



Este libro aporta una visión polifacética del monte mediterráneo en Andalucía que pone de manifiesto sus valores ecológicos, paisajísticos y sociales. El término "monte" se aborda con un significado amplio, incluyendo cualquier "tierra inculta cubierta de árboles, arbustos o matas", que es como lo define el diccionario de la Real Academia Española. Bajo este enfoque, los temas tratados se han elegido aplicando el criterio de ofrecer un cuadro lo más exhaustivo posible mediante una visión multidisciplinaria, basada en conjuntar aspectos que ordinariamente se tratan por separado.

Los protagonistas de esta obra son las plantas y los animales, incluido el hombre, originarios de diversas áreas biogeográficas y que hoy conviven en el monte mediterráneo de Andalucía, que es el escenario territorial en donde transcurre la trama ecológica. Estos actores tienen su propia trayectoria evolutiva: se alimentan, se reproducen y compiten o cooperan entre ellos. Todas estas interrelaciones, junto con las respuestas que muestran los cambios de los factores del medio, constituyen realmente el argumento de lo que puede clasificarse con rigor como auténtica historia natural.

Es una obra de divulgación, de contenidos rigurosos, realizada por especialistas que han sido capaces, tras años de labor investigadora, de introducirnos con un lenguaje claro y comprensible al estado de conocimiento del monte mediterráneo de Andalucía.



El monte mediterráneo en Andalucía

El monte mediterráneo en Andalucía



El monte mediterráneo en Andalucía



El monte mediterráneo en Andalucía



El monte mediterráneo en Andalucía

Edita: Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía

CONSEJERA DE MEDIO AMBIENTE

Fuensanta Coves Botella

DIRECTOR GENERAL DE GESTIÓN DEL MEDIO NATURAL

José Guirado Romero

DIRECCIÓN FACULTATIVA DE LA EDICIÓN

José M^a Fernández-Palacios Carmona

Este libro es resultado del “Convenio de Colaboración entre la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) para Compendiar y Elaborar Información sobre el Monte Mediterráneo de Andalucía”, suscrito el 18 de diciembre de 2001.

COORDINACIÓN CIENTÍFICA

Carlos M. Herrera

DISEÑO GRÁFICO Y MAQUETACIÓN

Manuel Ortiz

GRÁFICOS

Bella Moreno y Viqui R. Gallardo

FOTOMECÁNICA E IMPRESIÓN

Gandolfo

© 2004, Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.

Primera edición financiada por la Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Ejemplar de difusión gratuita.

Quedan rigurosamente prohibidas, sin la autorización escrita del titular del «Copyright» y bajo las sanciones establecidas en las leyes, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático, y la distribución de ella mediante venta o alquiler.

ISBN: 84-933537-4-4

Depósito legal:

Impreso en España

2004, Sevilla

Este libro debe citarse como:

Herrera, C. M. (coordinador). 2004. *El monte mediterráneo en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, 206 pp. Sevilla

Un capítulo debe citarse como:

Carrión, J. S y Díez, M. J. 2004. «Origen y evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil». Herrera, C. M. (coordinador). 2004. *El monte mediterráneo en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, pp 21-27. Sevilla

COORDINADOR CIENTÍFICO

Carlos M. Herrera

Estación Biológica de Doñana, CSIC

AUTORES

Elena Angulo

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Juan Arroyo

Universidad de Sevilla

Baltasar Cabezedo

Universidad de Málaga

José S. Carrión

Universidad de Murcia

Miguel Delibes de Castro

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Mario Díaz Esteban

Universidad de Castilla-La Mancha

Carmen Díaz Paniagua

Estación Biológica de Doñana, CSIC

María J. Díez

Universidad de Sevilla

José A. Donázar

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Juan Fernández Haeger

Universidad de Córdoba

Carlos M. Herrera

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Javier Herrera

Universidad de Sevilla

Fernando Hiraldo

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Juan Manuel Infante

Universidad Pablo de Olavide

Diego Jordano Barbudo

Universidad de Córdoba

Teodoro Marañón

Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla. CSIC

Adolfo Marco

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Ángel Martín

Universidad de Sevilla

José Merino

Universidad Pablo de Olavide

Baldomero Moreno-Arroyo

Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía

Juan J. Negro

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Fernando Ojeda

Universidad de Cádiz

Francisco Palomares

Estación Biológica de Doñana, CSIC

Andrés V. Pérez Latorre

Universidad de Málaga

Juan Puigdefábregas

Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC

José L. Tellería

Universidad Complutense de Madrid

AUTORES DE LAS FOTOGRAFÍAS

Javier Andrada, 50, 51, 55, 70, 73, 74, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 84, 85, 109, 113, 116, 134, 162, 165, 167, 180

Juan Arroyo, 57

Julio Blas, 122

Benjamín Busto, 75

Javier Cabanillas, 91

Rafael Cadenas, 36, 121

Antonio Camoyán, 18-19, 20, 21, 28, 29, 31, 32, 34, 35, 37, 38, 39, 46, 52, 53, 58-59, 73, 103, 105, 106, 110, 112, 125, 136, 138, 139, 145, 157, 166, 168, 169, 173, 179, 182, 191, 195, 196

Miguel Ángel Cano, 47, 149

José S. Carrión y María J. Díez, 26

Consejería de Medio Ambiente 33, 35, 72, 121, 152, 163, 164, 165, 167, 173, 183, 187, 192

Carmen Díaz Paniagua y Adolfo Marco, 89

Jesús Fernández García, 160-161

Juan Fernández Haeger y Diego Jordano Barbudo, 64

Santos Fernández Luna, 95

P. Ferrandis, 150

Francisco Javier Gómez Fernández, 131

Toni Guillén, 119

Carlos M. Herrera, 45, 66, 94, 128, 129, 130, 135, 143, 144, 150, 168

José M^a Carpena Coronado, 198-199

Javier Herrera, 32, 43, 132, 133, 140, 141

Ángel Martín, 170, 171, 173

Jesús López Moreno, 126-127

Ángel Martín, 171

Herminio Martínez Muñiz, 90, 94, 95, 96, 98, 99, 100, 102, 104, 108, 110

José Francisco Mingorance Gutiérrez, 88

Rolf Möhring, 60

Javier Molina, 153, 155, 178, 189

Baldomero Moreno-Arroyo, 177

Pepe Morón, 40, 41

Fernando Ojeda, 149, 154, 156, 159

Marco A. Pérez García, 114

Juan Puigdefábregas, 190, 191, 193

José Reina Hervás, 61

Antonio Sabater, 71

Miguel Simón, 125

José Luis Tellería, 181

J.A. Torres, 76

AGRADECIMIENTOS: A Herminio Muñiz y Bitis Documentales por la cesión de la fotografía del Lince con Muflón en Andújar (pág. 108). A Luis Villagarcía (Universidad Pablo de Olavide, Sevilla), por su ayuda en la preparación del capítulo 3. A Marina García, Alfonso Martínez Sánchez-Lafuente, Rocío Requerey (Estación Biológica de Doñana, CSIC), Miguel Ángel Simón (Consejería de Medio Ambiente, Jaén) y África Colomo (Fundación Gypaetus), por su inestimable ayuda en las tareas editoriales y en la coordinación y gestión del proyecto. A Rolf Möhring, José Reina Hervás, Santos Fernández Luna, Jesús López Moreno, Francisco Javier Gómez Fernández, José Francisco Mingorance Gutiérrez, Marco A. Pérez García y Jesús Fernández García, autores de fotografías seleccionadas en distintas ediciones del Certamen de Fotografía de Medio Ambiente de Andalucía.

Índice

Presentación	9
Prólogo	II
Introducción general	16

Parte I

Flora y vegetación

1. Origen y evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil	
<i>José S. Carrión y María J. Díez</i>	21
2. Las comunidades vegetales	
<i>Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre</i>	29
Cuadro 2.1. Los <i>Quercus</i> en Andalucía	
<i>Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre</i>	40
Cuadro 2.2. Las gimnospermas como integrantes del monte mediterráneo	
<i>Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre</i>	42
Cuadro 2.3. Los matorrales	
<i>Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre</i>	44
3. Ecofisiología	
<i>José Merino y Juan Manuel Infante</i>	47
Cuadro 3.1. Fenología: el paso de las estaciones	
<i>Juan Arroyo</i>	56

Parte II

Fauna

4. Las mariposas	
<i>Juan Fernández Haeger y Diego Jordano Barbudo</i>	61
5. Los anfibios	
<i>Carmen Díaz Paniagua y Adolfo Marco</i>	71
Cuadro 5.1. El declive global de los anfibios	
<i>Carmen Díaz Paniagua y Adolfo Marco</i>	79
6. Los reptiles	
<i>Adolfo Marco y Carmen Díaz Paniagua</i>	81
Cuadro 6.1. Lagartija de Valverde	
<i>Adolfo Marco y Carmen Díaz Paniagua</i>	88
Cuadro 6.2. El galápagos de Florida	
<i>Adolfo Marco y Carmen Díaz Paniagua</i>	89
7. Comunidades de aves de las formaciones arbóreas	
<i>Mario Díaz Esteban</i>	91
Cuadro 7.1. El Buitre Negro	
<i>José A. Donázar</i>	104
Cuadro 7.2. El Águila Imperial	
<i>Juan J. Negro</i>	106
8. Los mamíferos	
<i>Miguel Delibes de Castro</i>	109
Cuadro 8.1. El Lince Ibérico	
<i>Francisco Palomares</i>	120
Cuadro 8.2. El Conejo	
<i>Elena Angulo</i>	122

Parte III

Regeneración de la vegetación

9. Biología de la reproducción	
<i>Javier Herrera</i>	129
Cuadro 9.1. Flores y polinización	
<i>Javier Herrera</i>	140
Cuadro 9.2. Producción de frutos e invernada de aves	
<i>Carlos M. Herrera</i>	142
10. El banco de semillas en el suelo	
<i>Teodoro Marañón</i>	145
11. Respuesta de las plantas al fuego	
<i>Fernando Ojeda</i>	153

Parte IV

Usos humanos y conservación

12. El monte mediterráneo andaluz como fuente de riqueza biológica y económica	
<i>Ángel Martín</i>	163
Cuadro 12.1. El corcho	
<i>Ángel Martín</i>	170
Cuadro 12.2. El cerdo	
<i>Ángel Martín</i>	172
Cuadro 12.3. Ganadería extensiva	
<i>Ángel Martín</i>	174
Cuadro 12.4. Los hongos en el monte mediterráneo andaluz	
<i>Baldomero Moreno Arroyo</i>	176
13. La conservación del monte mediterráneo en Andalucía: pasado, presente y futuro	
<i>José Luis Tellería</i>	179
Cuadro 13.1. Influencias de la humanización sobre el monte mediterráneo andaluz	
<i>Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre</i>	188
Cuadro 13.2. Suelos y erosión	
<i>Juan Puigdefábregas</i>	190
Cuadro 13.3. La Reserva Biológica de Doñana: un laboratorio abierto a la investigación científica del monte mediterráneo	
<i>Fernando Hiraldo</i>	194
Apéndices	
Bibliografía	201
Información complementaria	204
Direcciones de los autores	206

presentación

Cuando los antecesores de lo que hoy conocemos como hombre pusieron el pie en Andalucía, hace al menos un millón de años iniciaron el poblamiento del territorio y con ello una modificación de un entorno estrictamente natural que ha devenido, con la base de los condicionantes ecológicos, en lo que denominamos monte mediterráneo.

Esta formación ha sido, pues, explotada desde muy antiguo, modulada para afinar la cohabitación entre el hombre y su contexto silvestre, y aunque la humanización demasiadas veces y demasiado tiempo conllevó la degradación, en Andalucía pervive una riqueza en las distintas manifestaciones de fauna, flora, paisajes e hitos geológicos que dan fe del valor multidisciplinar del monte mediterráneo. Mas esta importancia, polifacética, no ha sido aún del todo bien ponderada. El parcial análisis mercantilista, originario de otros ámbitos forestales de mucha menor biodiversidad y más aprovechamiento contable, había relegado al monte mediterráneo en las políticas forestales, no sólo europeas, sino incluso españolas. No se puede estudiar el monte mediterráneo con un manual de contabilidad. Desde que en 1998 la Consejería de Medio Ambiente promoviera la Declaración de Defensa del Monte Mediterráneo apoyamos la tesis, ya del todo avalada por sectores científicos, sociales y políticos, de que el valor de estos ecosistemas generan beneficios mucho más ricos que el económico. La bondad de la gran fábrica de bienes y servicios

que es el monte mediterráneo queda patente en muchas variables. El gran peso ambiental deriva de la biodiversidad, sin parangón en Europa, que la compone; socialmente es fundamental para evitar la desertificación de amplias comarcas y con ello disponer de la base *sine qua non* para el desarrollo rural; en el plano económico ofrece todavía una alta potencialidad de desarrollo; y ecológicamente es insustituible en nuestra comunidad controlar la erosión, mantener el ciclo de agua y disponer de sumideros de CO² que palien el cambio climático, de tan peligrosas consecuencias en Andalucía.

El libro que tiene en sus manos ofrece una panorámica –no del todo completa porque nuestro monte mediterráneo es enciclopédico– pero sí suficiente y con un lenguaje lo bastante accesible como para que lo calibremos en la medida que le es de justicia. Prestigiosos autores, gracias al convenio suscrito con el Consejo Superior de Investigaciones Científicas, prestan su talento con el objetivo de que la investigación nos sirva para conservar, pero a la vez para hacer divulgación entre los andaluces y andaluzas. Ya decía Antonio Machado que es de necios confundir valor y precio, y tan sabia apreciación define con exactitud la reflexión que debe motivarnos el conocimiento del monte mediterráneo. El valor que aporta a la sociedad va mucho más allá de los meros rendimientos económicos, y este libro creo que logra explicarlo.

Fuensanta Coves Botella
CONSEJERA DE MEDIO AMBIENTE

prólogo

Antonio Escarré

Deseo a quien en este momento inicia un recorrido tan especial por el monte mediterráneo andaluz, que la lectura de esta obra le resulte tan grata como lo fue para mí. Disfruté con ella realmente, a pesar incluso de que al concluirla, me alarmó un poco el no haber tenido un interés más selectivo por algunos aspectos, ya que podría ser síntoma de un bajo nivel de especialización como biólogo. Y es que en cada apartado, sin excepción, encontré información muy actual y sugestiva sobre temas en los que, en algún momento de mi vida profesional he trabajado o al menos me han interesado de manera especial. Lo normal habría sido esperar en toda la obra una continua sensación de “*déjà vu*”, y más al autocalificarse como divulgativa. Nada más lejos de la realidad: debo confesar que no hay ni un solo capítulo en el que no haya encontrado novedad, algo, y a veces mucho, que aprender.

Como en toda buena obra literaria, los personajes están bien caracterizados, el escenario en que se mueven se describe de forma rigurosa y el argumento atrae y mantiene la atención del lector.

El escenario donde transcurre la historia queda bien definido desde el principio: el monte mediterráneo de Andalucía, un marco físico de límites concretos y un clima muy característico, con primaveras y otoños lluviosos, veranos secos y calurosos e inviernos fríos y con niveles moderados de precipitación.

En este marco climático “el metabolismo de la naturaleza” es bajo en verano e invierno a causa de la precipitación y la temperatura, pero alto y moderado durante la primavera y el otoño.

Con un clima así, la aparición de la especie humana motivó que un factor natural como el fuego se hiciera más frecuente y que la ganadería y la agricultura comenzasen a disputar el espacio a las áreas cubiertas de vegetación inalterada.

Los protagonistas de esta obra sobre la vida son plantas y animales originarios de diversas áreas y que hoy conviven en este monte, y también nuestra especie, que con el paso del tiempo ha adquirido una preponderancia incuestionable. Estos actores tienen su propia trayectoria evolutiva y, para decirlo de forma muy resumida: se alimentan, se reproducen, y compiten o cooperan entre ellos. Todas estas interrelaciones, junto con las respuestas que muestran a los cambios de los factores del medio, constituyen realmente el argumento de lo que puede calificarse con rigor como una auténtica historia natural.

Entre los vegetales, junto a especies típicamente del centro y norte de Europa las hay de origen subtropical y otras que provienen del norte de África y Oriente Próximo. En los distintos grupos de animales se da también un predominio de especies de origen europeo aunque se reconocen otras propias del área

mediterránea. En el caso de las aves las primeras son características de bosques templados mientras que las segundas habitan matorrales más abiertos. Varias especies se consideran originadas en la Península Ibérica, entre ellas, algunas de las consideradas joyas de la fauna como el Águila Imperial o el Lince Ibérico, pero también una tan abundante como el Conejo, que juega un papel importante en el funcionamiento del monte mediterráneo.

