

10. El banco de semillas en el suelo

TEODORO MARAÑÓN



Bellotas

En la página anterior, plántulas de Eléboro (*Helleborus foetidus*) y Agracejo (*Phillyrea latifolia*) en la Sierra de Cazorla

Las semillas representan el primer eslabón en el ciclo de regeneración de cualquier comunidad vegetal. Sin ese punto de arranque biológico no es posible la persistencia indefinida de la vegetación. En este capítulo se revisa el concepto de “banco de semillas” (almacenes naturales de semillas en el suelo del bosque), se comentan los aspectos biológicos principales que determinan su formación y persistencia, y por último se presenta un resumen de la información disponible para el monte mediterráneo andaluz.

¿Qué es el banco de semillas?

El suelo de los bosques y matorrales andaluces está recibiendo durante todo el año un aporte de semillas a través de los variados vehículos de dispersión que se han descrito en el capítulo anterior. Esta lluvia de semillas tiene una composición heterogénea, es decir llegan muchas semillas de algunas especies y muy pocas o ninguna de otras; también es heterogénea en el espacio, es decir en algunos micrositios se acumulan muchas semillas mientras que en otros el aporte es muy pequeño; por último, es heterogénea en el tiempo, es decir durante ciertas épocas la lluvia de semillas es intensa y variada mientras que en otras el aporte es pequeño.

Se denomina *banco de semillas* al conjunto de semillas viables que se acumulan en el suelo, bien enterradas o bien mezcladas con la hojarasca, en una mancha determinada de bosque o matorral. El banco de semillas puede ser *transitorio*, si las semillas germinan antes de que pase un año desde su incorporación. Por ejemplo, muchas especies de plantas anuales de las dehesas producen sus semillas en primavera, forman un banco transitorio de semillas para sobrevivir los rigores de la sequía veraniega, y la mayor parte de esas semillas germinan estimuladas por las primeras lluvias del otoño. Las semillas del banco transitorio que no han podido

germinar en el plazo del primer año después de ser dispersadas, por ejemplo porque están enterradas muy profundas, pierden su viabilidad y mueren. En cambio, las semillas de otras plantas tienen la capacidad de permanecer enterradas durante varios años formando un banco denominado *persistente*. Estas semillas enterradas pueden demorarse bastante en germinar pero son capaces de mantener su viabilidad hasta que las condiciones son favorables para la germinación y emergencia de la plántula.

Latencia y longevidad de las semillas

La primera condición que se debe cumplir para que una semilla pueda entrar a formar parte del banco del suelo es que no germine inmediatamente. Es decir, la semilla debe tener algún tipo de dormición o latencia que retrase su germinación.

En los matorrales mediterráneos es muy frecuente encontrar semillas con un tipo de *latencia física*. Las semillas de la familia Fabáceas (por ejemplo de retamas, aulagas, escobones y piornos) y Cistáceas (jaras y jaguarzos) suelen tener una cubierta impermeable que impide la entrada de agua y así evita que los tejidos se embeban (la típica hinchazón) y comience la germinación. Una forma fácil de comprobar este tipo de latencia es dañar la cubierta de la semilla mediante un pequeño corte o raspadura y veremos cómo comienza a hincharse y germinar; en condiciones naturales, el arrastre y roce con los minerales del suelo, el deterioro con el tiempo o las picaduras de algunos insectos pueden ser los agentes de la *escarificación* o pérdida de la capacidad impermeable de esta cubierta.

Algunas especies, como el Acebo (*Ilex aquifolium*), tienen mecanismos más complejos para retrasar la germinación posdispersiva. Cuando los frutos del acebo enrojecen, mostrando a las aves dispersoras que ya

están maduros, en realidad no lo están del todo, porque en su interior las semillas tienen el embrión apenas sin desarrollar, todavía inmaduro. El resultado es que las semillas dispersadas y caídas en el suelo del bosque todavía han de esperar al menos dos años para que se complete el desarrollo y la maduración del embrión, y puedan así germinar.

Una vez cumplida la primera condición para que una semilla entre en el banco del suelo, —que se inhiba la germinación— las semillas deben cumplir una segunda condición que parece obvia: mantenerse viables durante un tiempo dilatado. Para ello deben tener mecanismos de reparación de los daños estructurales y genéticos que van ocurriendo naturalmente con el tiempo, en el proceso de envejecimiento de la semilla. No todas las semillas son capaces de alcanzar una longevidad moderada y mantenerse viables, enterradas en el suelo durante largo tiempo; por ejemplo es de sobra conocido que las bellotas (las semillas, en realidad frutos, de las encinas, alcornoques y otros árboles del género *Quercus*) no se pueden almacenar de un año para otro porque pierden su viabilidad. En el otro extremo existen casos excepcionales como las semillas del Loto de Asia (*Nelumbo nucifera*) que fueron recuperadas después de haber estado enterradas en el fondo de un estanque durante más de 1300 años (la edad fue datada con la técnica del C_{14}) y que “despertaron”, germinando y desarrollando plantas normales.

En un sencillo e ingenioso experimento realizado con visión de futuro, un investigador americano enterró al final del siglo XIX una serie de 20 botes conteniendo suelo con una mezcla de semillas de 21 especies de plantas, para irlos desenterrando cada cierto número de años. En 1980, sus discípulos sacaron a la luz uno de los botes y comprobaron que algunas semillas, que habían estado enterradas más de 100 años, todavía eran capaces de germinar; en concreto las de una especie de malva y dos especies de gordolobo (*Verbascum* spp.).

