de las medias de las concentraciones de los compuestos fitotóxicos detectados en la hojarasca y en la hojarasca lavada se aplicó el test T de Student para muestras independientes. Según el caso, para valorar el efecto del tratamiento, sobre las distintas variables se empleó el test ANOVA una vía o el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Los análisis a posteriori en los casos significativos se realizaron mediante el HSD Tukey test o el test no paramétrico de Mann-Whitney test. Todos los análisis estadísticos se realizaron mediante el programa estadístico R, con ayuda del paquete Rcommander, para Windows.

## 4. Resultados

### 4.1 Cantidad de fitotóxicos presentes en la hojarasca.

En la tabla 1 se exponen los resultados obtenidos en la cuantificación de los compuestos alelopáticos mediante HPLC, realizada antes de ejecutar la experiencia de los ensayos de germinación. Como se puede observar, se ha logrado un lavado efectivo de la hojarasca, consiguiendo reducciones de la concentración de dichos compuestos en la hojarasca lavada del orden del 80-90% en la gran mayoría de los casos. Esta reducción es estadísticamente significativa en todos los casos (Test T de Student, p-valor < 0,05).

Tabla 1. Cantidad de compuestos fitotóxicos (flavonoides y diterpenos), presentes en la hojarasca (H) y hojarasca lavada (HL), determinada mediante HPLC. (Ap= apigenina; Ap-4= 4-O-metilapigenina; Ap-7= 7-O-metilapigenina; K-3= 3-O-metilkampferol; K-3,4= 3,4-Di-O-metilkampferol; K-3,7= 3,7-Di-O-metilkampferol; D1=ácido 6β-acetoxi-7-oxo-8-labden-15-oico; D2= ácido 7-oxo-8-labden-15-oico; D3= ácido 6-oxocativico).

Compuesto	Hojarasca		Hojarasca lavada		Porcentaje de reducción
	µg / gPs	SD	µg / gPs	SD	
Ap	6,0	0,4	1,2	0,1	80,78
Ap-4	57,8	3,2	25,6	0,1	55,72
Ap-7	385,5	10,4	44,1	1,4	88,55
K-3	85,8	17,1	1,5	0,1	98,20
K-3,4	86,1	10,6	12,7	0,2	85,31
K-3,7	2564,7	114,7	216,6	15,7	91,55
D-1	25,8	0,8	2,5	0,1	90,13
D-2	2,2	0,1	0,3	0,0	88,12
D-3	3,9	0,9	0,4	0,0	89,27
Total	3217,8	149,7	304,9	17,3	90,52

#### 4.2 Parámetros de germinación y desarrollo analizados

A continuación se muestran los resultados obtenidos tras la cuantificación y análisis de los distintos parámetros medidos sobre la germinación (figura 2 y tabla 2) y sobre el desarrollo de las plántulas (figura 3, 4 y tabla 3).