Uno de los relatos más dramáticos de la obra es el del estiaje. Esa coincidencia de los altos niveles de radiación solar del verano con la a menudo total ausencia de precipitación durante varios meses, somete a nuestros protagonistas a situaciones límite, ya que, no se olvide, la vida se originó en el agua y todos los organismos terrestres hemos tenido que “interiorizar” el medio acuático y seguimos con una fuerte dependencia del mismo. Con la sequía estival las plantas se ven obligadas a perder sus hojas o a generar grandes tensiones de succión para que sus raíces puedan extraer algo de la escasa agua existente en el suelo. Cuanto menos, los vegetales tienen que cerrar sus estomas y dejar de asimilar, durante días enteros, o sobre todo, en el mediodía coincidiendo con la máxima insolación. Esta pausa diaria de la actividad en los días más soleados la presentan también varios animales de diversos niveles de su escala de organización, tales como: lagartijas, mamíferos, mariposas y escarabajos. ¿Se requerirán aún muchos más ejemplos para justificar ante centroeuropeos y anglosajones las profundas raíces biológicas de la siesta estival mediterránea?

Las sequías extremas pueden causar la muerte de plantas leñosas cuando en los vasos conductores por los que asciende el agua desde las raíces a las hojas, las fuertes tensiones rompen la columna líquida y se intercalan burbujas de aire que los obturan. De esta forma pueden morir desde pinos y encinas hasta especies propias de tomillares, a

veces muy bruscamente puesto que, sin tiempo para prescindir de parte de sus hojas las mantienen todas muertas y secas durante largos períodos. En la mitad de la década de los noventa se produjo un episodio de sequía, que se pudo valorar por los efectos en una red de seguimiento, diseñada originalmente para los daños de contaminación atmosférica, y que originó resultados alarmantes de mortalidad de plantas leñosas. Conviene no olvidar que la mayoría de los profetas del cambio global coinciden en que el mediterráneo español es un área especialmente sensible a cualquier tipo de variación climática que pueda incrementar la temperatura y disminuir la precipitación o al menos variar su distribución a lo largo del año.

Una buena parte de la obra se dedica a contar cómo sus protagonistas solucionan sus necesidades alimenticias. Las plantas necesitan agua, sales minerales y luz (salvo unas pocas que son parásitas y viven a costa de sus vecinas) y son por tanto las que más pueden sufrir los efectos de la falta de agua en el suelo y las altas temperaturas del verano. Por si fuera poco, se da entonces además una escasa disponibilidad de nutrientes debido a que en esas circunstancias las tasas de descomposición de la materia orgánica son mínimas. Este cese en la liberación de los nutrientes contenidos en la materia muerta se produce también en invierno, y en este caso, como consecuencia del frío.

La amplitud de la dieta en los animales del monte mediterráneo es muy variable. Los hay capaces de aceptar todo tipo de alimentos y otros que, por el contrario, se limitan o al menos prefieren muy particularmente, nutrirse a base de una única especie. Como es fácil comprender, los capaces de degustar manjares muy diversos resisten mejor los cambios que la acción humana produce en la naturaleza, que aquellos otros que tienen una fuerte dependencia de uno o unos pocos alimentos.

En la trama hay también pasajes con un alto contenido sexual y descritos con cierta crudeza, como es el caso, al parecer bastante general, de las flores que se esfuerzan en producir polen y pese a la existencia de insectos “maravillosamente bien adaptados” para su transporte terminan sin ser fecundadas; el de los machos de mariposa ascendiendo a las cumbres para disputar los favores de las hembras nuevas; o los riesgos que corren los anfibios y la mayoría de los reptiles al hacer sus puestas bajo la amenaza de una posible deshidratación que termine con ellas.

La reproducción es sin duda la actividad vital más marcada por esa típica estacionalidad mediterránea que hace que el monte sea tan diferente en unas u otras épocas. Cada especie es sensible a algunos factores del medio a los que responde de manera preferente para procrear. Hay pequeñas plantas anuales que aprovechan las primeras lluvias de primavera para germinar y completar su ciclo vital en cuestión de días. Otros muchos vegetales ajustan el momento de su floración a la duración relativa de días y noches. En el caso de animales como los anfibios, al tener amplios periodos potenciales en su reproducción, les es posible poder hacerlo en medios acuáticos poco predecibles y efímeros.

En el libro se cuentan también interesantes ejemplos de interacciones entre especies que requieren de un mínimo nivel de sincronización. En su eclosión, las larvas de mariposa deberían poder encontrar su planta nutricia bien desarrollada ya, y está comprobado que las aves invernantes que provienen de bosques centroeuropeos disponen, en este mediterráneo siempre hospitalario, de una buena cosecha de frutos en los matorrales que producen sobre todo, curiosamente, las especies de origen subtropical.

Además de contar bien el presente del monte mediterráneo en Andalucía, son muchas las sondas que se aventuran en el pasado, pero bastantes menos las

que se lanzan hacia el futuro, sobre el que se detecta una cierta intranquilidad general poco compatible con un epílogo completamente feliz. Preocupan, sobre todo, las especies en vías de extinción en las que resulta muy difícil revertir la tendencia, pero también se advierte un cierto temor de que los futuros desarrollos urbano y agrícola se hagan precisamente a costa del monte mediterráneo, que se considera con un valor económico muy marginal. Por lo que he podido entender, sólo las dehesas destinadas a la explotación de productos de calidad excepcional como el cerdo ibérico, los alcornoques con el aprovechamiento del corcho (muy ligado a una industria vinícola de buenos caldos) y algunas explotaciones cinegéticas de caza menor o mayor, se pueden calificar como rentables en sentido estricto. Para el resto del monte, lo cierto es que aunque se le reconoce un importante papel en los procesos hidrológicos (regula los flujos de agua, retiene los suelos y mejora la calidad de los arroyos y ríos), puede ser importante como sumidero de carbono y es esencial para mantener la biodiversidad, resulta difícil una valoración en términos económicos normales. Recuerdo que cuando se estaba preparando la Ley Forestal de la Comunidad Valenciana el diseño de ciertas medidas conservacionistas para las zonas de cabecera de las cuencas hidrológicas hizo pensar en un agravio comparativo con las partes bajas donde se acumulan población y riqueza, y queda poco por conservar. Se temía que esa norma diese por buenas las exigencias de las gentes de urbe de exigir la conservación de los recursos naturales “aguas arriba” sin considerar la más mínima posibilidad de hacer lo mismo “aguas abajo”, ni pensar siquiera en algún tipo de contrapartida. Tengo la impresión de que esta asimetría sociológica superpuesta a las cuencas hidrográficas debe ser una regularidad suficientemente extendida en todo el mundo como para que a algún legislador imaginativo (¿andaluz quizás?) se le pueda ocurrir ensayar una nueva forma de fiscalidad compensatoria.

Dentro de un contexto más sociopolítico, si como se hace frecuentemente en esta obra, se pretendiera buscar en el pasado próximo algunas circunstancias que permitan explicar cómo ella misma ha podido ver la luz, me atrevería a aventurar tres que a mi juicio han tenido un peso importante: la aparición del estado de las autonomías, el impulso a la educación superior que representó la creación de nuevas universidades y la existencia en Andalucía de un centro de investigación como la Estación Biológica de Doñana.

En los años en que tuvieron lugar las transferencias de competencias desde el gobierno de la nación a los distintos gobiernos autonómicos, la cultura y el medio ambiente eran conocidas, en el argot político de la época, como transferencias “florero” porque, al contrario de otras como sanidad y educación, estaban asociadas a flujos económicos de cuantía mínima. Era frecuente entonces cuestionarse el interés que tenía el paso de un estado centralista al estado de las autonomías pues se desconfiaba ante la posibilidad de duplicar el gasto de las administraciones sin contrapartida alguna. El principal argumento manejado por los creyentes en el futuro del proceso era que para los ciudadanos debería ser necesariamente ventajoso el acercamiento geográfico entre los centros de decisión y los problemas de cada territorio, y que no era negativo que cada una de las autonomías emergentes diese prioridad a determinados aspectos de su función de gobierno. Así por ejemplo, Andalucía fue una de las primeras Comunidades Autónomas que apostó por una Agencia de Medio Ambiente como depositaria del “florero”, lo que significó sin duda una clara potenciación de esa política sectorial respecto al nivel medio estatal. Se intuyó entonces, de forma acertada, la importancia que esa problemática habría de tener en múltiples aspectos de la gestión del territorio propio.

Pocos años antes se inició un movimiento social, de diversa intensidad, en el que ciudades de tamaño

medio reivindicaban como un paso importante para su desarrollo una Universidad propia. Me tocó vivir con bastante apasionamiento el proceso durante los años setenta en Alicante, mi ciudad natal. Se creó entonces un Colegio Universitario con dependencia académica de Valencia, pero independiente económicamente gracias a la labor de un Patronato que reunía las fuerzas vivas provinciales de la política y las finanzas, y mantenía un nivel de inversiones y de sueldos del personal más que dignos en aquella época. Tengo muy vivo el recuerdo de miles de alicantinos que formaban largas colas para telegrafiar al Ministro de Educación y Ciencia del momento su petición de una Universidad para Alicante, algo que resulta poco comprensible hoy dado el bajo tono de efervescencia ciudadana existente.

Años después tuve algo que ver en la creación de la Universidad Jaume I de Castellón. Algunos políticos de entonces, que públicamente no se cansaban de alabar la iniciativa, recuerdo bien que me vinieron a preguntar un día en privado si me había parado a pensar en lo que iba a hacer Castellón con una Universidad. Les dije que consideraba mucho más interesante interrogarse sobre lo que la nueva Universidad podría hacer por Castellón. Mi forma de pensar al respecto es muy simple: la creación de Universidades es siempre positiva, permite un mayor acceso de jóvenes a los estudios superiores, y hace posible la creación de nuevos grupos de investigación que a menudo nacen muy próximos a puntos geográficos que pronto se revelan como de interés internacional. He visto con agrado que entre los autores hay miembros de cinco universidades andaluzas, de tres centros de investigación del CSIC y de otras tres universidades españolas.

Hay un capítulo entero dedicado a la Estación Biológica de Doñana y entiendo que lo merece. Se trata sin duda de un magnífico centro que ha sido vital para la investigación de la naturaleza en

Andalucía. Cuando consiga dominar un poco más mi subconsciente espero poder incorporarme a la actual moda de calificar los mejores núcleos de investigación como de “excelencia”. De momento me resulta todavía un término demasiado paradigmático de una etapa política que ocupó excesivo tiempo de la existencia de muchos españoles.

No puedo dejar de referirme al Dr. José Antonio Valverde, que ejerció su magisterio científico sobre algunos de los autores del libro, y también a una de sus obras que más valoro, “Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres”, que representó para mí un hallazgo irrepetible.

Ya en vías de concluir, mi felicitación a todos los autores y al coordinador por el trabajo realizado, que hace accesibles al conjunto de la sociedad

años y años de labor investigadora, con el resumen de los más interesantes hallazgos contados en términos claros y comprensibles.

Para finalizar, y ya que parte de este prólogo lo escribí en Pinar del Río (Cuba), voy a transcribir un párrafo de José Martí, con el que la ingeniera forestal Mercedes de la Caridad Almeida inicia uno de los capítulos de su tesis doctoral y que: 1) para mí resume perfectamente lo esencial de este libro, que es la fuerza de la vida en el transcurso del tiempo, y 2) dará la razón a todo aquel cubano que lea esta obra y comente, como siempre, que eso ya lo había dicho José Martí...

*“El monte alza las maderas y respira,
el monte penetra y las raíces mueve
el monte sacude los días lentamente”*

introducción

Carlos M. Herrera

Hay palabras que evocan ideas muy diferentes dependiendo no solo de quien las pronuncia, sino también de quien las escucha. Esto parece darse con especial frecuencia en el ámbito de las ciencias naturales, piénsese si no en la amplia variedad de significados que la palabra “biodiversidad” ha llegado a adquirir en su breve existencia. Tratándose de una palabra mucho más antigua, no debe pues extrañarnos que algo parecido suceda con el vocablo “monte”, cuando es usado no en sus acepciones relacionadas con accidentes orográficos o juegos de naipes, sino con la vegetación. Restringiéndonos a este último contexto, que es el que nos interesa en este libro, estoy seguro que distintas personas evocarán distintas imágenes cuando lean el título de la obra, dependiendo de sus particulares experiencias, inclinaciones o formación. Es importante por tanto comenzar esta breve introducción explicando que, a la hora de planificar este libro, hemos considerado como “monte” a cualquier *“tierra inculta cubierta de árboles, arbustos o matas”*, que es como acertadamente lo define el Diccionario de la Real Academia Española. Es posible que la adopción de este criterio, más vernáculo que ecológico o botánico, incomode a algún especialista, pero cualquier delimitación más técnica y restrictiva del concepto de “monte” hubiera dificultado cumplir con uno de los principales objetivos de este libro, que es poner de manifiesto la enorme riqueza del monte mediterráneo de Andalucía en cuanto a sus valores biológicos, paisajísticos y sociales.

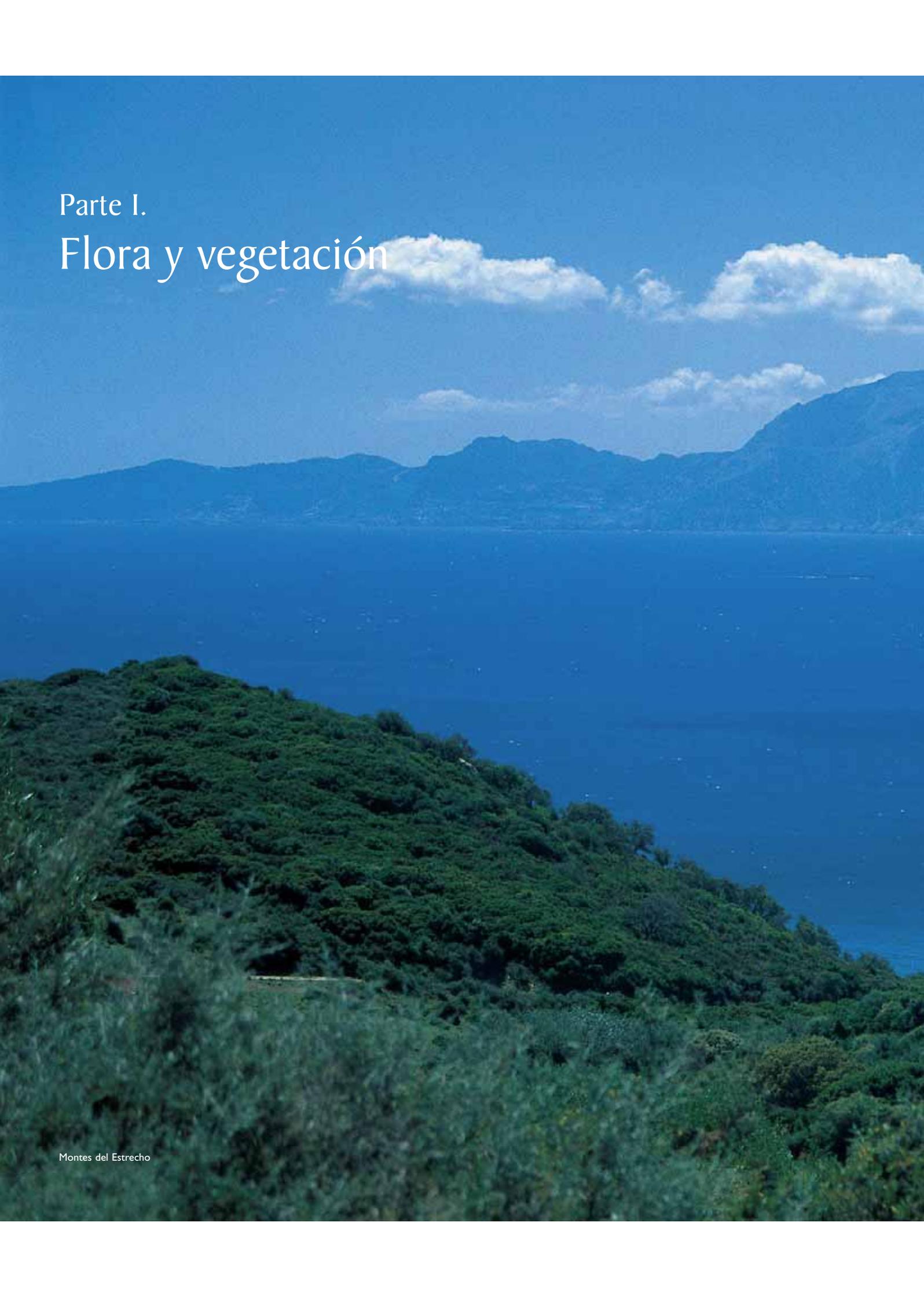
Como coordinador de la obra, he preferido por tanto adoptar un concepto de “monte” lo más amplio posible, tomando por tal a cualquier formación vegetal aceptablemente natural donde predominen las plantas leñosas. Es ésta una visión abierta, múltiple e incluyente, que busca poner de manifiesto por vía del ejemplo la utilidad de abandonar esa frecuente sinonimia que automáticamente tiende a relacionar al “monte” solo con ciertas formaciones boscosas dominadas por árboles.