¿Cuándo germinar?

Las semillas que forman un banco persistente en el suelo deben reunir, según hemos visto, al menos dos requisitos: primero, deben tener algún mecanismo físico o fisiológico que les inhiba la germinación en el momento de la dispersión; y segundo, deben tener una serie de mecanismos internos que las capaciten para ser longevas y permanecer viables durante un período largo de tiempo. Pero además, para que esta estrategia sea efectiva las semillas deben todavía cumplir un ter-

cer requisito: deben ser capaces de percibir el momento apropiado en el que las condiciones son favorables y entonces iniciar la germinación. ¿Cómo puede percibir una semilla las condiciones del medio?

Un primer mecanismo es mediante la detección de claros. En una mancha densa de bosque o matorral, las condiciones son bastante desfavorables para el establecimiento de nuevas plántulas, debido principalmente a la competencia que ejercen las plantas adultas por el espacio, la luz, el agua y los nutrientes. Por este motivo, el reclutamiento de plántulas suele quedar reducido a los lugares donde algún tipo de perturbación ha creado un claro. Se conocen al menos tres mecanismos por los cuales las semillas son capaces de “percibir” la apertura de un claro en la vegetación: 1) los cambios en la intensidad y cualidad espectral de la luz, 2) las fluctuaciones en la temperatura y 3) el aumento en la concentración de nitratos en el suelo.

En general las semillas durmientes germinan cuando se exponen directamente a la luz solar. Esta respuesta positiva a la luz parece estar favorecida por al menos dos presiones selectivas, por un lado germinar en la superficie del suelo confiere más probabilidades de éxito que hacerlo enterrada en profundidad, donde muchas plántulas mueren antes de emerger; por otro lado, germinar en un claro abierto e iluminado del bosque también aumenta la probabilidad de éxito respecto a una zona densa y oscura. De esta forma la respuesta positiva a una mayor intensidad de la luz es una señal para la semilla de dos condiciones favorables: 1) ya no está enterrada en profundidad y 2) no está cubierta por una vegetación densa.

Pero además, algunas semillas son capaces de discriminar la cualidad espectral de la luz. Si se exponen a la luz blanca germinan normalmente, pero si se iluminan con una luz enriquecida en la zona de rojo-lejano del espectro (como la que resulta de filtrar la luz solar a través de las copas de los árboles) se induce el letargo de las semillas. Esta respuesta diferencial a dos tipos de luz se ha interpretado como un mecanismo para detectar claros: la luz blanca es señal de que se ha abierto un claro en el bosque o matorral y estimula la germinación, mientras que la luz rica en rojo-lejano es señal de que la semilla está bajo una cubierta vegetal densa e inhibe la germinación.

La respuesta a las fluctuaciones de temperatura es otro posible mecanismo para detectar la apertura de claros en la vegetación, que puede además funcionar como sensor de profundidad a la que está enterrada la semi-

lla. La masa vegetal del bosque es un buen aislante y amortigua los cambios bruscos de temperatura, mientras que en las zonas abiertas y despejadas la temperatura presenta grandes fluctuaciones. Por otro lado, el suelo también actúa como aislante y amortigua los cambios de temperatura; por ejemplo, en un prado de Inglaterra durante el verano se midieron en superficie fluctuaciones diarias de hasta 15°C, mientras que a escasa profundidad (8 cm) la diferencia fue de sólo 1°C. La respuesta positiva a temperaturas fluctuantes para inducir la germinación le permitirá a la semilla detectar, por un lado que se ha abierto un claro en el bosque y por otro lado, que no está enterrada en el suelo a demasiada profundidad.

Los nitratos del suelo son una fuente esencial de nitrógeno para las plantas y su concentración es muy sensible a las condiciones del medio. En un suelo con gran densidad de raíces de plantas adultas que los están absorbiendo intensamente, la concentración de nitratos suele ser baja. Por el contrario, en un suelo removido aumentan los niveles de nitratos debido a la acción de las bacterias nitrificantes. Pues bien, en algunas semillas se ha seleccionado una respuesta diferencial a la concentración de nitratos en el suelo, de forma que una escasez de nitratos inhibe la germinación (y de esta forma evitará la competencia de las plantas ya establecidas) mientras que una abundancia de nitratos la estimula (representaría una señal de suelo removido y apertura de un claro en la vegetación).

Los incendios son frecuentes en el paisaje mediterráneo y suponen la destrucción de la parte de la vegetación que está sobre la superficie del suelo, mientras que

activa la regeneración por rebrotes de yemas y semillas que están enterradas (ver capítulo siguiente sobre el papel del fuego en el monte mediterráneo). Las semillas de muchas especies de arbustos mediterráneos (como jaras y aulagas) son estimuladas y germinan cuando se someten a un choque de temperaturas altas; por ejemplo unos 10 minutos a unos 100°C (aunque temperaturas por encima de 130°C pueden ser letales y matarlas). También existen evidencias de que las sustancias químicas de las cenizas y el humo que resultan de las quemadas de matorrales pueden estimular la germinación de algunas semillas, aunque este efecto no ha sido confirmado hasta ahora para ninguna especie del monte mediterráneo andaluz.