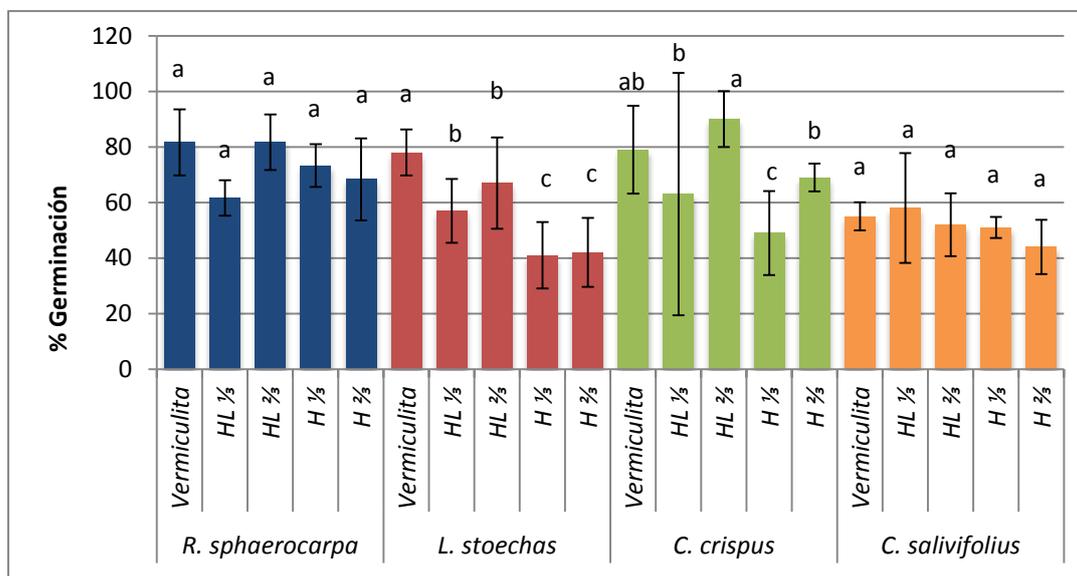


Figura 2. Porcentaje de germinación de las especies diana frente a los distintos tratamientos ensayados. (HL= hojarasca lavada; H= hojarasca). (a, b, c: letras diferentes implican diferencias significativas entre tratamientos,  $p < 0.05$ , test Mann - Whitney)

Tabla 2. Tiempo promedio de germinación (T) de las especies diana frente a los distintos tratamientos ensayados. (HL= hojarasca lavada; H= hojarasca). (a, b, c: letras diferentes implican diferencias significativas entre tratamientos,  $p < 0.05$ , test Mann - Whitney)

		Vermiculita	HL 1/2	HL 3/4	H 1/2	H 3/4
<i>R. sphaerocarpa</i>	T	9,8 a	9,8 a	11,5 a	9,7 a	13,8 a
	SD	1,8	0,5	2,7	1,5	4,7
<i>L. stoechas</i>	T	15,6 a	27,1 b	24,9 b	31,2 c	28,5 bc
	SD	1,4	5,4	2,7	1,3	4,0
<i>C. crispus</i>	T	22,6 a	29,4 b	34,9 c	26,1 ab	31,7 bc
	SD	1,6	3,6	0,8	1,6	2,6
<i>C. salivifolius</i>	T	26,6 a	26,7 a	22,0 a	32,7 b	30,6 b
	SD	1,5	1,4	3,1	3,9	2,3
<i>C. ladanifer</i>	T	31,2 a	29,6 a	33,0 ab	32,9 ab	35,8 b
	SD	2,5	2,8	3,6	0,4	3,4