Como he señalado antes, el objetivo de este libro es aportar una visión polifacética del monte mediterráneo en Andalucía que ponga de manifiesto sus valores ecológicos, paisajísticos y sociales. El número de facetas que se incluyen es amplio, pero soy consciente que no se agotan aquí, ni mucho menos, todas las posibilidades. Por fortuna, en la actualidad se dispone de un conocimiento tan detallado de tantos aspectos del monte mediterráneo andaluz, que el problema no es encontrar aspectos bien documentados que puedan ser reseñados, sino elegir cuáles se incluyen de entre todos los posibles. Los temas a tratar se han elegido aplicando el criterio de ofrecer un cuadro lo más exhaustivo posible mediante una visión multidisciplinaria, basada en conjuntar aspectos que ordinariamente se tratan por separado. Soy consciente que algunos aspectos de gran interés se han quedado fuera, como puedan ser los relacionados con el clima, la explotación forestal, la ecología del paisaje, el impacto a corto

y largo plazo del fuego, o la restauración de los ecosistemas después de incendios o perturbaciones. Abarcar éstas u otras facetas igualmente atractivas hubiera significado incrementar las dimensiones de la obra más allá de cualquier límite razonable.

Esta obra no pretende ser una recopilación científica dirigida a profesionales, sino más bien una obra de divulgación de contenidos rigurosos pero accesible a un público amplio. Los contenidos están organizados usando dos elementos diferentes, capítulos y cuadros. Aunque temáticamente relacionados, pre-

tenden ofrecer dos niveles diferentes de profundidad. Mientras que los capítulos dan una visión lo más completa posible de un tema relativamente amplio, los cuadros se centran en la descripción más concisa de un paisaje, organismo o problema mucho más concretos. Para facilitar la lectura, hemos evitado incluir en el texto referencias bibliográficas que tal vez no interesen a la mayoría de los lectores, pero las referencias más importantes se han recopilado al final del volumen en un apéndice para ponerlas a disposición de quienes deseen profundizar en alguno de los temas tratados.



Parte I.
Flora y vegetación







Acantilado de El Asperillo, Huelva

En la página anterior,
Laguna de Santa Olalla, Doñana

I. Origen y evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil

JOSÉ S. CARRIÓN Y MARÍA J. DÍEZ

En un contexto sociopolítico cada vez más implicado en el paradigma medioambientalista, dedicar todo un capítulo de este libro a la historia de la vegetación puede parecer poco más que un *divertimento*. Sin embargo, conocer cómo las plantas han respondido al cambio ambiental en el pasado puede proporcionar información muy valiosa a la hora de prever cuál podría ser la respuesta vegetal ante los nuevos escenarios.

Vivimos en un mundo de cambios. En general, y con un énfasis todavía mayor para el mundo mediterráneo, parece claro que los cambios ambientales no se han desarrollado de forma gradual, ni han afectado de manera uniforme a los ecosistemas, ni cada episodio ha tenido la misma importancia. Así, la configuración actual de la vegetación mediterránea europea surge de una curiosa mezcla a partes iguales de determinismo y azar, trazando una historia tortuosa de cambios paisajísticos entremezclados con procesos climáticos, tectónicos, evolutivos y ecológicos. Utilizando como modelo territorial la región andaluza, este capítulo presenta nuestra particular narración de esa historia. Y es que, mientras resulta injusto negar la belleza de las matemáticas o la física en la comprensión de algunos procesos naturales, la naturaleza, como los humanos en la concepción de nuestro filósofo Fernando Savater, "se parece más a los cuentos que a las cuentas".

El análisis polínico como método de reconstrucción de la vegetación del pasado

El procedimiento más utilizado para establecer modelos de vegetación pretérita es el conocido como análisis polínico (Fig. 1.1). Con las correcciones adecuadas, las concentraciones de granos de polen y esporas en una muestra de aire o sedimento vienen a ser representaciones microscópicas del paisaje vegetal. El análisis polínico de sedimentos tiene su fundamento en la enorme cantidad de granos de polen que, tras ser liberados de

las plantas, acaban por depositarse en la superficie continental o subacuática, para quedar finalmente incluidos dentro del contingente fósil de un estrato.

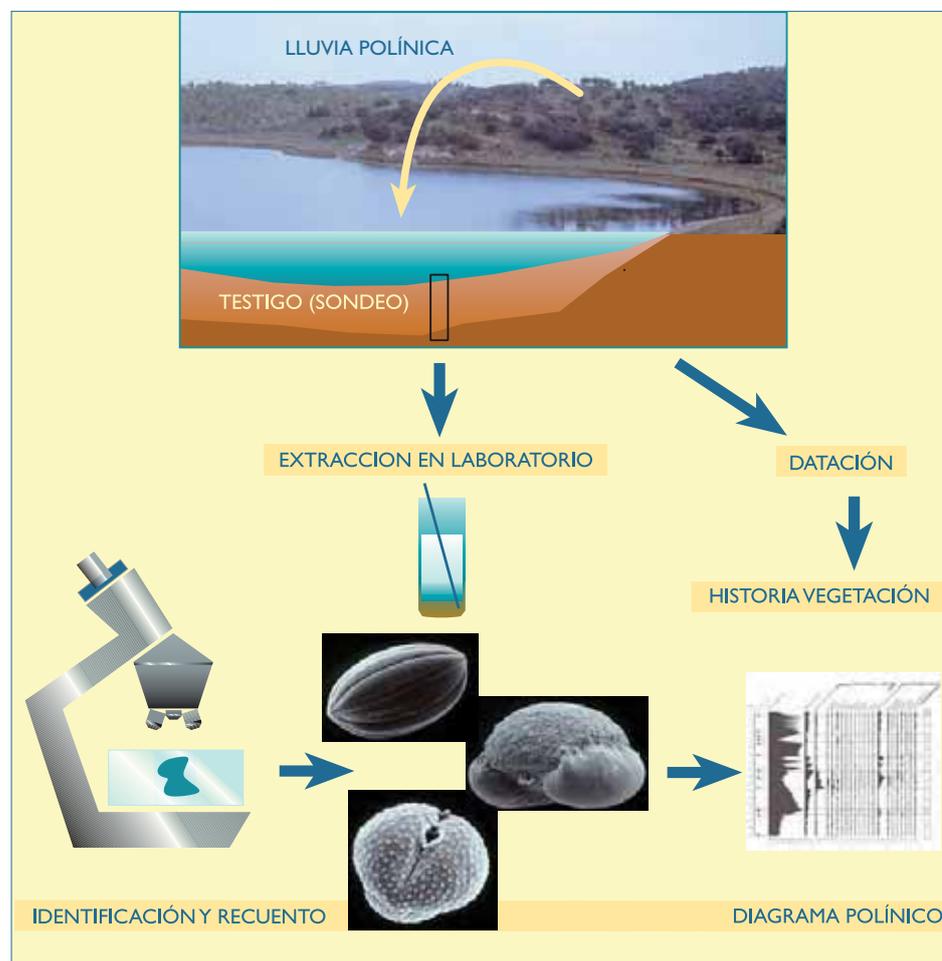
La probabilidad de preservación de los granos de polen, esporas y otros microfósiles similares, se incrementa en condiciones de ausencia o escasez de oxígeno y, por ello, los mejores depósitos poliníferos son los sedimentos que se forman bajo una masa de agua en lagos, turberas y zonas pantanosas. En condiciones de aridez o de frío extremo, la conservación polínica puede también ser magnífica. De hecho, si conocemos algo de la historia vegetal de muchas áreas desérticas, como el suroeste de Norteamérica, o las regiones del Namib y el Kalahari en el sur de África, es debido al análisis polínico de coprolitos (excrementos fósiles) de animales que viven o vivieron en esos territorios. Cabe también señalar que las estalagmitas, estalactitas y otros depósitos minerales formados en las condiciones kársticas de cuevas y abrigos, representan una fuente adicional de polen utilizable en reconstrucción paleoambiental (Fig. 1.2).

Origen y evolución terciaria de la vegetación mediterránea europea

Aunque las condiciones fisiográficas que originan la sequía estival en un clima inicialmente templado o subtropical se han dado con anterioridad en otras regiones, no es hasta el período Terciario cuando la evidencia disponible nos permite establecer tanto una cronología como una casuística coherentes para el establecimiento del bioma mediterráneo en Europa.

La región circummediterránea representa lo que nos ha quedado de los márgenes del antiguo Mar de Tetis, un océano mesozoico que experimentó profundas modificaciones debido a los desarrollos geomorfológicos asociados con la orogenia alpina, la cual comienza en el Cretácico Medio, hace unos 100 Ma (= millones de

Figura 1.1. Los granos de polen, esporas y otros microfósiles preservados en el sedimento del fondo de lagos representan nuestra principal fuente de información sobre los paisajes del pasado. Tras la obtención por sondeo de uno o varios testigos de sedimento, el proceso de extracción se lleva a cabo en el laboratorio. El análisis polínico incluye un tratamiento químico con ácidos concentrados y otras sustancias corrosivas, por lo que se requieren condiciones adecuadas de seguridad y aislamiento. La identificación y recuento demandan el uso del microscopio óptico, aunque el microscopio electrónico de barrido puede ser de gran ayuda para una discriminación más fina. En paralelo al análisis polínico, las muestras de sedimento serán enviadas a un laboratorio de datación, donde se establecerá su edad a través del procedimiento más adecuado (Carbono-14, Potasio-Argón, Torio-Uranio, termoluminiscencia, etc). La representación gráfica de los resultados se denomina diagrama polínico e ilustra la variación de los diferentes tipos polínicos a lo largo del tiempo. En virtud del conocimiento existente sobre producción y dispersión de polen, ecología de las especies implicadas y condiciones de sedimentación, el investigador intentará establecer una secuencia de cambio ambiental. Esta actividad se asemeja a la labor de un detective, pues se pretende reconstruir un escenario coherente a partir de evidencias fragmentarias. Siempre queda un margen de incertidumbre que, a diferencia de lo que ocurre con las ciencias experimentales, no se puede determinar matemáticamente, sino a través del mayor o menor poder explicativo del modelo.



años) y se completa a finales del Mioceno, hace unos 7 Ma. El intervalo Paleoceno-Eoceno (65-38 Ma) había sido globalmente cálido, húmedo y forestal en el continente europeo. Finalizando el Oligoceno (35-23 Ma) y sobre todo durante diversas fases del Mioceno (23-5,2 Ma), se observa una clara tendencia global hacia el descenso de las precipitaciones y, en menor medida, de las temperaturas. Las dos manifestaciones más relevantes de esta pauta son la consolidación de la placa de hielo antártico y la instalación de las condiciones de alta presión atmosférica (situación anticiclónica) que causan el déficit hídrico estival en la región mediterránea.

Desde una perspectiva geocronológica, se pueden definir cuatro hitos cruciales en la evolución de la vegetación mediterránea. En primer lugar, el contacto mesozoico entre Eurasia y Norteamérica, que en algunos puntos se prolonga hasta finales del Paleoceno, hace unos 60 millones de años. Dicho contacto es la causa de que haya géneros de plantas comunes entre California y el mediterráneo europeo. Entre éstos, hay que mencionar el

caso de *Acer*, *Alnus*, *Arbutus*, *Clematis*, *Crataegus*, *Cupressus*, *Fraxinus*, *Juniperus*, *Lonicera*, *Prunus*, *Rhamnus*, *Rosa*, *Rubus*, *Smilax*, *Viburnum*, *Vitis* y, sobre todo, *Pinus* y *Quercus*.

La segunda influencia histórica se sitúa en el Mioceno. Este período incluye fases con grandes áreas emergidas y contacto ibero-africano, alternando con otras en las que, por ejemplo, el actual extremo suroriental de la Península Ibérica vino a ser un mar salpicado de pequeñas islas. Esta configuración geográfica indujo el aislamiento de poblaciones vegetales y, eventualmente, la formación de nuevas especies. Por añadidura, el final del Mioceno, período denominado Mesiniense (6,7-5,2 Ma), supuso un evento de tal aridez regional que buena parte de lo que hoy es el Mar Mediterráneo se transformó en un inmenso marjal susceptible de ser invadido por especies halófitas y xerófitas de origen sahariano o irano-turánico.

El tercer período de relevancia es el Plioceno, durante el cual se constatan crisis climáticas episódicas, con acentuación de la mediterraneidad, aridez y cierto enfriamiento en torno a 4,5 Ma, 3,6 Ma, 3,2 Ma, 2,8 Ma

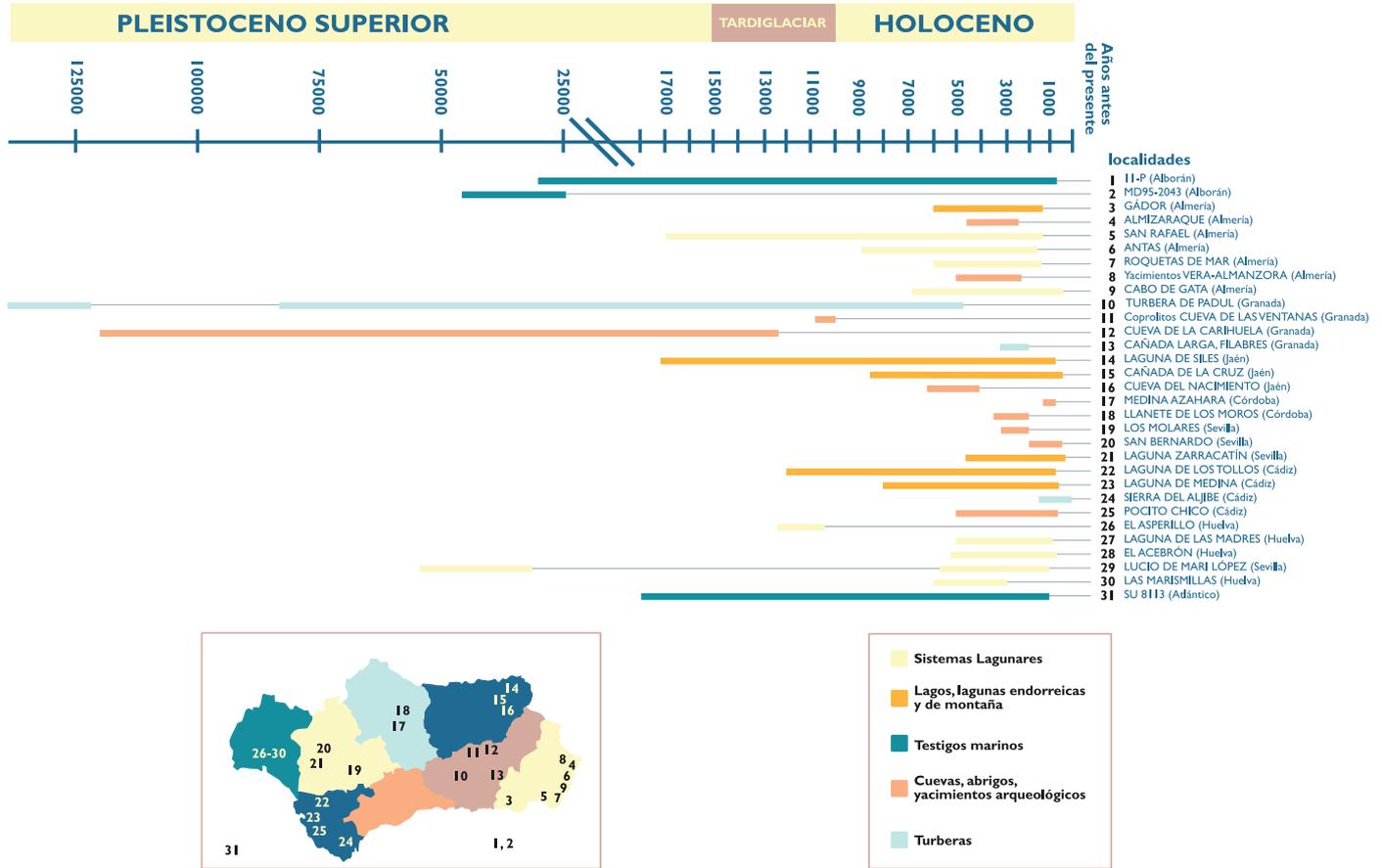


Figura 1.2. Localidades de Andalucía donde se han llevado a cabo estudios de polen fósil, con sus correspondientes intervalos temporales estimados. Cabe señalar que el control cronológico es deficiente o impreciso en la mayoría de los sitios estudiados, fundamentalmente por falta o escasez de dataciones absolutas (v. gr. Carbono-14). Esto es especialmente pertinente al caso de los yacimientos arqueológicos, de los cuales sólo se mencionan los más relevantes. Existen investigaciones en curso en los niveles basales de Padul (probablemente Pleistoceno Medio), Holoceno de la Cueva de la Carihuela (Granada), Laguna de Zóñar (Córdoba), Cueva de Nerja, Laguna Dulce y Laguna Grande de Archidona (Málaga), diversas turberas en el Parque de los Alcornocales (Cádiz) y depósitos lagunares del complejo del Abalarío (Huelva). En el Apéndice se recoge información suplementaria relacionada con esta figura.

y 2,4 Ma. Esta serie de oscilaciones climáticas que culmina con las denominadas "glaciaciones cuaternarias", suponen la desaparición acumulativa de especies termófilas del continente europeo, así como la expansión episódica de formaciones de xerófitas como *Artemisia*, *Ephedra*, *Calligonum*, *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Lygeum*, *Amaranthaceae*, *Aizoaceae*, etc. Resulta fascinante que los elementos que hoy consideramos característicamente mediterráneos aparecieran en los bosques pliocenos acompañando a géneros de plantas que hoy presentan afinidades tan diversas. Así, las evidencias fósiles de *Quercus ilex*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*, *Q. cerris*, *Castanea*, *Acer monspessulanum*, *Carpinus orientalis*, *Smilax*, *Phillyrea*, *Cistus*, *Olea*, *Myrica* o *Pistacia* se mezclan con las de palmáceas (*Sabal*, *Chamaerops*), lauráceas (*Laurus*, *Cinnamomum*, *Persea*, *Sassafras*, *Oreodaphne*), juglandáceas (*Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Engelhardtia*), taxodiáceas (*Taxodium*, *Sequoia*, *Sciadopitys*), celastráceas (*Microtropis*), hamamelidáceas (*Liquidambar*, *Hamamelis*, *Parrotia*), nisáceas (*Nyssa*), coníferas (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Cathaya*) y árboles caducifolios (*Fagus*, *Corylus*, *Betula*, *Tilia*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Alnus*).