En resumen, las semillas de árboles y arbustos mediterráneos se encuentran con varias opciones tras ser dispersadas y llegar al suelo: unas germinan inmediatamente y así evitan el riesgo de ser comidas, pero en cambio suelen tener dificultades para crecer en un ambiente de poca luz y quedan "aletargadas" formando un banco de plántulas y plantones. Otras permanecen refugiadas en el suelo entre la hojarasca, en estado de latencia, hasta que se produce un cambio en las condiciones del medio, generalmente por la apertura de un claro al caer un árbol viejo o por la destrucción de la vegetación por incendios o por rozas extensivas, entonces se estimula su germinación y emergen aprovechando los recursos disponibles en la zona despejada.

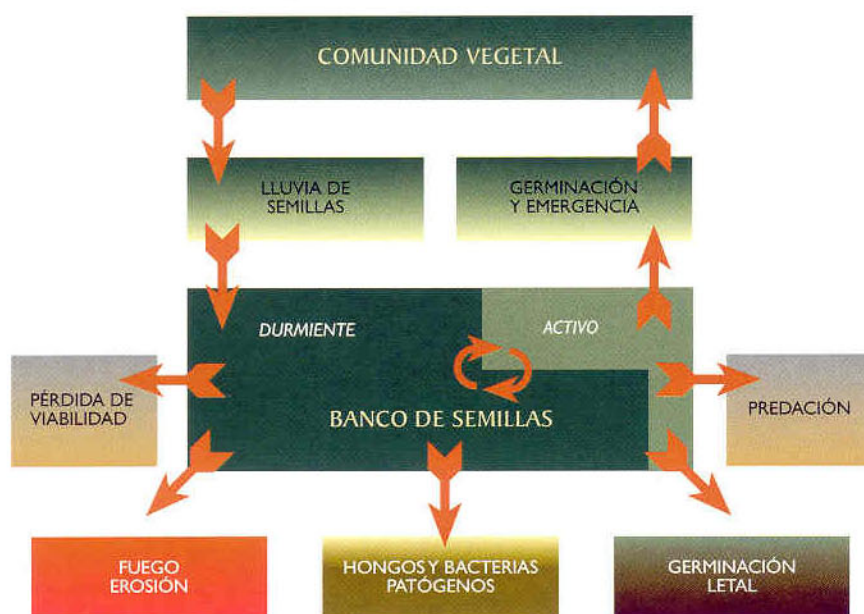
El banco de semillas es dinámico

Existe un flujo constante de entradas y salidas en el banco de semillas del suelo (Figura 10.1). De la variabilidad espacial y temporal en la lluvia de semillas ya se trató en el capítulo de la dispersión. Gran parte de estas semillas que arriban al suelo persisten un tiempo más o menos largo en esta reserva durmiente. Algunas están en disposición a germinar en cuanto el suelo se humedezca con las lluvias (forman el banco activo) mientras que otras permanecen en estado de latencia. La reserva de semillas del suelo sufre una pérdida constante por diversas causas (Figura 10.1). Algunas (una pequeña parte) germinan, emergen como plántulas y con el paso del tiempo producen nuevas semillas completando así el ciclo reproductor. Bastantes semillas germinan estando enterradas a una profundidad considerable y no son capaces de emerger a la superficie y mueren (estas semillas no tendrían mecanismos de inhibición, detectores de profundidad).

Las semillas que están en el suelo, especialmente las de

Figura 10.1

Dinámica del banco de semillas en el suelo. Existe un aporte de semillas al suelo, de forma directa o indirecta, desde las plantas reproductoras. Una parte de las semillas germina, emerge y pasa a formar parte de las nuevas cohortes de plántulas. Otra parte permanece latente formando la reserva del suelo, hasta que ocurran las condiciones desencadenantes de su germinación. Por último, una parte importante se pierde por predación, ataque de hongos y patógenos, efectos de perturbaciones como fuego o erosión del suelo, pérdida de viabilidad con la edad o germinación letal en profundidad.



gran tamaño (como las bellotas), suponen una atracción fuerte de gran valor nutritivo para las aves, roedores, insectos y grandes herbívoros. En un estudio realizado por Javier Herrera en el Parque Nacional de Doñana, se diseminaron bellotas de Alcornoque (*Quercus suber*) sobre la superficie del suelo bajo los árboles y se comprobó que desaparecieron todas (90% en sólo una semana) comidas por vacas, ciervos y jabalíes; otras que fueron escondidas bajo los brezos también desaparecieron, posiblemente comidas por roedores; tan sólo un grupo de semillas que fue enterrado bajo un brezal denso pudo sobrevivir y emerger como plántula. Los microorganismos del suelo (hongos y bacterias patógenos) también atacan mediante enzimas y toxinas las semillas enterradas y causan la muerte de muchas de ellas. Las semillas se defienden principalmente con su cubierta impermeable, que supone una barrera mecánica para el ataque de hongos y bacterias, así como con sustancias antifúngicas (flavonoides, fenoles, taninos y fitoalexinas).