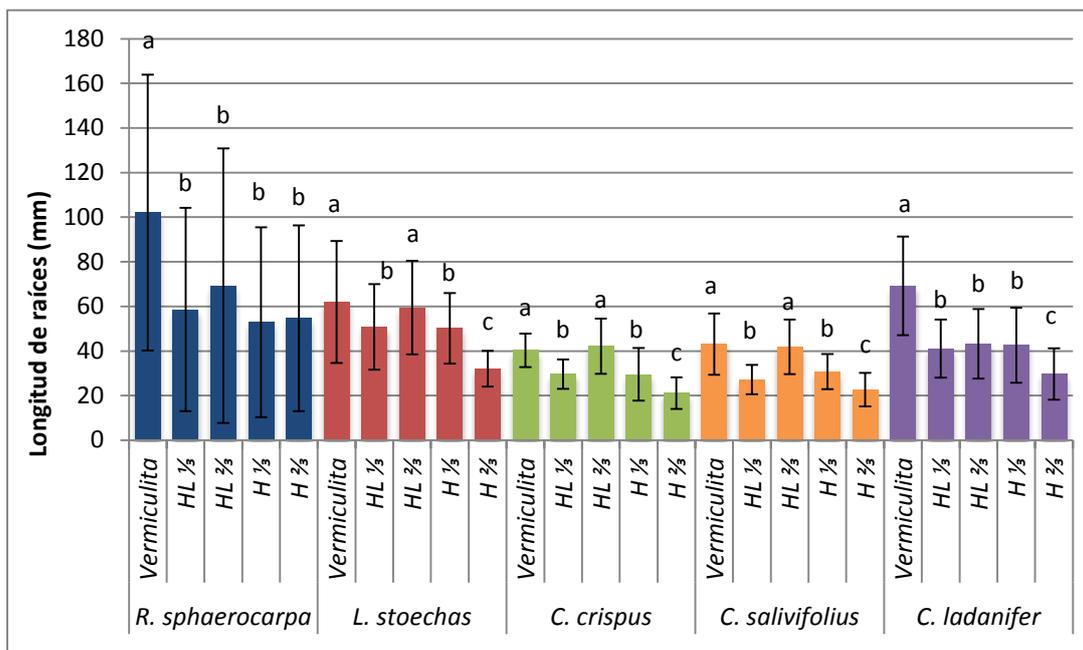


Figura 3. Longitud del raíz (mm) de las especies diana frente a los distintos tratamientos ensayados. (HL= hojarasca lavada; H= hojarasca). (a, b, c: letras diferentes implican diferencias significativas entre tratamientos,  $p < 0.05$ , HSD Tukey test)

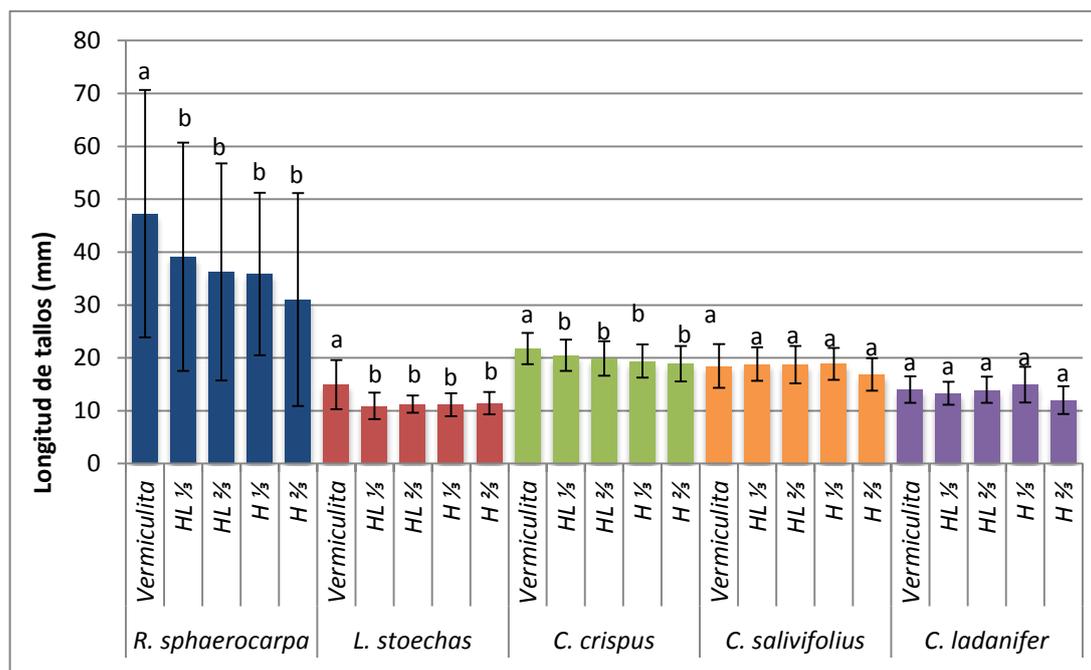


Figura 4. Longitud del tallo (mm) de las especies diana frente a los distintos tratamientos ensayados. (HL= hojarasca lavada; H= hojarasca). (a, b, c: letras diferentes implican diferencias significativas entre tratamientos,  $p < 0.05$ , HSD Tukey test)