Todos los análisis paleoclimáticos parecen indicar que la doble estacionalidad característica del clima mediterráneo actual en Europa se definió mayormente en las crisis fechadas en 3,2, 2,8 y 2,4 Ma, en paralelo a la desaparición de las secuoyas y palmeras, las primeras evidencias de glaciación en el Hemisferio norte y la llegada del mamut y el caballo a Europa occidental. El cuarto hito en la configuración de la vegetación mediterránea se relaciona con los cambios climáticos y biogeográficos del Cuaternario, el cual comienza entre 2 y 1,8 Ma. Dedicaremos el resto del capítulo a este período, pues existe información paleobotánica de relevancia para la región andaluza.

Cuaternario y refugios glaciares de vegetación arbórea

La historia geológica de los últimos dos millones de años en el continente europeo se caracteriza por la alternancia periódica de fases glaciares e interglaciares. Dicha alternancia está en última instancia determinada por causas astronómicas; en particular, está conectada con variaciones cíclicas de la órbita terrestre que se

producen con una ritmicidad en torno a 100.000-125.000 años. Es significativo que, aproximadamente, el 80% del tiempo cuaternario del norte de Europa sea tiempo glacial. Se puede comprender que un descenso sostenido en la temperatura tenga repercusiones en la disponibilidad hídrica y, en consecuencia, en la distribución de los bosques. De hecho, la mayor parte de las especies arbóreas y arbustivas desaparecieron de las zonas estrictamente glaciadas y de su entorno periglacial, donde predominaron fenómenos de congelación del suelo incompatibles con la existencia de un ecosistema forestal (Fig. 1.3).

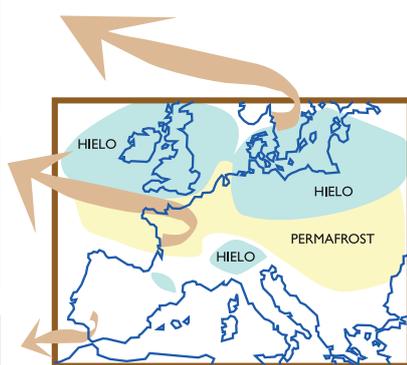
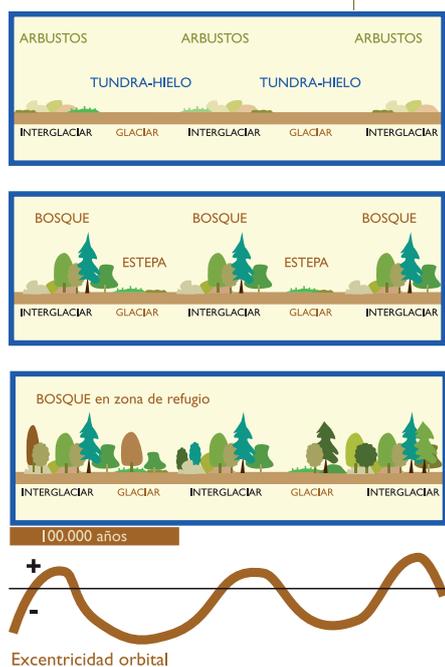
Estas condiciones de frío generalizado en el norte de Europa fueron coetáneas de un incremento importante de la aridez y el xerofitismo en latitudes mediterráneas. Según el modelo más aceptado, las especies forestales sobrevivirían en microclimas favorables, especialmente en las cadenas montañosas del sur de Europa. Las poblaciones refugiadas serían el punto de partida para la colonización posterior de las regiones centrales y septentrionales, lo cual debió requerir la intervención de procesos de migración a larga distancia y gran escala (Fig. 1.4).

La mayor parte de las secuencias polínicas disponibles en Andalucía para el Cuaternario están localizadas en la zona oriental. Los valles interiores de Sierra Nevada y del macizo Segura-Cazorla-Alcaraz se revelan como importantes refugios forestales durante la última gla-

ciación. Aquí se conservaron poblaciones de especies arbóreas mediterráneas (*Quercus ilex-rotundifolia*, *Q. faginea*, *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, etc), caducifolios (*Corylus avellana*, *Betula celtiberica*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor-glabra*, *Juglans regia*) y arbustos termófilos (*Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Olea europaea*, etc). Se estima que para la supervivencia de las especies arbóreas debió ser muy importante la capacidad de sus poblaciones para "desplazarse" altitudinalmente de forma rápida en respuesta a los pulsos climáticos. En este sentido, la existencia de cañones y valles profundos, habría sido un condicionante positivo.

Algunos registros fósiles adicionales vienen de marjales litorales y de cuevas del Paleolítico litoral murciano-almeriense. Además de la existencia de bosquetes de pinos, encinas y robles, estos ambientes litorales permitieron la supervivencia de coscojares con palmito, acebuchares y del matorral ibero-norteafricano de cornical (*Periploca angustifolia*) y arto (*Maytenus europaeus*), acompañado de otras especies termófilas como *Osyris quadripartita*, *Myrtus communis*, *Lycium intricatum*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia*. Es presumible que la investigación de depósitos turbosos y paleolacustres en el sector occidental y meridional de Andalucía (por ejemplo, el Parque Natural de los Alcornocales, en Cádiz) proporcione información similar respecto a la localización de refugios glaciares.

Figura 1.3. La alternancia de fases frías (glaciares) y cálidas (interglaciares) durante el Cuaternario ha provocado cambios drásticos en la distribución de especies arbóreas que han afectado al componente mediterráneo. El sur de la Península Ibérica fue un importante reservorio de diversidad vegetal durante las fases glaciares. Los interglaciares implican procesos de expansión de poblaciones, migración y recolonización arbórea en el norte del continente. Actualmente nos encontramos al final de un interglacial, denominado Holoceno.



Influencia del clima durante el Holoceno

El Holoceno representa el interglacial actual, que abarca aproximadamente los últimos diez mil años. Aunque el número de secuencias polínicas se incrementa en Andalucía respecto a las fases precedentes, todavía no disponemos de un esquema paleogeográfico razonablemente completo de la vegetación holocena en el territorio. Sin embargo, queda clara una enorme heterogeneidad en la distribución espacial y una gran disparidad en la dinámica vegetal de los sitios estudiados. No podía ser menos, dada la variedad de sustratos, topografía y climas que exhibe la región.

La información más detallada viene nuevamente de los estudios realizados en el macizo Segura-Cazorla-Alcaraz (Fig. 1.5). Aquí, el Holoceno se presenta subdividido en tres fases, una inicial (10.000-7400 años antes del presente) relativamente árida y dominada por bosques de pino salgareño (*Pinus nigra*), otra mesofítica (7400-3700 años) en la que tiene lugar la expansión de frondosas como el quejigo (*Quercus faginea*), y una reciente (3700-actualidad) caracterizada por una xero-

fitización progresiva que renueva la importancia de los pinares y, sobre todo, marca el comienzo del declive de los bosques de caducifolios. Esta compartimentación tripartita se correlaciona con cambios en las frecuencias de incendios y variaciones hidrológicas en lagos de la región mediterránea y norte de África. No en vano, muchas áreas del Sahara estuvieron cubiertas por sabanas durante el Holoceno medio, mientras algunos árboles como el avellano, el abedul, el aliso, los robles, o el fresno eran mucho más frecuentes en Andalucía.

Este óptimo húmedo postglaciar se observa incluso en la Sierra de Gádor, macizo calcáreo adyacente a la Depresión de Tabernas, uno de los territorios más áridos de la Península Ibérica, en la provincia de Almería (Fig. 1.6). Aquí, el Holoceno medio muestra una vegetación dominada en las zonas medias y altas por quejigos y pino salgareño, junto con una gran cantidad de especies leñosas que hoy no se encuentran en la zona, como es el caso del tejo (*Taxus baccata*), el avellano (*Corylus avellana*) y el abedul (*Betula celtiberica*). Esta secuencia muestra además, que especies como el arto (*Maytenus europaeus*), el palmito (*Chamaerops humilis*), el mirto

(*Myrtus communis*), el madroño (*Arbutus unedo*), el boj (*Buxus sempervirens*, *B. balearica*) o los labiágnagos (*Phillyrea angustifolia*, *P. latifolia*) tienen su óptimo postglaciar en formaciones boscosas de clima mediterráneo húmedo, más que en formaciones termoxerófilas de cornical (*Periploca angustifolia*) y azufaífo (*Ziziphus lotus*). En cierto modo, este comportamiento es reminiscente del que se aprecia en los bosques terciarios, donde el contingente de especies paleotropicales se asociaba al mediterráneo.

En altitudes próximas al límite forestal superior, el cuadro de cambios vegetales y climáticos durante el Holoceno andaluz se revela como más complejo. Tienen lugar al menos seis oscilaciones importantes, algunas de las cuales con contrapartida en eventos globales registrados en el hielo antártico, en el sedimento oceánico y en el crecimiento de arrecifes coralinos. Más allá de la importancia de esta correlación, lo interesante es que los cambios climáticos, por encima de los 1600 m han producido desplazamientos abruptos en el límite altitudinal del bosque. La historia vegetal se observa aquí como una alternancia de fases milenarias

Figura 1.4. Modelo paleoecológico que explica cómo una especie arbórea puede sobrevivir o, alternativamente, extinguirse del continente europeo durante un ciclo glaciar-interglaciar. Partimos del máximo interglaciar, durante el cual la especie presenta un máximo geográfico en su distribución. Al final del interglaciar, es común que la especie fragmente su área de distribución, especialmente en posiciones meridionales. El avance de las condiciones periglaciares es un proceso más rápido que la migración hacia el sur de las poblaciones de árboles, las cuales desaparecen del norte y centro al comienzo de cada glaciación ("Glaciar"). En la escala milenaria, los refugios meridionales representan algo así como jardines botánicos en tiempos de crisis. Para la extinción de una especie, sin embargo, es crítico el hecho de que ésta desaparezca de sus posiciones más meridionales al final de los interglaciares. Viviendo como vivimos al final de un período interglaciar, la implicación conservacionista inmediata es que existen razones poderosas para defender los bosques andaluces como figuras mucho más dignas de protección que los del norte de Europa. Incluso los bosques de robles, pinos, abetos y hayas, desde una perspectiva histórica, son más "bosques mediterráneos" que templados o boreales.

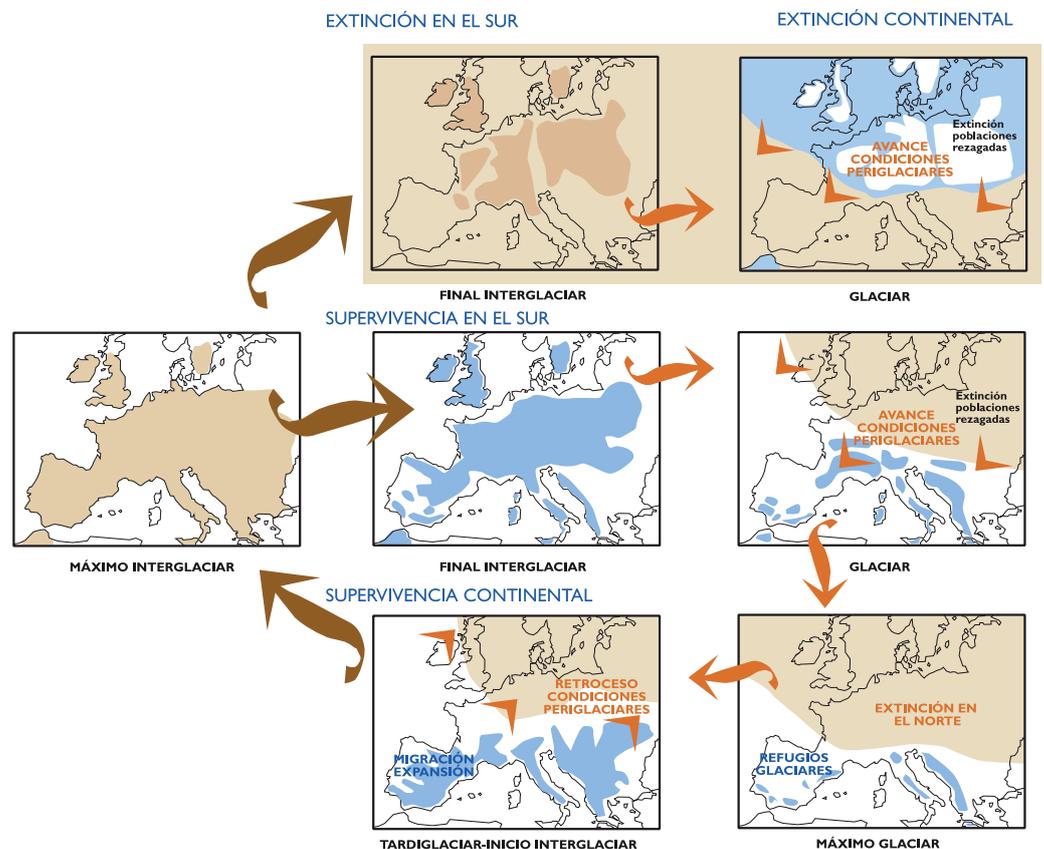
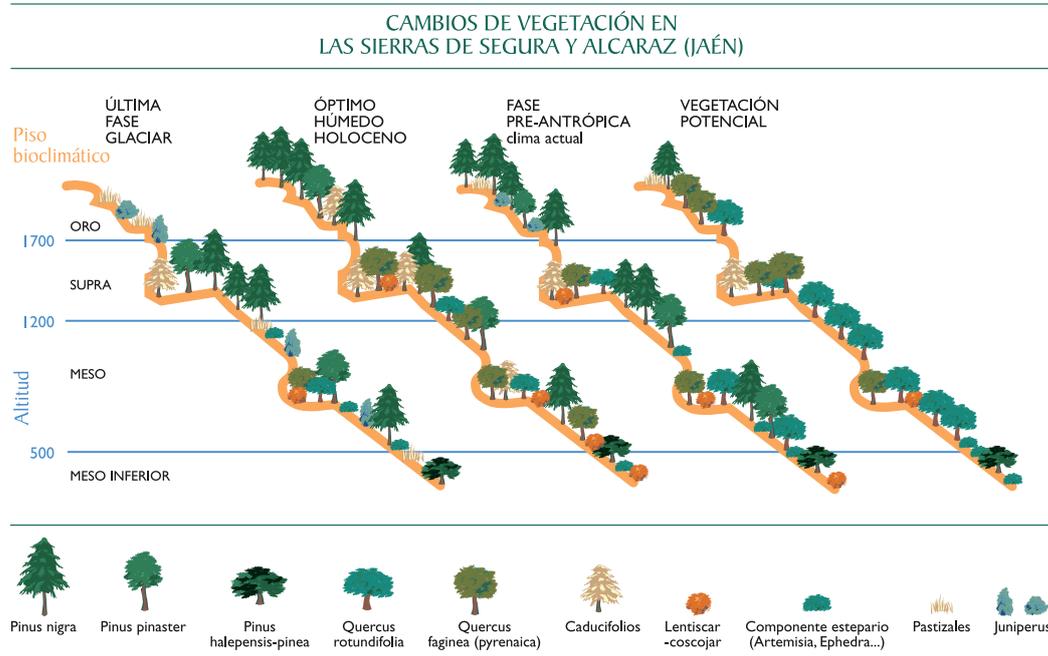


Figura 1.5. Cambios de vegetación en la Sierra de Segura (Jaén) desde el último máximo glaciario. Resulta interesante que la vegetación en una fase reciente libre de influencia antrópica se parezca poco a lo que se ha determinado como "vegetación potencial" en algunos modelos bioclimáticos basados en el estudio de la vegetación actual. La diferencia más notable radica en la importancia relativa de los pinares y formaciones de *Quercus*. Los encinares monoespecíficos en la Sierra de Segura se presentan como formaciones antropógenas, mientras que los pinares de *Pinus nigra* y *P. pinaster*, entremezclados con frondosas en los valles y cañones, habrían sido componentes naturales de la vegetación durante todo el Holoceno.