Por último, las perturbaciones causadas por agentes naturales que ocurren de forma episódica pueden causar una mortandad masiva de semillas. Por ejemplo, los incendios forestales de gran intensidad (que han sido fenómenos naturales en el paisaje mediterráneo antes de la llegada del *Homo sapiens*) destruyen las semillas que están en la parte más superficial del suelo. Por otra parte, las lluvias torrenciales pueden provocar la erosión del suelo y una pérdida importante de su reserva de semillas.

Características del banco de semillas en bosques y matorrales andaluces

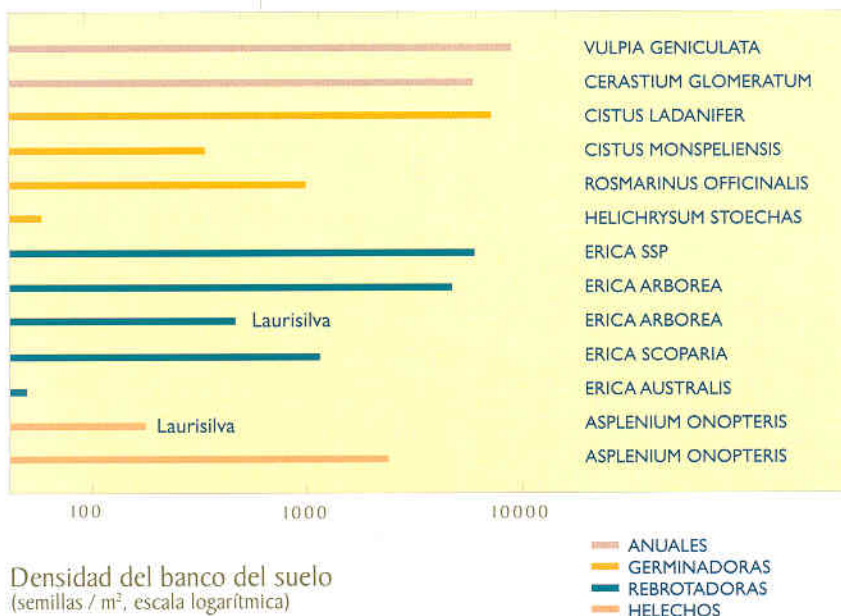
Existen todavía pocos estudios que hayan documentado la composición y la dinámica de los bancos de semilla en los bosques y matorrales de Andalucía. A continuación se presenta un resumen de la información disponible; sería deseable que esta sinopsis sirviera de estímulo para nuevas investigaciones sobre la fase posdispersiva de las semillas, tan importante, y aún tan poco conocida, en la dinámica del monte mediterráneo.

Algunos patrones generales

En la figura 10.2 se ha presentado una selección de especies que tienden a formar bancos de semilla muy numerosos en bosques y matorrales mediterráneos (son datos de una revisión de estudios españoles). Se pueden distinguir cuatro grupos funcionales: 1) las herbáceas anuales, como la gramínea *Vulpia geniculata* o la cariofilácea *Cerastium glomeratum*. Suelen colonizar de una forma rápida zonas perturbadas del bosque, donde producen numerosas semillas durante uno o varios ciclos. Al cambiar las condiciones ambientales (en especial de luz) por regeneración del estrato arbustivo, prácticamente desaparecen, pero sin embargo persisten en el suelo formando un banco de semillas viables. Cuando se produce una nueva perturbación de la cubierta vegetal, de nuevo se induce una "explosión" de plantas anuales, que germinan, emergen y se reproducen. 2) Los arbustos germinadores o semilleros como las jaras (*Cistus ladanifer* y *C. monspeliensis*), el romero (*Rosmarinus officinalis*) y la siempreviva (*Helichrysum stoechas*). Son plantas leñosas que tienen un ciclo relativamente corto (pocos años), producen numerosas semillas y forman bancos persistentes en el suelo. No tienen la capacidad de rebrotar o regenerarse vegetativamente después de una perturbación, por tanto dependen del banco de semillas. Suelen ser abundantes en zonas de bosque o matorral perturbados, con cierta recurrencia. 3) Algunos arbustos rebrotadores como los brezos (diversas especies de *Erica*), tienen la doble capacidad de regenerarse vegetativamente a partir de órganos subterráneos (lignotubérculos) y al mismo tiempo producen numerosas semillas que persisten en el suelo. 4) Los helechos, como *Asplenium onopteris* en los quejigares de la Sierra de Cádiz, también pueden formar bancos de diásporas (en este caso esporas) en el suelo.

Figura 10.2.

Algunos ejemplos de especies de bosques y matorrales mediterráneos que suelen mostrar una alta densidad de semillas en el banco del suelo. Se pueden distinguir cuatro tipos funcionales: las herbáceas anuales, los arbustos germinadores o semilleros (jaras, romero, siempreviva), los arbustos rebrotadores (brezos) y los helechos (que forman bancos de esporas).