Tabla 3. Peso seco (mg) de las plántulas de las especies diana frente a los distintos tratamientos ensayados. (HL= hojarasca lavada; H= hojarasca). (a, b, c: letras diferentes implican diferencias significativas entre tratamientos,  $p < 0.05$ , test Mann-Whitney)

		Vermiculita	HL 1/3	HL 2/3	H 1/3	H 2/3
<i>R. sphaerocarpa</i>	mg	49,4 a	37,5 b	39,2 b	39,8 b	39,2 b
	SD	10,6	7,8	4,6	7,2	2,6
<i>L. stoechas</i>	mg	4,5 a	1,7 b	1,6 b	1,6 b	1,5 b
	SD	0,4	0,4	0,3	0,4	0,3
<i>C. crispus</i>	mg	2,8 a	1,5 b	1,6 b	1,4 b	1,6 b
	SD	0,3	0,7	0,2	0,2	0,3
<i>C. salvifolius</i>	mg	3,3 a	2,3 b	2,4 b	2,2 b	1,6 c
	SD	0,8	0,2	0,4	0,3	0,3
<i>C. ladanifer</i>	mg	2,2 a	1,3 b	1,15 b	1,6 b	0,75 c
	SD	0,2	0,3	0,1	0,2	0,1

La descripción de los resultados por especie nos revela que *R. sphaerocarpa* no ha presentado variabilidad significativa ni en el porcentaje de germinación (figura 2) ni en el índice T (tabla 2) en los diferentes tratamientos ensayados. Las plántulas presentan un mayor desarrollo en ausencia de hojarasca independientemente de su concentración (figura 3 y 4). Por lo tanto, no se puede atribuir las diferencias encontradas a un efecto alelopático de la hojarasca, ya que en ningún caso hay diferencias entre tratamientos de HL y H.

En el caso de la especie *L. stoechas* sí se aprecian diferencias en la germinación entre tratamientos, diferenciándose tres grupos, como son vermiculita, HL y H (figura 2). Por tanto aquí podemos atribuir la menor germinación bajo H a la presencia de sustancias fitotóxicas presentes en dicho tratamiento. El índice T se ha visto afectado por la concentración a la que aparece la hojarasca en el sustrato, pero en contra de lo que en un primer momento se pensaba las concentraciones más inhibitorias de esta variable han sido las de 1/3 (tabla 2). El crecimiento de la raíz también se ha visto afectado principalmente a concentración alta de HL (figura 3). Por su parte la longitud del tallo y el peso seco de la plántula se ven reducidos al incorporar hojarasca pero de forma independiente a su estado y concentración (figura 4 y tabla 3).

El porcentaje de germinación de *C. salvifolius* no se ve afectado (figura 2) pero sí el índice T, encontrado un retraso significativo bajo los tratamientos H (tabla 2). El crecimiento de la raíz y el peso seco ha sido significativamente menor bajo el tratamiento de H2/3 (figura 3 y tabla 3). La longitud del tallo no se ha visto afectada (figura 4).

Por su parte, el menor porcentaje de germinación en *C. crispus* se produce nuevamente bajo tratamiento de H (figura 2). Por el contrario, es la concentración de hojarasca la variable más determinante a la hora de influir en el índice T (tabla 2). Respecto a la longitud de las raíces sigue el mismo comportamiento descrito para *C. salvifolius* (figura 3).

En relación a *C. ladanifer*, no se dispone de los datos de porcentaje de germinación (figura 2) ya que no se conoce el número total real de semillas por bandeja (en el proceso de secado de la hojarasca lavada se activó la germinación de semillas no contabilizadas llegando a contabilizar muchas más semillas germinadas de las sembradas). Otras variables sí se han podido medir. Aún no encontrando diferencias significativas, el tiempo medio de germinación es mayor bajo tratamientos H (tabla 2). Los resultados obtenidos para la longitud de la raíz (figura 3) y para el peso seco de la plántula (tabla 3) muestran un mayor efecto negativo de la hojarasca no lavada. Por tanto, la hojarasca de *C. ladanifer* podría estar jugando un papel de autocontrol en el establecimiento de la propia especie.