Laguna de Siles, Jaén

de inercia y transiciones que acontecen en décadas. En la mayoría de las situaciones, sin embargo, la respuesta de la vegetación mediterránea andaluza al cambio climático no ha sido tan rápida. Lo más habitual es que muestre importantes desfases, lo cual sugiere la contingencia de factores ecológicos. Así, el establecimiento de los bosques de *Quercus faginea* en el óptimo holoceno se suele presentar como una respuesta umbral mediada por competencia, mientras que su reemplazamiento posterior por formaciones de *Pinus* y *Quercus ilex-rotundifolia* o *Q. coccifera* está claramente condicionado por un cambio en la frecuencia de incendios. Es necesario resaltar que, durante el Holoceno, no se observan formaciones monoespecíficas de *Quercus* hasta los últimos milenios.

El fuego en contexto paleoecológico

La incidencia del fuego en paleoecología cuaternaria se suele medir a través de la concentración de partículas de carbón en el sedimento (Fig. 1.6). La recurrencia de los incendios forestales se presenta en los diagramas polínicos del Holoceno andaluz como una contingencia de primer orden a la hora de determinar los cambios de vegetación. Curiosamente, no existe una pauta direccional que se repita claramente. El fuego aparece en la escala temporal de las centurias como un elemento a veces sostenedor y otras perturbador del ecosistema forestal, provocando cambios en la especie

dominante. A menudo, sin embargo, un aumento de la frecuencia o de la virulencia, puede hacer que se traspase cierto umbral de vulnerabilidad que da lugar al derrumbamiento del bosque y a la instalación de formaciones abiertas.

Influencia de las actividades humanas

El Holoceno reciente ha sido una etapa de grandes cambios de paisaje en Andalucía. No es descartable que buena parte de dichos cambios se deban a la heterogeneidad espacial de los impactos del hombre sobre la vegetación, como puede observarse en el bosque de pinsapos de Grazalema, del que hay documentación fotográfica desde 1929. También en el Parque Natural de Los Alcornocales, del que se conocen estudios de polen fósil que revelan cómo a partir del siglo VIII se empieza a recuperar el bosque, confirmándose la opinión generalizada de que la buena conservación de enclaves como la Sierra del Aljibe es más el resultado de un abandono relativamente reciente que de su carácter de zona inalterada. La comparación de estos datos con otros procedentes del norte de Marruecos pone de manifiesto el uso diferente del territorio a ambos lados del estrecho.

El pastoreo, muy probablemente en forma de trashumancia estacional, habría sido una actividad humana importante en las zonas altas de las sierras andaluzas durante los últimos cinco mil años. El impacto agrícola se

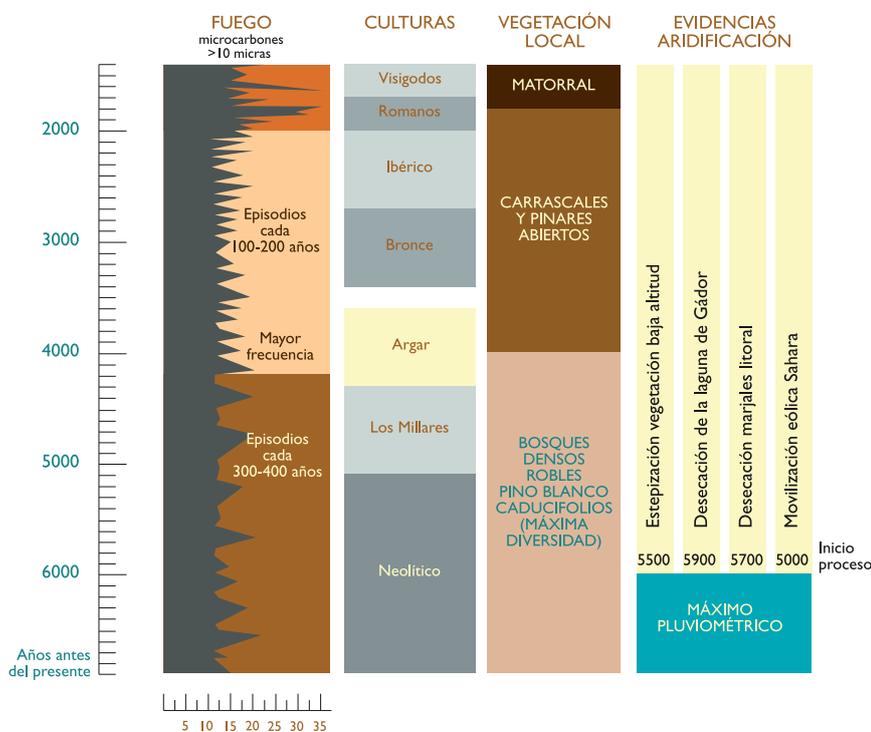


Figura 1.6. La cultura de los Millares se desarrolla en la Sierra de Gádor (Almería) en el contexto de bosques mixtos con extraordinaria diversidad de caducifolios, elementos mediterráneos, arbustos y lianas. Estos bosques permanecieron inalterados incluso hasta mil años después del inicio de la aridificación que tiene lugar en todo el sureste ibérico durante la segunda mitad del Holoceno. El comienzo de la cultura argárica se correlaciona con un incremento en la frecuencia de incendios y la expansión de los carrascales y finalmente del matorral esclerófilo. El declive forestal más importante se produce durante los últimos dos milenios como consecuencia de las actividades humanas, fundamentalmente la ganadería. El desarrollo de la minería a partir de 1822 provocó la extinción definitiva de los bosques en la Sierra de Gádor. Un tema interesante de investigación actual se centra en determinar si el denominado "colapso argárico", básicamente una catástrofe cultural que habría tenido lugar en menos de 50 años, fue la consecuencia de un agotamiento de los recursos naturales bajo una presión demográfica creciente y un clima en deterioro progresivo.

habría hecho notar en el registro polínico sólo durante las últimas centurias en muchas zonas de montaña de Andalucía oriental y desde la Edad del Bronce en zonas bajas, especialmente en Andalucía central y occidental. Los diagramas polínicos de territorios montañosos ponen de manifiesto que la presión ganadera aceleró procesos de degradación vegetal que habrían tenido lugar mucho más tarde si se hubieran desarrollado bajo un determinismo estrictamente climático. Estos procesos incluyen la expansión de gramíneas xerofíticas, sabinas y enebros rastreros, genisteas (*Echinopartum*, *Erinacea*, *Genista*, *Ulex*), agracejo (*Berberis hispanica*) y otros matorrales.

Reflexión final

La mayor parte de aquellos que nos dedicamos a las "ciencias del pasado" fuimos sometidos en nuestra etapa universitaria a un proceso de instrucción que incluía un

buen puñado de ideas ortodoxas en torno a la "sostenibilidad" de los ecosistemas, la tendencia natural de la vegetación a "madurar" hasta llegar al "equilibrio" (vegetación clímax o potencial), o la plausibilidad de explicar las pautas de distribución actual sobre la base exclusiva de parámetros climáticos y edáficos. Casi todos nosotros manifestamos ahora un afán de aventura, cierta resistencia infantil a aceptar la mayoría de aquellas explicaciones, las cuales parecen responder con bastante exactitud a la caracterización de los mitos dada por Lévi-Strauss: es como si las interpretaciones tejieran alrededor de los hechos un mito demasiado bien confeccionado.

Los bosques andaluces, sin diferir de los de otros puntos del planeta, han sido explotados desde muy antiguo. No existen bosques actualmente que se puedan considerar "naturales" si por ello entendemos "libres de la influencia de las actividades humanas". Tampoco podemos concebir el bosque al margen del fuego, un fenómeno coherente con el clima mediterráneo.

Igualmente, cabe enfatizar que no observamos en el registro fósil nada que merezca la pena ser llamado bosque clímax, potencial, o en equilibrio.

En cuestiones de cambio ambiental, algunos científicos han enfatizado las malas noticias más allá de lo que permitía el nivel de incertidumbre de sus conclusiones. Y es que no hay nada mejor para conseguir audiencia que remover la conciencia colectiva a base de anunciar grandes desastres, los cuales podrían ser evitados cambiando nuestro sistema de vida derrochador y contaminante. Del estudio de los fósiles, hemos aprendido que la historia biológica y climática tiene poco de predecible y casi nada de gradual y uniforme. La respuesta de las sociedades humanas al cambio ambiental, como la de las plantas, siempre ha sido la migración. Para asegurarse cierto grado de supervivencia, la vegetación mediterránea andaluza se ha "desplazado" continuamente en respuesta al clima y a una gran variedad de perturbaciones, incluyendo la acción humana. Resulta irónico que viviendo en un mundo cambiante, estemos tan obsesionados con la estabilidad.





Pinar sobre arenas litorales (Barbate, Cádiz)

En la página anterior, Pinsapar en la alta montaña caliza (Grazalema, Cádiz)

2. Las comunidades vegetales

BALTASAR CABEZUDO ARTERO Y ANDRÉS V. PÉREZ LATORRE

Los factores ambientales (climáticos y geológicos), históricos, geográficos y humanos han condicionado el paisaje vegetal actual de Andalucía. La presión humana durante los últimos siglos ha tenido como consecuencia que la vegetación natural quede relegada a zonas específicas que bien por su fuerte orografía, pobreza de sus suelos o baja densidad de población no han sido sobre-explotadas. Estas zonas son las que mantienen el denominado monte mediterráneo, que en la actualidad presenta un aspecto lejano a su potencialidad natural, pero en el que aun es posible observar un mosaico de comunidades vegetales, más o menos degradadas, que nos permiten tener una idea de nuestro pasado patrimonio vegetal, recuperar formaciones naturales a partir de ellas, y lo que es más importante, la conservación de nuestra diversidad vegetal y animal. Fuera del monte mediterráneo la vegetación natural ha sido sustituida, en determinadas áreas, por comunidades ajenas a la potencialidad del territorio y en otras ha sufrido un proceso de fraccionamiento y aislamiento o ha desaparecido totalmente.

Clima y biogeografía

El clima en Andalucía, de tipo mediterráneo, se caracteriza por una marcada estacionalidad. Sequía y calor estival, periodos húmedos y templados otoñales y primaverales y fríos invernales. Esta estacionalidad queda reflejada por unos periodos de máximo desarrollo vegetativo y reproductivo (primavera y otoño) y otros (verano e invierno) en los que ambos procesos se ralentizan al máximo. En una secuencia altitudinal del litoral a la alta montaña, son distinguibles cinco condiciones ambientales térmicas (pisos bioclimáticos): termomediterráneo, mesomediterráneo, supramediterráneo, oromediterráneo y crioromediterráneo. Los cambios en la precipitación determinan seis ambientes ombroclimáticos: árido,

semiárido, seco, subhúmedo, húmedo e hiperhúmedo. Las combinaciones climáticas (temperatura y precipitación) y las peculiaridades geológicas y edafológicas determinan los distintos ambientes o territorios biogeográficos andaluces a los que han tenido que adaptarse morfológica y funcionalmente las comunidades y especies vegetales, adaptaciones que se traducen fundamentalmente en el predominio de determinados tipos biológicos, consistencia y duración de las hojas, desprendimiento de órganos vegetativos, arquitectura, espinescencia y fenología del crecimiento y de la reproducción. En Andalucía podemos diferenciar cinco provincias fitogeográficas (Figura 2.1):

Bética (Sierras Béticas), Tingitano-Onubo-Algarviense (litoral Atlántico), Luso-Extremadurensis (Sierra Morena), Murciano-Almeriense (Almería sur oriental) y Castellano-Maestrazgo-Manchega (norte de Granada y Almería). Por pertenecer todas ellas a la región Mediterránea presentan grandes similitudes en su flora y vegetación, diferenciándose por peculiaridades climáticas y geológicas que han determinado diferencias en los paisajes respectivos, en el uso tradicional de los recursos de sus ecosistemas vegetales y sobre todo en la presencia de elementos florísticos endémicos y relictos diferenciales.

Características generales de la vegetación

En la estructura y funcionalidad de la vegetación andaluza predominan las comunidades siempreverdes, caracterizadas por la dominancia de especies arbóreas y arbustivas de hoja esclerófila y persistente (encinas, alcornoques y pinos) adaptadas a un clima donde el calor y la sequía estival marcan una serie de adaptaciones morfo-fisiológicas (tipos funcionales). En función de los diferentes factores climáticos y edafológicos, podemos reconocer un conjunto de comunidades vegetales

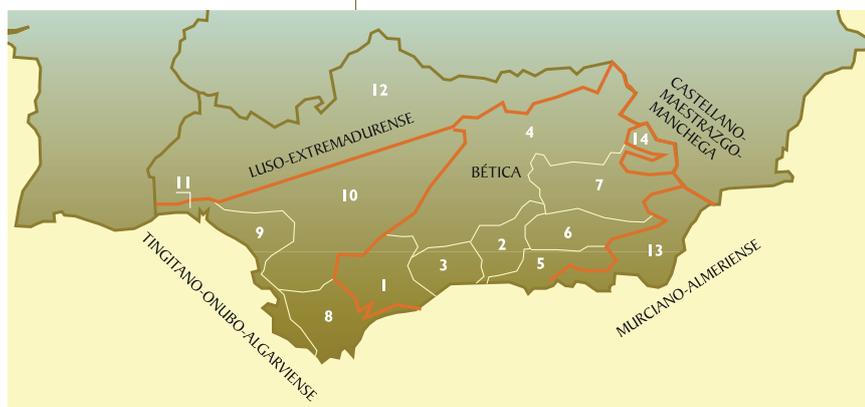


Figura 2.1. Provincias y sectores biogeográficos de Andalucía. El número que precede al nombre de cada sector sirve para identificarlo en el mapa.

REINO HOLÁRTICO
REGIÓN MEDITERRÁNEA
SUBREGIÓN MEDITERRÁNEA OCCIDENTAL
SUPERPROVINCIA IBEROMARROQUÍ-ATLÁNTICA
Provincia Bética
1. Sector Rondaño
2. Sector Almijara-Granatense
3. Sector Malacitano-Axarquense
4. Sector Subbético
5. Sector Alpujarro-Gadorense
6. Sector Nevadense
7. Sector Guadiciano-Bacense
Provincia Tingitano-Onubo-Algarviense
8. Sector Aljibico
9. Sector Gaditano-Onubense
10. Sector Hispalense
Provincia Luso-Extremadurensis
11. Sector Mariánico-Monchiquense
SUPERPROVINCIA MEDITERRÁNEO-IBEROLEVANTINA
Provincia Murciano-Almeriense
12. Sector Almeriense
Provincia Castellano-Maestrazgo-Manchega
13. Sector Manchego

que representan el óptimo estable en un medio ecológico no alterado y que constituyen la denominada vegetación potencial o clímax (pinos, encinares, alcornoques, etc.), es decir, la etapa madura y potencialmente estable de la sucesión vegetal. Cada clímax tiene asociada una serie de comunidades específicas que representan las diferentes etapas del fenómeno de la sucesión (madroñal, espinal, brezal, jaral, romeral, ahulgar, pastizal, etc.) que aparecen bien por sucesión natural o por la presión de factores de perturbación producto de la humanización del territorio (fuego, pastoreo, urbanismo, infraestructuras, agricultura etc.),

siendo el conjunto de la etapa madura y las de sustitución lo que define el concepto espacio-temporal de serie de vegetación. La vegetación actual de Andalucía, lejos de ser un ecosistema inalterado y con la vegetación potencial perfectamente conservada, aparece como un mosaico de comunidades formado por fragmentos de vegetación potencial, de sus etapas de sustitución (formaciones arbustivas, matorrales, pastizales, etc.), de formaciones puntuales o lineales ligadas a medios donde factores no macroclimáticos como el suelo, la topografía y el agua son determinantes y de grandes extensiones humanizadas fundamentalmente agrícolas y urbanas.