Densidad del banco del suelo (semillas / m², escala logarítmica)

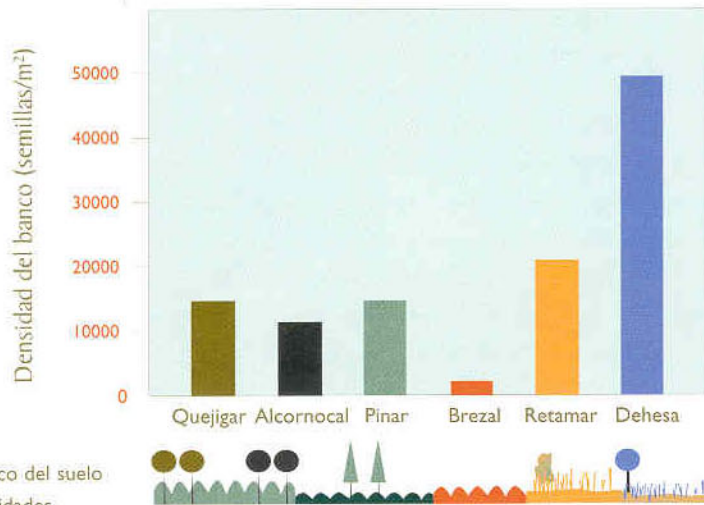


Figura 10.3

Densidad de semillas en el banco del suelo de algunos ejemplos de comunidades mediterráneas. Quejigar y alcornocal con sotobosque de brezos en la Sierra del Aljibe (Cádiz); pinar con sotobosque de jaras en las Sierras de Alcaraz y Segura (Albacete); brezal quemado en la Sierra del Niño (Cádiz); vegetación semiárida con retamas en Rambla Honda (Almería); y pastizal de dehesa en Sierra Morena (Sevilla).

Magnitud del banco de semillas

La densidad del banco de semillas del suelo es muy variable entre diferentes tipos de comunidades (Figura 10.3). En el Parque Natural Los Alcornocales, Díaz-Villa y colaboradores han estimado una densidad de aproximadamente 11.000 a 15.000 semillas /m² en suelos de alcornocales y quejigares (de *Quercus canariensis*). En este banco numeroso dominan las semillas de los brezos *Erica arborea* y *E. scoparia*, que juntos suponen más del 50 % de las semillas del banco en el alcornocal. En total se identificaron semillas de 27 especies vegetales en el banco del alcornocal y 32 en el quejigar, de ellas sólo cuatro eran leñosas: los dos brezos mencionados, más la jara *Cistus salvifolius* y la zarza (*Rubus ulmifolius*). También es de destacar la gran densidad de esporas del helecho *Asplenium onopteris* (unas 2.600 / m²) en los bosques de *Quercus canariensis*, que le confieren una

Figura 10.4

Emergencia de plántulas a partir del banco de semillas, después de un incendio en un brezal de la Sierra del Niño, Cádiz. Se observan plántulas de jaras (*Cistus populifolius*) y de aulagas (*Genista triacanthos*).



cierta semejanza con el banco de semilla estudiado en la laurisilva canaria (según algunos autores, un tipo de bosque mediterráneo).

En un brezal que había sido quemado accidentalmente en la Sierra del Niño (Cádiz), Ojeda y colaboradores han estimado 2.400 semillas / m² de 17 especies de plantas. Las semillas de arbustos, en particular de brezos (*Calluna vulgaris* y *Erica scoparia*), representaron algo más de la tercera parte del banco persistente que sobrevivió al fuego. Por otra parte, en los censos de plántulas que emergían en la zona recién quemada (figura 10.4), abundaron la brechina (*Calluna vulgaris*, también presente en el banco), la jara *Cistus populifolius* y la aulaga *Genista triacanthos* (estas dos especies apenas se encontraron en el banco pos-incendio).

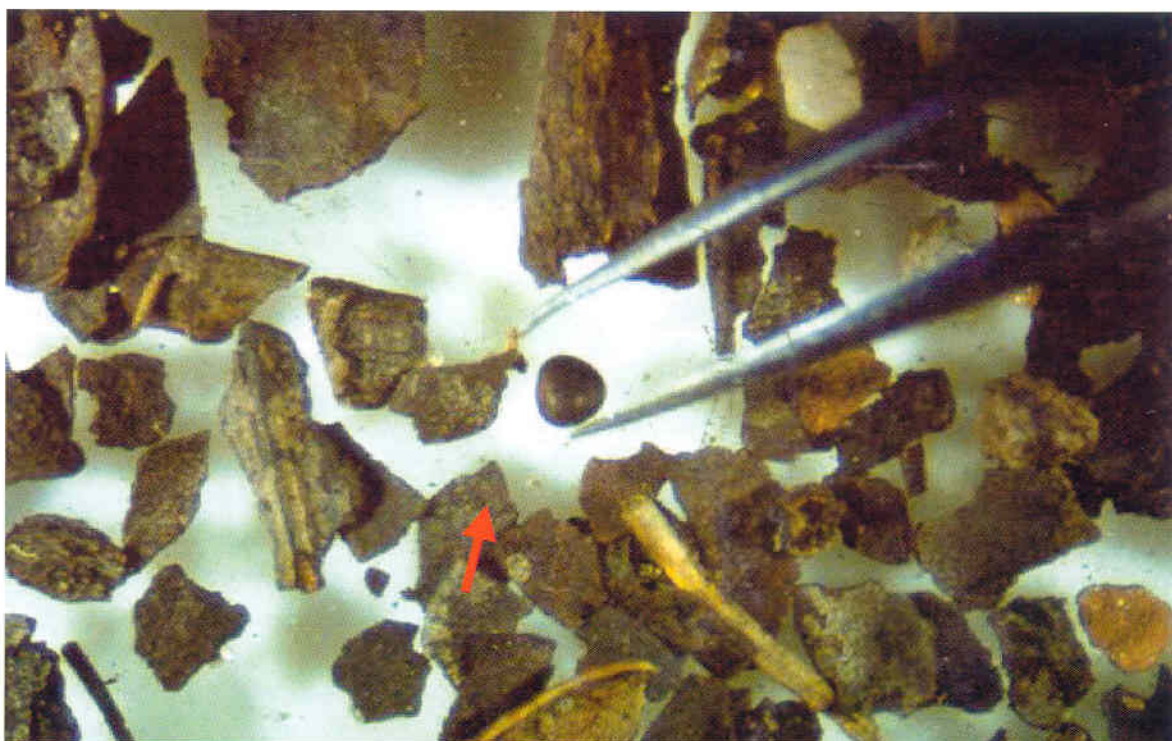
Entre las Sierras de Alcaraz y Segura, en la provincia de Albacete pero muy cerca del límite con Andalucía, Ferrandis y colaboradores han estudiado el banco de semillas en un pinar mixto de Pino Carrasco (*Pinus halepensis*) y Pino Negral (*P. pinaster*) que había sido quemado 12 años antes del estudio. Se han estimado por conteo directo (Figura 10.5) una densidad aproximada de 15.000 semillas / m² de 17 especies de plantas. La jara pringosa (*Cistus ladanifer*) fue muy abundante en el banco (48 % de las semillas) y también en el sotobosque del pinar (34 % de la cobertura). Otras especies de arbustos con abundantes semillas en el banco del suelo fueron los brezos (*Erica arborea* y *E. scoparia*, juntos representaron el 41 % de las semillas) y el romero (*Rosmarinus officinalis*, con el 7 %).