## 5. Discusión

La principal vía de incorporación al suelo de los compuestos identificados en el exudado de las hojas de *C. ladanifer* es la deposición de la hojarasca (Chaves et al., 2015) y puede permanecer y acumularse en el suelo durante meses (Sosa et al., 2010; Chaves et al., 2015) por lo que su acumulación podría estar ejerciendo un efecto inhibitor en la germinación y el establecimiento de otras especies de matorral acompañante, independientemente de las épocas de germinación de éstas.

El objetivo de lavar la hojarasca al principio de la experiencia es eliminar la mayor cantidad posible de fitotóxicos. El proceso de lavado de la hojarasca ha resultado ser efectivo (tabla 1). Por ello, los distintos efectos y diferencias encontrados entre tratamientos con hojarasca lavada y no lavada podrían atribuirse al efecto alelopático de dichos compuestos.

En general se evidencia una alta heterogeneidad en la respuesta de cada especie a los tratamientos, aunque en la mayoría de los casos, es el tratamiento H2/3 el que mayor retraso o inhibición produce en los parámetros analizados. Este efecto se puede atribuir a la mayor cantidad de compuestos fitotóxicos presentes en este tratamiento.

La implicación de matorrales alelopáticos sobre la estructura y organización de un ecosistema se ha demostrado en otras especies como son *Empetrum nigrum* y *Lonicera japonica* (Zackrisson and Nilsson, 1992; Nilsson, 1994). En ambas especies se han identificado compuestos con alta actividad inhibitoria en la germinación de *Populus tremula*, *Pinus sylvestris* y *Betula pendula*. Esta interacción es determinante para el éxito colonizador de estas especies.

Herranz et al. (2005) lleva a cabo pruebas de efecto alelopático de *C. ladanifer* sobre 6 especies del género *Cistus*. Los resultados en relación a *C. salvifolius* están en la línea con los aportados en este trabajo ya que no se encontraron claras evidencias del efecto de la hojarasca de *C. ladanifer* sobre la germinación de esta especie.

La disminución en el porcentaje de germinación, sumado al retraso en el tiempo de germinación, disminución de la longitud de la raíz y en el peso seco de la plántula encontrados en este estudio, aun no observándose de forma general, podría ser determinante para el éxito del establecimiento final de dichas especies bajo condiciones ambientales estresantes. No hay que olvidar que los factores claves para la regeneración natural de las especies vegetales no actúan de forma independiente, sino que interactúan entre sí, de manera que los efectos de cada uno de ellos pueden compensarse, atenuarse o amplificarse dependiendo de la magnitud y signo de la interacción con otros elementos (Pulido and Díaz, 2005).

## 6. Conclusiones

La especie más sensible a la actividad alelopática de los compuestos presente en la hojarasca de *C. ladanifer* ha sido *L. stoechas*, la cual ve reducido claramente la germinación y la longitud de la raíz de la plántula bajo el tratamiento H. En función de los resultados obtenidos y en respuesta a las preguntas planteadas en los objetivos de este trabajo podemos decir que la presencia de compuestos alelopáticos en la hojarasca de *C. ladanifer* podría limitar la germinación y establecimiento de plántulas de las especies de matorral estudiadas, obteniéndose evidencias significativas para la especie *L. stoechas*. Del mismo modo, el retraso en la germinación y reducción del tamaño de las raíces de las plántulas de *C. ladanifer* lleva a pensar que su hojarasca podría influir o autocontrolar el establecimiento de la propia especie.