Podemos diferenciar dos tipos de comunidades vegetales que condicionan el paisaje y la estructura del monte mediterráneo. Las primeras dependen para su dinamismo estructural y funcional de las características macroclimáticas de cada territorio y en ellas incluimos los bosques esclerófilos (alcornoques, encinares, acebuchales y algarrobales), los bosques caducifolios (quejigales y melojares), los bosques de coníferas (pinos, sabinos y pinsapares) y matorrales xerófilos y de alta montaña. Las segundas, menos importantes en extensión pero muy ricas en biodiversidad, están ligadas a condiciones ecológicas especiales que las hacen ser dependientes de determinados factores no climáticos, entre ellas destacamos las comunidades edafoxerófilas o permanentes propias de medios rocosos en continuo rejuvenecimiento (paredones verticales, extraplomos, gleras y taludes terrosos-pedregosos, etc.), comunidades condicionadas por presentar limitaciones particulares de drenaje en sus biotopos (edafohigrófilas), comunidades que se desarrollan en zonas con encharcamiento más o menos prolongado del sustrato (hidrófilas), comunidades de los ambientes litorales condicionadas por la naturaleza arenosa del sustrato (edafopsamófilas) o por la abundancia de sales (edafohalófilas), comunidades ligadas a sustratos ricos en elementos químicos particulares (metalícolas y gipsícolas) y comunidades desarrolladas en medios antropozógenos como bordes de caminos, carreteras, cultivos y barbechos (ruderales y arvenses).

Creemos importante en este capítulo sobre vegetación dar una relación de los principales complejos de comunidades vegetales ordenadas fundamentalmente por su importancia cuantitativa. Para cada una de ellas indicamos las especies más características con su nombre científico y para las más corrientes (solo la primera vez que aparecen en el texto) el vulgar más aceptado.

Encinar adehesado



Bosques y formaciones preforestales

Los bosques y las formaciones arbustivas preforestales son las que más han sufrido la presión humana en función de la tradicional utilización de sus recursos. Es difícil encontrar en nuestro territorio masas forestales que mantengan las estructuras de los bosques primarios, apareciendo por el contrario restos poco estructurados reconocidos básicamente por la presencia de sus especies arbóreas características. En algunas zonas los bosques han sido sustituidos por masas de árboles (dehesas) sin su sotobosque ni cortejo florístico y faunístico natural, en otras las especies arbóreas han desaparecido quedando solo sus etapas degradadas (arbustos y matorrales) y en el peor de los casos ha desaparecido todo al ser sustituidos por cultivos, repoblaciones con especies alóctonas o sencillamente por el suelo desnudo. La falta de memoria histórica nos hace ver como formaciones potenciales lo que en la actualidad sólo son formaciones más o menos transformadas.

Encinares

Son formaciones boscosas caracterizadas por la presencia de la encina (*Quercus ilex* subsp. *ballota*). La calidad de los suelos donde se ubicaban y sus aprovechamientos tradicionales (madera, leña, pastoreo, agricultura) han motivado su desaparición o fuerte transformación en gran parte del territorio. Los encinares y sus etapas seriales se distribuyen fundamentalmente por Sierra

Morena, depresión del Guadalquivir y Sierras Béticas. Presentan una gran amplitud ecológica al desarrollarse tanto sobre sustratos silíceos como calizos y en zonas termo, meso y supramediterráneas y ombroclimas seco a subhúmedo. Su grado de alteración es severo en zonas de clima benigno y suelos profundos (agricultura) y menor en zonas con clima menos favorable y suelos pedregosos (ganadería y combustible). Especies características de estos bosques son *Myrtus communis* (arrayán, mirto), *Pyrus bourgaeana* (piruétano), *Smilax aspera* (zarzaparilla), *Lonicera peryclimenum* (madreselva), *Clematis vitalba* (hierba de los pordioseros), *Rosa canina* (escaramujo), *Paeonia broteroi* y *Paeonia coriacea* (peonías, rosas alabarderas), *Rubia peregrina* (rubia), *Daphne gnidium* (torbisco), *Berberis hispanica* (agracejo), *Amelanchier ovalis* (palo duro, durillo agrio), *Crataegus monogyna* (majuelo, majoleto), *Prunus ramburii* (espino negro) y *Cotoneaster granatensis* (durillo dulce). Por degradación y pérdida de la cobertura arbórea los encinares son remplazados por un monte alto o maquis (espinares, piornales y coscojares) en el que son frecuentes especies como *Phillyrea latifolia* (labiérnago prieto, agracejo), *Pistacia lentiscus* (lentisco), *Quercus coccifera* (coscoja), *Cytisus scoparius* (piorno, retama negra), *Erica arborea* (brezo blanco), *Arbutus unedo* (madroño), *Adenocarpus decorticans* (cenizo, rascavieja), *Teucrium fruticans* (olivila), *Rhamnus oleoides* (espino prieto) y *Chamaerops humilis* (palmito), o en un monte bajo (jarales, tomillares,



Encinar con quejigos

ahulagares y romerales) donde predominan las especies y géneros de las familias cistáceas (*Cistus*), leguminosas (*Genista*, *Ononis*, *Cytisus*, *Adenocarpus*, *Echinopartum* y *Ulex*) y labiadas (*Thymus*, *Rosmarinus*, *Phlomis*, *Lavandula*, *Teucrium*, *Sideritis* y *Satureja*).

Alcornocales

Son formaciones boscosas caracterizadas por la presencia del alcornoque (*Quercus suber*). Suelen presentar mejor grado de conservación que los encinares, por haber sido sometidos a aprovechamientos forestales menos agresivos. Tienen una distribución amplia pero fundamentalmente se localizan en Sierra Morena, zona litoral atlántica y mediterránea occidental y Campo de Gibraltar. Ecológicamente se desarrollan sobre sustratos silíceos duros (esquistos y areniscas) o sueltos (arenas) y en zonas con bioclima termo y mesomediterráneo y ombroclima subhúmedo y húmedo. El alcornocal actual es un bosque ahuecado caracterizado por una orla de



Alcornocal adehesado

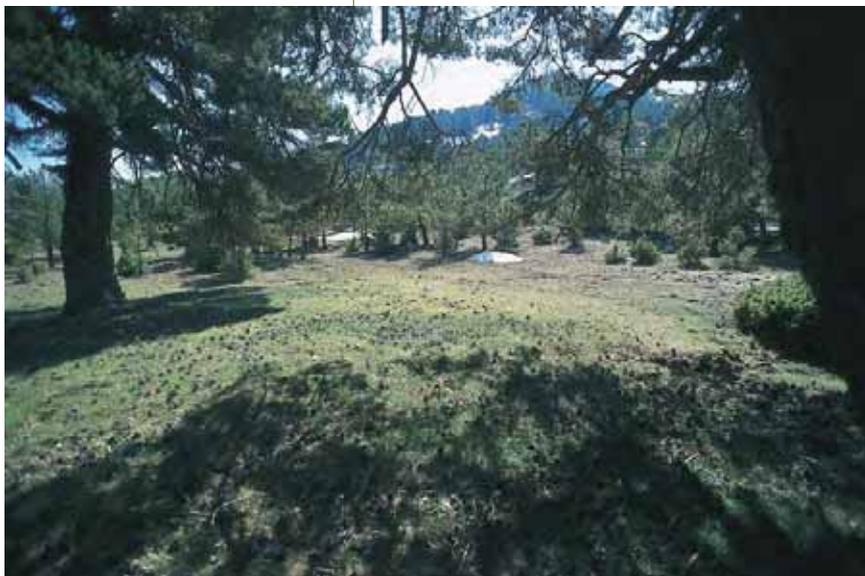
monte alto que varía, en función de las precipitaciones, entre un madroñal y un matorral denso con coscoja, lentisco y espinos. Son especies frecuentes *Pistacia lentiscus*, *Myrtus communis*, *Olea europaea* var. *sylvestris* (acebuche, olivo), *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Rubia longifolia* (rubia), *Phillyrea angustifolia* (olivilla, labiérnago blanco), *Quercus coccifera*, *Teline monspessulana* (escobón, ginesta), *Rhamnus alaternus* (aladierno, durillo), *Ruscus aculeatus* (brusco), *Pyrus bourgaeana*, *Pteridium aquilinum* (helecho común), *Rubus ulmifolius* (zarza), *Sanguisorba hybrida* (sanguisorba), *Paeonia broteroi* y especies esciohumícolas propias de los pastizales del ambiente nemoral como *Digitalis bocquetii* (digital), *Teucrium baeticum* (escorodonia), *Calamintha ascendens* (albahaca), *Origanum virens* (orégano), *Scilla monophyllos* (jacinto), *Lamium flexuosum* (ortiga blanca) y *Anarrhinum bellidifolium* (acicates).

En zonas más alteradas estos bosques son sustituidos por matorrales que varían, en función del sustrato y la precipitación, entre jarales-ahulagares, jaral-brezales, jarales con jérguenes, jaguarzales y fundamentalmente brezales, todos muy ricos en especies y géneros de las familias leguminosas (*Calicotome*, *Cytisus*, *Genista*, *Ulex*, *Stauracanthus* y *Pterospartum*), labiadas (*Lavandula* y *Satureja*), cistáceas (*Cistus*, *Halimium* y *Tuberaria*) y ericáceas (*Erica* y *Calluna*).

Quejigares

Bosques caracterizados por el quejigo (*Quercus faginea*, *Quercus broteroi* y *Quercus alpestris*) y por el roble andaluz o quejigo moruno (*Quercus canariensis*). Los quejigos son especies que no suelen originar formaciones puras, apareciendo frecuentemente como acompañantes de los bosques de encinas, alcornoques, pinsapos y robles. El quejigar (de *Q. faginea* y *Q. alpestris*) con arces y serbales de comportamiento eminentemente microclimático (umbrófilo, de fondos de barrancos y lugares protegidos, entre los 1400 y 1800 m) se extiende por las altas montañas calizas de Andalucía y se caracteriza por la presencia de *Acer granatense* (arce), *Daphne laureola* (salamunda), *Sorbus aria* (peral de monte), *Helleborus foetidus*, *Ononis aragonensis* (hierba pedregera), *Berberis hispanica* (agracejo), *Lonicera splendida* (madreselva), *Amelanchier ovalis* y *Tamus communis* (nuez negra). Otros quejigares de área más reducida (*Q. broteroi*) aparecen sobre margas y calizas en zonas lluviosas de la provincia de Cádiz.

El roble andaluz origina bosques muy puros desarrollados en áreas meso-termomediterráneas, húmedo-hiperhúmedas, sobre suelos profundos ácidos y humificados fundamentalmente en la comarca del



Pinar de Pino Silvestre (Sierra de Baza)

Campo de Gibraltar, siendo especies habituales *Smilax mauritanica* (zarzaparrilla), *Ruscus hypophyllum* (brusco), *Hedera canariensis* (hiedra morisca), *Viburnum tinus* (durillo), *Tamus communis* y *Davallia canariensis* (pulipuli). Su primera etapa de sustitución es un madroñal con *Quercus lusitanica* (quejigueta), *Erica arborea*, *Teline monspessulana*, *Phillyrea latifolia*, *Teucrium fruticans* (olivila), *Cytisus villosus* (escobón negro) y *Teline linifolia* (escobón blanco). Sobre suelos poco desarrollados (herrizas) se instala un brezal que lleva como especies características *Genista tridens* (ahulaga fina), *Genista triacanthos* (ahulaga morisca), *Stauracanthus boivinii* (tojo), *Satureja salzmanii* (ajedrea), *Calluna vulgaris* (brecina), *Erica australis* (brezo rojo), *Erica scoparia* (brecina), *Pterospartum tridentatum* (engordatoro), *Drosophyllum lusitanicum* (pegajosa) y *Polygala microphylla* (polígala fina).

Robledales

Los "robledales-melojares" son formaciones caracterizadas por la presencia del roble melojo (*Quercus pyrenaica*). Se localizan fundamentalmente en los ambientes meso y supramediterráneo de Sierra Morena y montañas silíceas béticas y se caracterizan por la presencia de *Arbutus unedo*, *Asplenium onopteris* (culantrillo negro), *Osyris alba* (retama loca), *Paeonia broteroi*, *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Quercus faginea*, *Ruscus aculeatus*, *Viburnum tinus*, *Polygonatum odoratum*, *Arenaria montana*, *Teucrium scorodonia*, *Scilla hispanica*, *Geum sylvaticum*, *Adenocarpus decorticans*, *Taxus baccata* (tejo), *Daphne laureola*, *Crataegus monogyna*, *Lonicera arborea* (madreselva), *Cytisus villosus* y *Cistus populifolius*

(jara macho o cervuna). Los matorrales que aparecen en la degradación de estos bosques están constituidos por brezales, jarales, piornales o espinares en los que predominan *Halimium ocymoides* (alcayuela), *Erica umbellata* (brezina), *Pterospartum tridentatum*, *Polygala microphylla*, *Thymelaea villosa* (torbisco macho), *Ulex eriocladus* (ahulaga), *Crataegus monogyna*, *Rhamnus cathartica* (espino cervical), *Berberis hispanica*, *Rosa corymbifera*, *Lonicera arborea* (madreselva), *Cytisus scoparius*, *Genista versicolor* (piorno), *Adenocarpus decorticans*, *Halimium viscosum* (jaguarcillo), *Cistus laurifolius* (jara estepa) y *Clinopodium vulgare*. Los pastizales vivaces están representados por el lastonar de *Helictotrichum filifolium*, *Festuca scariosa* y *Festuca elegans*.

Acebuchales

Formación termófila dominada por el acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*). Se localizan fundamentalmente en la campiña de Cádiz. En medios rocosos de las sierras calizas subbéticas occidentales de las provincias de Sevilla, Córdoba y Málaga se desarrollan unas formaciones de acebuches subrupícolas análogas externamente a las anteriores, de las que se diferencian por la ausencia de ciertos edafismos margosos. Son especies características *Tamus communis*, *Chamaerops humilis*, *Pistacia lentiscus* (lentisco), *Arum italicum*, *Asparagus albus* (espárrago), *Calicotome villosa* (jerguen), *Quercus coccifera*, *Rhamnus alaternus* (aladierno), *Rhamnus oleoides* (espinos) y *Rosa sempervirens*. Los matorrales que aparecen en zonas alteradas están caracterizados por la presencia de *Asperula hirsuta*, *Ulex scaber* (aulaga), *Phlomis purpurea* (matagallo), *Globularia alypum*, *Brachypodium retusum*, *Dactylis hispanica*, *Echinops strigosus* (cardo yesquero), *Notobasis syriaca* (cardo), *Bupleurum lancifolium*, *Ridolfia segetum* y *Chrozophora tinctoria* (cenizo).

Algarrobales

Formaciones caracterizadas por la presencia del algarrobo (*Ceratonia siliqua*), especie cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región mediterránea es discutible. Las mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son formaciones donde el algarrobo es dominante y aparece acompañado por *Quercus rotundifolia*, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticans* (jazmín), *Smilax mauritanica*, *Lonicera implexa* (madreselva), *Clematis flammula* (jazmín de monte), *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis* y *Phillyrea latifolia* (labiérnago, agracejo). Las especies que constituyen el matorral son

Cistus albidus (estepa, jara blanca), *Ulex baeticus*, *Thymus baeticus* (tomillo), *Teucrium polium* (poleo), *Phlomis purpurea* (matagallo), *Fumana thymifolia* (tomillo morisco), *Cistus monspeliensis* (jaguarzo negro), *Cistus salvifolius* (jara negra) y *Helianthemum hirtum* (jarilla romero).