Los árboles y arbustos aislados en zonas de pastizal pueden tener un efecto de facilitación sobre las plantas herbáceas, pero también de competencia. En una dehesa de la Sierra Norte de Sevilla, Marañón encontró que la composición del banco de semillas era diferente debajo de una encina aislada que en pastizal abierto; además la densidad era menor bajo el árbol (31.000 semillas/m²) frente al pastizal abierto (50.000 semillas /m²). En una



Figura 10.5

Semilla de *Cistus ladanifer* (entre las puntas de la pinza) en una muestra de suelo de pinar, observada durante el conteo directo del banco de semillas.



rambla de Almería, Pugnaire y Lázaro estudiaron el banco de semillas en el suelo bajo retamas (*Retama sphaerocarpa*) de distintas edades; la densidad osciló entre 12.000 y 21.000 semillas / m² y la diversidad entre 15 y 18 especies, sin que se encontraran diferencias significativas según la edad del arbusto. Sin embargo, la diversidad de la comunidad de herbáceas en fase de

planta adulta fue bastante mayor, más del doble (40 frente a 17 especies), debajo de las retamas más viejas comparada con la que se midió debajo de las jóvenes. Este patrón sugiere un efecto facilitador (que aumentaría con el tiempo) de la copa del arbusto sobre la expresión del banco de semillas de las plantas herbáceas.



Semillas y plántulas de Peonia (*Paeonia broteroi*)

Banco de semillas y conservación

El banco de semillas puede tener una clara utilidad práctica en la conservación y restauración de especies amenazadas. Aparicio y colaboradores han estudiado el caso especial de la leguminosa arbustiva *Echinopartum algibicum*. Esta nueva especie para la flora endémica andaluza fue descrita en 1995 y hasta el presente sólo se conoce una población, con pocos individuos, en unos afloramientos de roca arenisca en el Parque Natural de Grazalema. Su situación es bastante crítica, debida principalmente a la fuerte presión de los herbívoros (cuando se realiza el estudio en 1994, sólo se encuentran tres plantas que habían podido florecer, por estar en rocas poco accesibles).

La característica de las semillas (típica de las leguminosas) de tener latencia física y formar banco persistente, puede ayudar en este caso a su recuperación. Aparicio y colaboradores recuperaron hasta 113 semillas del suelo (estimando una densidad media de 167 semillas / m²), que podrían tener hasta 15 años. El porcentaje de germinación de estas semillas desenterradas fue alto; aunque la supervivencia de las plántulas en invernadero fue muy baja y requiere nuevos experimentos para asegurar la recuperación de la población. Por otra parte, la reserva de semillas del suelo fue más variable genéticamente que la población de plantas adultas supervivientes, lo cual refuerza la potencialidad de esta reserva genética (banco de semillas) para la restauración de plantas amenazadas.

Salvador, A. 1998. Reptiles. En: Fauna Ibérica, Vol. 10. Ramos, A. et al. (eds.) CSIC, Madrid.

Valverde, J. A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías de la Estación Biológica de Doñana, CSIC, Madrid.

Capítulo 7

Blondel, J. y J. Aronson. 1999. Biology and wildlife in the Mediterranean region. Oxford University Press, Oxford.

Campos, P. y G. Montero, (eds.). 2003. Beneficios comerciales y ambientales de la repoblación y la regeneración del arbolado del monte mediterráneo. Centro de Investigaciones Forestales del Instituto Nacional de Investigación Agraria, Madrid. En prensa y disponible en http://www.ieg.csic.es/ben_amb_com/inicio.html

Díaz, M., B. Asensio y J. L. Tellería. 1996. Aves Ibéricas. I. No paseriformes. J. M. Reyero Editor, Madrid.