## 7. Bibliografía

ALÍAS, J.C., SOSA, T., VALARES, C., ESCUDERO, J.C. and CHAVES, N. 2012. Seasonal variation of *Cistus ladanifer* L. diterpenes. *Plants* 1: 6-15.

CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interaction among plants. *Botanical Review* 61: 300-49.

CARDILLO, E. and BERNAL, C.J. 2006. Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber*L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management* 222(1): 296-301.

CHAVES, N. 1994. Variación cualitativa y cuantitativa de los flavonoides del exudado de *Cistus ladanifer*L. como respuesta a diferentes factores ecológicos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Extremadura, Badajoz, España.

CHAVES, N., RÍOS, J.L., GUTIÉRREZ, C., ESCUDERO, J.C., and OLÍAS, J.M. 1998. Analysis of secreted flavonoids of *Cistus ladanifer*L. by high-performance liquid chromatography-particle beam mass spectrometry. *J. Chrom. A.* 799: 111-115.

CHAVES, N., SOSA, T., VALARES, C., ALÍAS, J.C. 2015. Routes of incorporation of phytotoxic compounds of *Cistus ladanifer*L. into soil. *Allelopathy J* 36 (1): 25-36.

CHAVES, N., ALÍAS, J.C., SOSA, T. 2016. Phytotoxicity of *Cistus ladanifer*L.: Role of allelopathy. *Allelopathy J* 38 (2).

HERRANZ, J. M., FERRANDIS, P., COPETE, M. A., DURO, E. M., & ZALACAÍN, A. (2006). Effect of allelopathic compounds produced by *Cistus ladanifer* on germination of 20 Mediterranean taxa. *Plant Ecology*, 184(2), 259-272.

JONES, C. G. and SHACHAK, M. 1990. Fertilization of the desert soil by rock-eating snails. - *Nature* 346: 839-841.

JORDANO, P., R. ZAMORA, T. MARAÑÓN y J. ARROYO. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* 11.

MARAÑÓN, T., R. ZAMORA, R. VILLAR, M. A. ZAVALA, J. L. QUERO, I. PEREZ-RAMOS, I. NILSSON, M.C. 1994. Separation of allelopathy and resource competition by the dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum*Hagerup. *Oecologia* 98:1-7.

NUÑEZ, J.J. 2013. Respuestas ecofisiológicas y demográficas de *Quercis ilex*L. a alteraciones del balance facilitación/competencia del matorral en un ambiente semiárido. Dissertation, University of Extremadura.

PULIDO, F., and DÍAZ, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole cycle approach. *Ecoscience* 12: 92–102.

ROLO, V., MORENO, G. 2012. Interspecific competition induces asymmetrical rooting profile adjustments in shrub encroached open oak woodlands. *Trees-Struct Funct* 26: 997-1006.

SCHEMSKE, D.W., B. C. HUSBAND, M. H. RUCKENSHAUS, C. GOODWILLIE, I. M. PARKER and J. G. BISHOP. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.

SOSA, T., ALÍAS, J.C., ESCUDERO, J.C. and CHAVES, N. (2005). Interpopulational variation in

flavonoid composition of *Cistus ladanifer* L. exudate. *Biochemical Systematic and Ecology* 33: 353-364.

SOSA, T., VALARES, C., ALÍAS, J.C., CHAVES, N. 2010. Persistence of flavonoids in *Cistus ladanifer* soils. *Plant Soil* 337: 51-63.

TILMAN, D. 1982. Resource competition and community structure. University Press, Princeton, New Jersey, USA.

VALARES MASA, C., ALÍAS, J.C., SOSA, T., and CHAVES, N. (2008). Estudio sobre las posibles vías de incorporación de sustancias alelopáticas al suelo. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, (25).

ZACKRISSON, O., NILSSON, M.C. 1992. Allelopathic effects by *Empetrum hermaphroditum* on seed germination of two boreal tree species. *Can J For Res* 22:1310-