Pinares

Bosques autóctonos que, favorecidos por el hombre, ocupan en la actualidad parte del área potencial de las quercíneas. Los pinares naturales se ubican en situaciones climáticas y edáficas desfavorables para el desarrollo de estas últimas. Están constituidos esencialmente por *Pinus pinaster* (resinero), *Pinus pinea* (piñonero o marítimo), *Pinus halepensis* (de Alepo o carrasco), *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* (laricio o salgareño) y *Pinus sylvestris* (silvestre o albar). Las formaciones de pino resinero se localizan fundamentalmente en las sierras de sustratos magnésicos y se caracterizan, sobre peridotitas y dolomías, por la presencia de *Quercus coccifera* (coscoja), *Juniperus oxycedrus* (enebro), *Rhamnus alaternus*, *Halimium atriplicifolium* (jara blanca), *Staehelina baetica*, *Genista lanuginosa* (aulaga), *Ulex baeticus*, *Cistus ladanifer* (jara pringosa), *Ulex rivagodayanus*, *Cistus clusii* (jara romerina), *Thymus longiflorus* y *Sideritis incana*. Los pinares bético-orientales de pino laricio son formaciones abiertas y caracterizadas por *Juniperus phoenicea* (sabina mora), *Juniperus oxycedrus* (enebro), *Juniperus hemisphaerica*, *Rhamnus myrtifolius*, *Berberis hispanica*,

Crataegus brevispina (majuelo, majoleto), *Echinopartum boissieri* y *Ptilostemon hispanicum*. El pinar de pino piñonero ha sido muy favorecido (piñones y fijador de arenas) y se localiza fundamentalmente en zonas arenosas termófilas y litorales siendo frecuentes *Pistacia lentiscus* (lentisco), *Rhamnus oleoides* (espino prieto), *Daphne gnidium* (torbisco), *Asparagus acutifolius* (espárrago), *Phillyrea angustifolia*, *Chamaerops humilis*, *Myrtus communis*, *Cistus libanotis* (jaguarzo blanco, romerina), *Halimium halimifolium* (jaguarzo blanco) y *Halimium commutatum* (jaguarzo amarillo). Los pinares de pino carrasco tienen una distribución eminentemente termomediterránea, aunque pueden alcanzar el piso mesomediterráneo. Su cortejo florístico es similar al de encinares y carrascales, con la sabina mora (*Juniperus phoenicea*) como fiel acompañante. Por último mencionaremos las pequeñas manchas de pino albar que se desarrollan de manera natural en el piso oromediterráneo formando parte de los sabinares y enebrales rastreros calcícolas de la alta montaña bética (*Juniperus communis*, *J. sabina*).

Pinsapares

Son formaciones cerradas caracterizadas por la presencia del pinsapo (*Abies pinsapo*) y que se localizan fundamentalmente en los pisos bioclimáticos supra y mesomediterráneo superior de zonas montañosas de las provincias de Cádiz y Málaga. El pinsapo es un fanerófito de hoja acicular y apetencias umbrófilas y orófi-



Pinar de Pino Piñonero

Sabinar sobre dunas litorales (Almería)

las. En el pinsapar calcícola-dolomítico de las serranías de Ronda y Grazalema encontramos *Paeonia broteroi*, *Paeonia coriacea*, *Endymion hispanicus*, *Doronicum plantagineum*, *Ruscus aculeatus*, *Asplenium onopteris*, *Prunus mahaleb*, *Berberis hispanica*, *Crataegus monogyna*, *Lonicera etrusca* (madreselva), *Echinopartum boissieri*, *Helleborus foetidus*, *Bupleurum spinosum* (pendejo), *Ulex baeticus*, *Lavandula lanata* (alhucema), *Erinacea anthyllis* y *Hormathophylla spinosa*. Sobre las serpentinas de Sierra Bermeja se asienta un pinsapar semejante fisiognómicamente al anterior pero del que difiere por la presencia de táxones serpentínícolas como *Halimium atriplicifolium* (jara blanca), *Digitalis laciniata* (crujía), *Arenaria capillipes*, *Iberis fontqueri* y *Armeria colorata*. El pinsapo es muy sensible a alteraciones climáticas, sobre todo en la parte altitudinalmente inferior de su área de distribución. Estas alteraciones afectan fundamentalmente a la respuesta a plagas y enfermedades producidas por hongos e insectos.

Sabinares

Formaciones caracterizadas por diversas especies del género *Juniperus*. Las comunidades de sabina mora (*Juniperus phoenicea*) constituyen formaciones poco densas y disjuntas en ciertos enclaves de las montañas calcáreas andaluzas. Se extienden desde zonas basales hasta los 2000 metros de altitud, dando lugar a diferentes tipos de comunidades. Los sabinares termófilos



están caracterizados por la presencia de *Chamaerops humilis*, *Pistacia lentiscus*, *Asparagus albus*, *Phillyrea latifolia* (labiérnago, agracejo), *Juniperus oxycedrus* (enebro), *Thymus capitatus* (tomillo andaluz), *Thymus mastichina* (almoradú, mejorana), *Teucrium lusitanicum* (zamarrilla), *Cistus salvifolius* (jara estepa), *Cistus albidus* (jara blanca) y *Rosmarinus officinalis* (romero). Los sabinares de los pisos meso y supramediterráneo están caracterizados por la presencia de matorrales con *Rhamnus myrtifolius*, *Rhamnus lycioides*, *Asparagus stipularis* (espárrago), *Lavandula lanata* (alhucema), *Echinopartum boissieri*, *Ptilostemum hispanicum*, *Bupleurum spinosum* (pendejo), *Aphyllanthes monspeliensis*, *Centaurea bombycina*, *Thymelaea tartonraira*, *Thymus longiflorus*, *Sideritis incana*, *Helianthemum viscidulum*, *Anthyllis argyrophylla* y pastizales con *Brachypodium boissieri*, *Trisetum velutinum*, *Jasione penicillata* y *Linaria saturejoides*. Hay que mencionar las pequeñas formaciones de sabina albar (*Juniperus thurifera*) del norte de la provincia de Almería, que denotan la influencia manchega en esa parte de Andalucía, y las de *Juniperus turbinata* en paleoacantilados de sierras interiores, fundamentalmente en Málaga.

Bosques y matorrales asociados a medios húmedos

Salpicando las formaciones descritas anteriormente aparecen comunidades que ocupan las riberas de los cursos de agua. Son formaciones arbóreas y arbustivas caducifolias, en el caso de aguas permanentes, y de hojas perennes coriáceas en el caso de aguas freáticas. Son comunidades muy degradadas por la agricultura, la contaminación y las transformaciones de ríos de los que ecológicamente dependen.

Bosques de ribera

Los bosques de riberas o sotos depende para su estabilidad de la humedad aportada por los ríos y se disponen, en función de sus apetencias hídricas, en bandas

Encinar, quejigar y pinsapar





Bosques y matorrales de ribera (Río Yeguas, entre Córdoba y Jaén)

paralelas a los cursos fluviales. Las “saucedas” son formaciones dominadas por diversas especies del género *Salix* (sauces y mimbreras) como *Salix purpurea*, *S. salvi-foia*, *S. eleagnos*, *S. fragilis*, *S. pedicellata* y *S. alba*. Constituyen la primera banda vegetal a lo largo de los ríos, presentando adaptaciones funcionales a los efectos de las crecidas y avenidas. Las “alisedas” están caracterizadas por la presencia de *Alnus glutinosa* (aliso) y se desarrollan sobre suelos permanentemente encharcados y ácidos, fundamentalmente en la comarca del Campo de Gibraltar y en Sierra Morena. Son especies frecuentes en estas formaciones riparias *Frangula alnus* subsp. *baetica*, *Ficaria ranunculoides*, *Blechnum spicant*; *Scrophularia scorodonia*, *Osmunda regalis* (helecho real), *Carex pendula* y *Campanula primulifolia*. Las “fresnedas” están caracterizadas por la dominancia de *Fraxinus angustifolia* (fresnos), se sitúan en suelos pseudogleyizados en fondos de valle y fundamentalmente en la comarca de Algeciras, bordes de ríos de Sierra Morena y zonas supramediterráneas de Granada; son especies características de estos bosques *Ficaria ranunculoides*, *Vitis vinifera*, *Rubus ulmifolius*, *Scrophularia sambucifolia*, *Equisetum telmateia*, *Brionia dioica*, *Tamus communis* y *Clematis vitalba* (hierba de los pordioseros). Las “choperas” son formaciones muy degradadas y dominadas por el álamo blanco (*Populus alba*), se disponen en las zonas no expuestas totalmente a la acción directa de las avenidas pero si condicionadas por un cierto nivel freático (terrace de inundación), se caracterizan por la presencia de *Salix alba*, *Rubus ulmifolius*, *Arum italicum* y *Arundo donax*. Las “olmedas” son forma-

ciones caracterizadas por la presencia de *Ulmus minor* (olmos), se extienden por los pisos meso y supramediterráneo como banda más alejada del cauce ripario.

Adelfares, tarayales y tamujares

Son formaciones arbustivas que colonizan las ramblas y cauces de ríos con estiaje acusado El “adelfar” puebla los márgenes de cursos de agua intermitentes y ramblas pedregosas de zonas térmicas y está caracterizado por *Nerium oleander* (adelfa). Los “tarayales” se instalan en ramblas, saladares, ríos con fuerte y pronunciado estiaje y están caracterizados por varias especies del género *Tamarix*. Los “tamujares” se presentan en cauces pedregosos que sufren merma de caudal durante el estiaje y se caracteriza por la presencia de *Securineja buxifolia* (tamujo).

Ojaranzales

Formaciones arbóreas-arbustivas caracterizadas por *Rhododendron ponticum* (ojaranzo), son de origen relicto (finales del terciario) y han podido sobrevivir en las gargantas (“canutos”) húmedas, lluviosas y umbrías de las Sierras del Campo de Gibraltar. Forman parte de estas comunidades *Laurus nobilis*, *Ilex aquifolium*, *Hedera canariensis*, *Frangula alnus* subsp. *baetica*, *Pteris incompleta*, *Culcita macrocarpa*, *Diplazium caudatum*, *Davallia canariensis* y *Vandenboschia speciosa*. Es una comunidad muy frágil que mantiene importantes y singulares sinusias briofíticas y pteridofíticas típicamente atlántico-macaronésicas.

Formaciones climatófilas no forestales

La potencialidad climatófila vegetal de un territorio puede no ser arbórea sino arbustiva, matorral o pastizal. Tal es el caso de los ambientes montanos situados por encima de los 1.600-2.000 m donde el factor limitante son las bajas temperaturas, y aquellos otros ecosistemas en los que la escasez de precipitaciones, como sucede en las áreas de ombroclima árido-semiárido de las costa granadinas, malagueñas y almerienses, impiden un natural desarrollo de la vegetación arbórea.

Sabinares-enebrales de alta montaña

Comunidad arbustiva muy singular de la alta montaña bética caracterizada por la presencia de enebros (*Juniperus communis*) y sabinas (*Juniperus sabinia*) rastreiros (nanofanerófitos) que presentan diferente cortejo florístico en función del tipo de sustrato. En las montañas de naturaleza caliza y calizo-dolomítica como las sierras Tejeda y Almirajara, Sierra de las Nieves, Sierra



Matorral de cumbres de sistemas calizos Béticos

A la derecha, Pinar de Pino Laricio



Nevada caliza (Trevenque, Dornajo, etc.), Sierra de Gádor, Sierra de Baza, sierras de Segura y Cazorla, Sierra de María y Mágina, la etapa madura es un enebro de porte rastrero con matorrales almohadillados en los que destaca la presencia de *Daphne oleoides* (salamun-da), *Pinus sylvestris*, *Pinus nigrasalzmannii*, *Abies pinsapo*, *Berberis hispanica*, *Ononis aragonensis*, *Prunus prostrata*, *Amelanchier ovalis*, *Helleborus foetidus*, *Astragalus granatensis*, *Vella spinosa*, *Hormatophylla spinosa*, *H. baetica*, *Erinacea anthyllis* y *Genista longipes*. Las Sierras Béticas de naturaleza silíceas y con alturas superiores a los 1.800 metros, Sierra Nevada, Sierra de Baza y Sierra de los Filabres, tienen una vegetación climácica constituida por un enebro de porte rastrero y escasa altura media de *Juniperus communis-hemisphaerica* (enebro rastrero) que aparece acompañado de *Genista baetica* (piorno), *Cytisus purgans* (piorno serrano), *Erinacea anthyllis* y *Astragalus nevadensis*.

Vegetación arbustiva semiárida

Los “coscojares, artales y espinares” son matorrales desarrollados en zonas termomediterráneas de ombroclima semiárido y con fuerte déficit hídrico de la provincia de Almería y puntualmente de Granada y Málaga. Llevan como especies diferenciales del matorral y tomillares de degradación *Ephedra fragilis* (gayuba), *Osyris quadripartita* (bayón), *Juniperus oxycedrus* (enebro), *Ziziphus lotus* (ortina), *Withania frutescens*, *Lygeum spartum* (esparto), *Chamaerops humilis*, *Maytenus senegalensis* (arto), *Calicotome intermedia* (jerguen), *Rhamnus angustifolius* (espino), *Genista spartioides*, *Thymus baeticus*

(tomillo), *Ulex parviflorus* (aulaga), *Periploca laevigata*, *Phlomis almeriensis*, *Teucrium lanigerum* y *Stipa tenacissima*.

Pastizales xerófilos alpinos

Los “pastos” desarrollados como vegetación climácica sólo se encuentran representados en Sierra Nevada, en altitudes superiores a los 2.700 metros y con condiciones climáticas limitantes para la vegetación forestal. El paisaje vegetal se caracteriza por la presencia de céspedes psicroxerófilos con formas almohadilladas, que alternan con los pastizales de canchales y pedregales, siendo muy alto el porcentaje de especies endémicas. En la composición florística de estos pastizales entran a formar parte *Festuca clementei*, *Erigeron frigidus*, *Artemisia granatensis*, *Festuca indigesta*, *Festuca pseudoes- kia*, *Leucanthemopsis radicans*, *Luzula hispanica*, *Ptilotrichum purpureum*, *Trisetum glaciale*, *Eryngium glacia- le*, *Chaenorrhinum glareosum*, *Galium rosellum*, *Biscutella glacialis* y *Agrostis nevadensis*.

Otras comunidades vegetales

La diversidad vegetal de Andalucía se enriquece con una serie de comunidades, muy ricas en especies que no forman parte de la sucesión ecológica «normal» del monte mediterráneo. Ocupan biotopos generalmente marginales, escasos y caracterizados por un determina- do factor ecológico como litología, edafología, hidro- morfía, viento, movilidad del sustrato y topografía. La mayoría de ellas forman parte del paisaje natural anda- luz salpicando, con más o menos cobertura, todas las comunidades comentadas anteriormente .

Vegetación rupícola

Los cantiles, extraplomos, pedregales, taludes y gleras son ecotopos, de zonas litorales o de alta montaña, que se caracterizan por presentar una flora y vegetación altamente adaptada a la falta de agua, movilidad del sustrato, problemas en la dispersión de semillas y fuerte exposición a factores climáticos como frío e insolación. Son frecuentes las especies perennes y herbáceas, adaptadas radicalmente a las grietas, como *Thlaspi rotundifolia*, *Andryala agardhii*, *Sideritis glacialis*, *Platycapnos saxicola*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris submontana*, *Asplenium petrarchae*, *Melica minuta*, *Phagnalon sordidum*, *Lafuentea rotundifolia*, *Athamanta vayredana*, *Centaurea clementei*, *Saxifraga biternata*, *Linaria anticaria*, *Sarcocapnos speciosa*, *Viola cazorlensis*, *Pseudoescabiosa grosii*, *Andryala ragusina*, *Rumex induratus*, *Crambe filiformis*, *Centaurea carratracensis* y *Bunium macuca*. La presencia de materias nitrogenadas de origen animal sobre algunos de estos medios rupícolas determina la existencia de unas comunidades donde predominan *Parietaria lusitanica*, *Fumaria macrosepala*, *Putoria calabrica*, *Campanula erinus*, *Antirrhinum majus*, *Centranthus ruber*, *Umbilicus horizontalis*, *Rupicapnos decipiens*, *Sarcocapnos baetica* y *Sarcocapnos eneaphylla*.