Tellería, J. L. 1988. Caracteres generales de la invernada de las aves en la península Ibérica. En: Invernada de aves en la península Ibérica. J. L. Tellería (ed.), pp. 13-22. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.

Tellería, J. L., B. Asensio y M. Díaz. 1999. Aves Ibéricas. II. Paseriformes. J. M. Reyero Editor, Madrid.

Cuadro 7.1

Donazar, J. A. 1993. Los buitres ibéricos. Biología y conservación. J.M. Reyero Editor, Madrid.

González, L. M. 1990. Censo de las poblaciones reproductoras de Aguila Imperial y Buitre Negro en España. Quercus 58: 16-22.

Hiraldó, F. 1975. Colonias de cría y censo de los Buitres Negros (*Aegypius monachus*) ibéricos. Naturalia Hispanica 2: 1-31.

Hiraldó, F. 1976. The diet of Black Vulture *Aegypius monachus* in Iberian peninsula. Doñana Acta Vertebrata 3: 19-31.

Hiraldó, F. 1977. El buitre negro (*Aegypius monachus monachus* L.) en la Península Ibérica: población, biología general, uso de recursos e interacciones con otras aves. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.

Cuadro 7.2

Delibes, M. 1978. Ecología alimenticia del Aguila Imperial ibérica (*Aquila adalberti*) en el Coto de Doñana durante la crianza de los pollos. Doñana Acta Vertebrata 5: 35-60.

Ferrer, M. 1993. El águila imperial. Editorial Quercus, Madrid.

Gaona, P. 1993. Modelos demográficos para el Aguila Imperial Ibérica e implicaciones para su conservación. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.

González, L. M. 1991. Historia natural del Aguila Imperial Ibérica (*Aquila adalberti* Brehm, 1861) : Taxonomía, población, análisis de la distribución geográfica, alimentación, reproducción y conservación. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Hiraldó, F. (coordinador). 1985. Estudios sobre la reproducción del Aguila Imperial Ibérica (*Aquila adalberti* Brehm, 1861). Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Capítulo 8

Blanco, J. C. (ed.) 1998. Mamíferos de España. 2 vols. Editorial Planeta, Barcelona.

Cabrera, A. (1914). Fauna Ibérica. Mamíferos. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Edición facsímil de 1998, con prólogo de F. Palacios y estudio introductorio de R. García-Perea y J. Gisbert. Consellería de Medio Ambiente de la Xunta de Galicia e Universidade de Santiago de Compostela.

Franco, A. y M. Rodríguez (coordinadores). 2001. Libro Rojo de los vertebrados amenazados de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Delibes, M. y J. Gisbert. 2002. Los mamíferos. pp. 254-269. En J. M. Reyero (ed.): La Naturaleza en España. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Ferreras, P., E. Revilla y M. Delibes. 1999. Pequeños y medianos carnívoros Ibéricos. Biologica 28: 14-37.

Palomo, L. J. y J. Gisbert, (eds.) 2002. Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid (en prensa).

Cuadro 8.1

Rodríguez, A. y M. Delibes. 1990. El lince ibérico (*Lynx pardina*) en España. Distribución y problemas de conservación. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, ICONA, Colección Técnica, Madrid.

Sabater, A., M. Delibes y F. Palomares. 1999. El Lince Ibérico. EGMASA, Sevilla.

Cuadro 8.2

Fenner, F. y Fantini B. 1999. Biological control of vertebrate pests. The history of myxomatosis - An experiment in evolution. CABI Publishing, Wallingford.

Soriguer, R. C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*, L.) en Andalucía Occidental. Doñana Acta Vertebrata 8: 1-379.

Thompson, H.V. y King, C. M. 1994. The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer. Oxford Science Publications, Oxford.

Villafuerte, R. 1994. Riesgo de predación y estrategias defensivas del conejo, *Oryctolagus cuniculus*, en el Parque Nacional de Doñana. Tesis doctoral, Universidad de Córdoba.

Capítulo 9 y Cuadro 9.1

Arista, M., J. Herrera y S. Talavera. 1997. Biología del Pinsapo. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Herrera, J. 1987. Biología reproductiva de algunas especies del matorral de Doñana. Anales Jardín Botánico Madrid 44: 483-497.

Herrera, J. 1991. The reproductive biology of a riparian Mediterranean shrub, *Nerium oleander* L. (Apocynaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 106: 147-172.

Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins, Londres.

Raven, P. H., R. F. Evert y S. E. Eichhorn. 1991. Biología de las plantas. Reverté, Barcelona.

Talavera, S., P. E. Gibbs y J. Herrera. 1993. The reproductive biology of *Cistus ladanifer* L. (Cistaceae). Plant Systematics and Evolution 186: 123-134.

Cuadro 9.2

Herrera, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean shrubland. Ecological Monographs 54: 1-23.

Herrera, C. M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary and historical determinants. Annual Review of Ecology and Systematics 26: 705-727.

Santos, T. 1985. Estudio sobre la biología migratoria de la Tribu Turdini (Aves) en España. Monografías ICONA 39. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Tellería, J. L. (ed.) 1988. Invernada de aves en la Península Ibérica. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.

Capítulo 10

Marañón, T. 2001. Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. En: R. Zamora y F. I. Pugnaire (eds.) Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional, pp. 153-181. CSIC-AEET, Madrid.

Thompson, K., J. P. Bakker y R. Bekker. 1997. The soil seed banks of North West Europe. Cambridge University Press, Cambridge.

Trabaud, L. 2000. Seeds: their soil bank and their role in post-fire recovery of ecosystems of the Mediterranean Basin. En: L. Trabaud (ed.) Life and environment in the Mediterranean, pp. 229-259. WIT Press, Southampton, Inglaterra.

Capítulo 11

Bond, W. J. y B. van Wilgen. 1996. Fire and Plants. Chapman and Hall, Londres.

Ojeda, F. 2001. El fuego como factor clave en la evolución de plantas mediterráneas. En: R. Zamora y F. I. Pugnaire (eds.). Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional. pp. 319-349, CSIC-AEET, Madrid.

Terradas, J. (ed.). 1996. Ecología del Foc. Proa, Barcelona.

Capítulo 12

Granados Corona, M. 1988. Transformaciones históricas de los ecosistemas del Parque Nacional de Doñana. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.

Parra, F. 1987. La dehesa y el olivar. Debate, Madrid.

Parra, F. 1987. El monte mediterráneo. Debate, Madrid.

Grove, A. T. y O. Rackham. 2001. The nature of Mediterranean Europe. An Ecological History. Yale University Press, New Haven.

Cuadro 12.1

Montoya Oliver, J. M. 1988. Los alcornoques. Servicio de Publicaciones Agrarias, Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.

Natividade, J. V. 1990. Subcultura. Ministerio de Agricultura, Madrid.

Cuadro 12.2

Laguna Sanz, E. 1998. El cerdo ibérico en el próximo milenio. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.

Asociación Española de Criadores de Ganado Porcino Selecto del Tronco Ibérico. 1992. El cerdo ibérico, la naturaleza, la dehesa. Simposio de Cerdo ibérico. Zafra, Badajoz, Septiembre de 1992. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.

Cuadro 12.3

Montoya Oliver, J. M. 1983. Pastoralismo mediterráneo. Servicio de Publicaciones Agrarias. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.

Ferrer, C. y A. Broca. 1999. Binomio agricultura-ganadería en los ecosistemas mediterráneos. Pastoreo frente a "desierto verde". En: Actas de la XXXIX Reunión de la Sociedad Española para el estudio de los pastos, pp. 307-335. Almería.

Cuadro 12.4

Callot, G. (1999). La truffe, la terre y la vie. Paris, ed. INRA, 210 pp.

Moreno-Arroyo, B. (2002). Setas y trufas: una visión diferentes. Vol. So. Micol. Madrid 26. 211-217.

Reyna, S. A. De Miguel & A. Hernández (2001). Situación y perspectivas de la truficultura en España. Actas Congreso Forestal Español. Granada 2001.

Capítulo 13

Blanco, E., M. A. Casado, M. Costa, R. Escribano, M. García, M. Génova, A. Gómez, F. Gómez, J. C. Moreno, C. Morla, P. Regato y H. Sainz. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación paleobotánica. Planeta, Barcelona.

Blondel, J. y J. Aronson. 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean Region. Oxford University Press, Oxford.

Camprodon, J. y E. Plana, (eds.). 2001. Conservación de la biodiversidad y gestión forestal. Su aplicación en la fauna vertebrada. Edicions Universitat de Barcelona, Barcelona.

Santos, T. y J. L. Tellería (eds.). 1998. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Zamora, R. y F. I. Pugnaire (eds.). 2001. Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. CSIC-AEET, Madrid.

Cuadro 13.2

Cerdá, A. 2001. Erosión hídrica del suelo en el territorio valenciano. Estado de la cuestión a través de una revisión bibliográfica. Geoforma Ediciones, Logroño.

Lasanta, T. y J. M. García Ruiz (eds.). 1996. Erosión y recuperación de tierras en áreas marginales. Instituto de Estudios Riojanos y Sociedad Española de Geomorfología, Logroño.

Moreira Madueño, J. M. 1989. Capacidad de uso y erosión de suelos en Andalucía. Agencia de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Puigdefábregas, J., A. Solé, L. Gutiérrez, G. del Barrio y M. Boer. 1999. Scales and processes of water redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in southeast Spain. Earth Science Reviews 48: 39-70.

Schnabel, S. 1997. Soil erosion and runoff production in a small watershed under silvo-pastoral landuse (dehesas) in Extremadura, Spain. Geoforma Ediciones, Logroño.

Cuadro 13.3

Valverde, J. A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías Estación Biológica de Doñana. CSIC, Madrid.

Allier, C., F. González Bernáldez y L. Ramírez Díaz. 1974. Mapa ecológico de la Reserva Biológica de Doñana. División de Ciencias del CSIC y Estación Biológica de Doñana, Sevilla.

Herrera, J. 1988. Pollination relationships in southern Spanish mediterranean shrublands. Journal of Ecology 76: 274-287.

Ferrer, M. y J. A. Donazar. 1996. Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish Imperial Eagles. Ecology 77: 69-74.

Gaona, P., P. Ferreras y M. Delibes. 1998. Dynamics and viability of a metapopulation of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). Ecological Monographs 68: 349-370.