Vegetación acuática y palustre

Las comunidades acuáticas flotantes y sumergidas están caracterizadas por una vegetación que vive en aguas remansadas y constituida fundamentalmente por *Lemna gibba*, *Lemna minor*, y que en aguas ricas en aniones (salobres), están sustituidas por *Ruppia maritima*, *Zannichellia obtusifolia*, *Althenia orientalis* y las algas *Chara vulgaris*, *Chara aspera*, *Chara canescens* y *Tolypella hispanica*. Las comunidades de hojas flotantes, con especies perennes que viven enraizadas en fondos de charcas y lagunazos, se caracterizan por la presencia de *Callitriche stagnalis*, *Elatine macropoda*, *Nuphar luteum*, *Nymphaea alba*, *Polygonum salicifolium*, *Potamogeton lucens*, *Myriophyllum alterniflorum* y *Ranunculus baudoti*. Los «borreguiles» son prados alpinos localizados en los arroyos y lagunas de origen glaciar del piso oromediterráneo nevadense, albergan algunos endemismos y especies boreales entre los que destacamos *Nardus stricta*, *Saxifraga stellaris*, *Festuca rivularis*, *Viola palustris*, *Carex intricata*, *Pinguicula nevadensis*, *Leontodon microcephalus*, *Plantago nivalis*, *Gentiana boryi*, *Campanula hermini*, *Gentiana alpina*, *Botrychium lunaria*, *Carex nevadensis* y *Ranunculus acetosellifolius*. Las zonas pantanosas, bordes de cursos de aguas, bordes de lagunas y suelos húmedos casi todo el año, aparecen colonizados por una vegeta-

ción de grandes helófitos que se disponen siguiendo diferentes gradientes de humedad. Son especies típicas *Typha latifolia* (eneas), *Phragmites australis* (carrizo), *Scirpus holoschoenus* (junco churrero), *Juncus inflexus*, *Iris pseudoacorus* (lirio), *Mentha suaveolens*, *Nasturtium officinale*, *Epilobium hirsutum*, *Lythrum salicaria*, *Apium nodiflorum*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Scirpus lacustris*, *Sparanium erectum*, *Eleocharis palustris*, *Oenanthe lachenalii*, *Scirpus maritimus*, *Juncus subulatus*, *Erica andevalensis*, *Juncus maritimus* (junco) y *Juncus acutus*.

Vegetación arenícola y litoral

Sobre los arenales y acantilados litorales se instala una vegetación directamente influenciada por el grado de movilidad del sustrato arenoso, la disponibilidad de agua y la influencia marina. Las dunas móviles presentan unas comunidades caracterizadas por especies perennes estoloníferas *Sporobolus pungens*, *Lotus creticus*, *Pancratium maritimum* (azucena de mar), *Pseudorlaya pumila*, *Medicago marina* (mielga de mar), *Ammophylla arenaria* (barrón), *Otanthus maritimus*, *Crucianella maritima*, *Eryngium maritimum*, *Agropyrum junciforme*, *Euphorbia paralias* y pequeños terófitos como *Linaria pedunculata*, *Linaria tursica*, *Silene littorea*, etc. Las dunas estabilizadas mantienen una vegetación de mayor cobertura y con predominio de especies arbustivas de gran porte como *Juniperus*





Vegetación de marisma (Doñana)

turbinata (sabina caudada), *Juniperus macrocarpa* (enebro de arena), *Rhamnus oleoides*, *Maytenus senegalensis*, *Pistacia lentiscus*, *Osyris quadripartita* (bayón) y *Corema album* (camariña). Los acantilados marinos soportan una vegetación rala que se adapta no solo a las dificultades propias de un medio rupestre sino a la influencia del ambiente marino y se caracterizan por la presencia de *Crithmum maritimum* (hinojo marino), *Limonium malacitanum*, *Asteriscus maritimus* y *Limonium cossonianum*.

Vegetación de marismas y saladares

Las marismas, saladares y lagunas endorreicas del interior constituyen otro de los ecosistemas singulares de Andalucía tanto por su extensión y expresión paisajística como por la riqueza florística y variabilidad de comunidades que mantienen y que obedece fundamentalmente a cambios en la concentración de sales y tiempo de inundación. Son características las especies con hojas y/o tallos crasos como *Spartina densiflora*, *Limonium ferulaceum*, *Limoniastrum monopetalum* (salado), *Suaeda splendens* (sosa), *Salsola soda* (barrilla), *Suaeda maritima*, *Sarcocornia fruticosa* (almajo) *Arthrocnemum macrostachyum*, *Halimione portulacoides* (verdolaga), *Inula crithmoides*, *Sarcocornia alpini* (sosa),

Suaeda vera (almajo dulce) y *Frankenia pulverulenta* (tomillo salsero). En sustratos ricos en sales de yeso y principalmente en las provincias de Granada (Hoyas de Guadix y Baza) y Almería (Comarca de Tabernas), se desarrolla un tipo de vegetación altamente adaptada, siendo las especies perennes más características *Gypsophylla struthium*, *Reseda suffruticosa*, *Jurinea pinnata*, *Sideritis angustifolia*, *Teucrium turretanum*, *Santolina viscosa* y *Coris hispanica*.

Vegetación nitrófila (ruderal y arvense)

Por último sólo nos queda mencionar aquellas comunidades de especies generalmente herbáceas anuales y con ciclos muy cortos que invaden los suelos fuertemente nitrificados y antropizados, como escombreras, vertederos de basuras, bordes de carreteras y caminos, cultivos, barbechos, etc. En la mayoría de los casos suelen ser comunidades poco estables, sujetas a grandes cambios temporales y que en la actualidad se encuentran muy empobrecidas por la aplicación masiva de productos fitosanitarios. Son especies típicas de los sembrados y barbechos de secano *Linaria hirta*, *Galium tricoratum* (amor de hortelano), *Hypocoum grandiflorum*, *Bupleurum lancifolium*, *Ridolfia segetum*, *Chrysanthemum myconis*, *Kikxia lanigera*, *Crozophora tinctoria*, *Heliotropium europaeum* (verruguera), *Amaranthus albus* y *Fumaria agraria*. La vegetación arvense que se desarrolla en cultivos irrigados está caracterizada por la presencia de *Setaria glauca*, *Echinochloa crus-galli*, *Eclipta prostrata*, *Bidens aurea*, *Chenopodium botrys*, *Polygonum persicaria* y *Polygonum lapathifolium*. La vegetación ruderal y nitrófila (de suelos antropizados) se caracteriza por la presencia de *Chenopodium muralis* (cenizo), *Malva parviflora*, *Sisymbrium irio*, *Emex spinosa* (romaza), *Lavatera cretica*, *Anacyclus radiatus*, *Papaver rhoeas* (amapola), *Rapistrum rugosum*, *Onopordum nervosum*, *Cynara humilis* (cardo borriquero), *Carthamus lanatus* (cardones), *Carlina corimbosa* (cardo), *Nicotiana glauca* (tabaco moruno), *Carthamus arborescens*, *Scolymus hispanicus* (tagarnina), *Silybum marianum* (cardo de María) y *Dittrichia viscosa* (altabaca).

Cuadro 2.1.

Los *Quercus* en Andalucía

Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre

Las especies del género *Quercus* son posiblemente los representantes vegetales más característicos del monte mediterráneo andaluz, sobre todo en aquellas zonas donde las condiciones edafológicas y climáticas son menos rígorosas, ya que son sustituidos por las gimnospermas en situaciones ecológicas más adversas. En el pasado dominaban, junto con los pinares, la vegetación natural de Andalucía y ocupaban prácticamente todo el territorio, bien en formaciones puras o mixtas con otras especies arbóreas. Los cambios ambientales periódicos producidos a lo largo de la historia originaron modificaciones importantes en la cubierta vegetal, favoreciendo el avance o retroceso de determinadas formaciones. Periodos climáticamente benignos favorecían la extensión de los bosques de planifolios (*Quercus*), mientras que periodos climáticamente desfavorables favorecían los bosques aciculifolios (*Pinus*). En la actualidad el hombre ha modificado esta dinámica natural eliminando o sustituyendo unas formaciones por otras.

Las especies de fagáceas, familia a la que pertenecen los *Quercus*, presentan un tipo funcional muy adaptado a las características del clima mediterráneo tales como un potente sistema radical para obtener agua en capas profundas del sustrato, hojas duras (esclerófilas) y tomentosas, frecuentemente perennifolias o marcescentes (las hojas secas suelen permanecer en el árbol hasta el crecimiento primaveral), adaptaciones a la regeneración después del fuego, elevada producción de frutos, fases fenológicas de crecimiento y reproducción adaptadas a la estacionalidad mediterránea, etc. Presentan inflorescencias masculinas y femeninas en el mismo árbol (monoicos), la floración suele ser a final del invierno o principio de primavera y la polinización es anemófila. El fruto es la bellota (tipo de nuez), con maduración anual o bianual y de dispersión otoñal. La madera es muy apreciada para carpintería, carbón o curtientes. Se reproduce bien vegetativamente por rebrote de tronco, cepa o raíz.



Encina, *Quercus ilex*



Alcornoque, *Quercus suber*



Quejigo, *Quercus faginea*



La sistemática del género *Quercus* es complicada, sobre todo en lo que se refiere a la delimitación de especies, híbridos y nomenclatura. Hemos adaptado este esquema a las consideraciones tradicionales que de este género tenemos en Andalucía.

Quercus suber L. (alcornoque, chaparro). Árboles de hasta 25 metros, con tronco recubierto de una capa gruesa de corteza (corcho), generalmente siempreverdes, las hojas son coriáceas, tomentosas por el envés y con caída generalizada en el momento que se desarrollan las nuevas hojas (mediados de primavera), en periodos de sequía puede llegar a perder completamente todo el follaje. Se distribuye por casi toda Andalucía pero fundamentalmente por la zona occidental sobre sustratos ácidos, en los pisos termo y mesomediterráneo (entre 0 y 1300 m de altitud) y con ombroclima subhúmedo a húmedo (precipitación anual entre 600 y 1400 mm).

Quercus coccifera L. (coscoja, chaparro). Arbusto generalmente de hasta 2 m (4m), siempreverde. Hojas coriáceas y verdes por ambas caras y margen dentado-espinalado, perennifolias. Frecuente en todo el territorio prefiriendo las zonas pedregosas y soleadas de los pisos termo y mesomediterráneo (0-1200 m). Origina matorrales intrincados generalmente por degradación de encinares o pinares, o como vegetación permanente en áreas abruptas o semiáridas.

Quercus ilex (encina, carrasca, chaparro). Árbol o arbusto de hasta 15 m, generalmente con tronco bien definido, siempreverde, hojas esclerófilas redondeadas, pelosas en la cara inferior. Indiferente edáfico, prefiere las zonas calizas termo, meso y supramediterráneas (0-1800 m) y ombroclima seco a subhúmedo (precipitación anual 350-1000 mm). Presenta una gran resistencia a la sequía y al frío. Es el árbol más representativo del monte mediterráneo y en Andalucía se encuentra en todos los territorios. Las bellotas son frecuentemente dulces.

Quercus pyrenaica Willd. (melojo, rebollo). Árbol caducifolio de hasta 20 m o arbustivo por rebrote. Hojas siempreverde, hojas esclerófilas redondeadas, pelosas por ambas caras y con caída generalizada otoñal-invernal y presencia de agallas. Prefiere los suelos silíceos y los climas más continentales pero lluviosos (precipitación anual superior a 800 mm), soportando bien las heladas. Su distribución en Andalucía es muy irregular, siempre en los pisos meso y supramediterráneo, siendo frecuente en Sierra Nevada, llegando hasta 2000 m. Excepto en Almería, se encuentra en todas las zonas de montaña aunque sin formar grandes masas. Es una especie protegida en Andalucía, con la categoría de "Vulnerable".



Figura 2.1.2.

Áreas de distribución aproximadas de las seis especies de *Quercus* más frecuentes en Andalucía.



Figura 2.1.1.

Hojas y bellotas de las seis especies de *Quercus* más frecuentes en Andalucía.

Quercus canariensis Willd. (quejigo andaluz o moruno). Árbol de hasta 30 m, marcescente. Hojas algo coriáceas, anuales, grandes y débilmente lobadas. Vive en zonas con suelos silíceos con pisos bioclimáticos termomesomediterráneo (100-1000 m) y ombroclima húmedo a hiperhúmedo (precipitación anual mayor de 1000 mm). Las formaciones más importantes de esta especie se localizan en la comarca de Los Alcornocales (Cádiz), donde llega a formar bosques puros. También la podemos encontrar en Aracena (Huelva), Despeñaperros (Jaén) y algunas sierras malagueñas.

Quercus faginea Lam. (quejigo, roble). Grupo muy variable en el que algunos autores incluyen *Q. lusitanica* y *Q. alpestris*. La subsp. *faginea* se corresponde con árboles de tamaño medio con las hojas con caducidad variable dependiendo de la dureza del invierno, en zonas bajas son marcescentes. Se encuentra repartido por toda la comunidad sin llegar a formar bosques puros, generalmente formando parte, como compañera, de bosques de otras quercineas en situaciones de alta humedad edáfica o ambiental en los pisos meso y supramediterráneo hasta 1600 m. Son características las agallas de color marrón, de 3 a 4 cm y con excreciones puntiagudas regularmente dispuestas. Estas agallas no son más que una defensa del árbol a la picadura

de una pequeña avispa cuyas larvas se desarrollan en el interior. La subsp. *broteroi* (Cout.) A. Camus tiene las hojas más grandes y son árboles más robustos, prefiriendo suelos silíceos y/o precipitaciones elevadas, distribuyéndose por Sierra Morena, Norte de Cádiz y Serranía de Ronda en zonas más bajas termo y mesomediterráneas.

Quercus lusitanica Lam. (quejigueta, robledilla). Arbusto, rara vez arbolillo, de hasta 4 m, generalmente achaparrado y estolonífero. Hojas algo esclerófilas y marcescentes. Presencia de agallas. Vive en zonas relativamente cálidas poco elevadas (100-900 m) sobre suelos silíceos arenosos y ombroclima húmedo-hiperhúmedo (precipitación anual superior a 1000 mm). Es muy raro en Andalucía encontrándose fundamentalmente en el Macizo del Aljibe, en formaciones de brezales, y puntualmente en Aracena en el areal de *Q. pyrenaica* y *Q. suber*.

Quercus alpestris Boiss. (quejigo de montaña). Árbol de hasta 15 m de tronco grueso y copa no muy ancha. Hojas pequeñas, algo coriáceas y caducifolias; tiene dos tipos de agallas. Vive preferentemente en suelos calizos y por encima de los 1500 m (hasta 1800 m) con piso bioclimático supramediterráneo (temperatura media anual entre 8 y 12°C). Se localiza en algunas sierras béticas pero preferentemente en la Sierra de las Nieves, donde forma poblaciones importantes con típico aspecto adhesado. Es una especie protegida en Andalucía, donde está considerada como "En Peligro de Extinción".

Cuadro 2.2

Las gimnospermas como integrantes del monte mediterráneo

Baltasar Cabezado Artero y Andrés V. Pérez Latorre

En la cuenca del Mar Mediterráneo, la vegetación dominada por gimnospermas (plantas vasculares con semillas, carentes de frutos y generalmente con hojas aciculares) tiene un significado relictivo, ya que procede de épocas que no corresponden con el clima actual. Las gimnospermas ocupan en la actualidad los biotopos desdeñados por las fagáceas (*Quercus* arbóreos), debido a limitaciones edáficas, hídricas o termoclimáticas, o incluso ocupan zonas por las que las fagáceas no han tenido tiempo de competir desde el último gran evento climático (glaciaciones). Desde el punto de vista fitogeográfico, no todas las formaciones de gimnospermas presentes en Andalucía se pueden considerar propiamente como Monte Mediterráneo. Quedarían excluidos los pinares albares (*Pinus sylvestris*) y sabinar-enebrales (*Juniperus sabina*, *J. communis*) oromediterráneos, ya que su origen es Boreo-Alpino, aunque en ellos participan también especies paleomediterráneas. También quedan excluidas las formaciones de *Taxus baccata* (tejos), procedentes de épocas climáticas Atlántico-Oceánicas más húmedas y frescas. Los escasos restos de las formaciones esteparias de *Juniperus thurifera* (sabina albar) también entrarían en este grupo pre-mediterráneo, así como los pinsapares (*Abies pinsapo*), procedentes de las antiguas formaciones de montaña de finales del Terciario. Esto no quiere decir que esta vegetación de pinares albares, sabinares prostrados, tejos y pinsapos no esté adaptada a las actuales condiciones mediterráneas, sino que es precisamente su condición de gimnospermas la que les ha permitido la supervivencia.

La vegetación gimnosperma con mayor carácter mediterráneo es la formada por los pinares y sabinares, constituidos por especies de las familias Pináceas y Cupresáceas. Es una vegetación antigua y fundamentalmente relictiva o de tipo edafófila, acantonada en los biotopos donde las fagáceas, hoy climáticamente favorecidas, no han conseguido el dominio. Este Monte Mediterráneo de gimnospermas se desarrolla fundamentalmente en los pisos termo y meso-mediterráneo aunque alcanza el supramediterráneo. En cuanto a las necesidades hídricas, son frecuentes en los ombrotipos más desfavorecidos, generalmente el semiárido y seco, más rara vez subhúmedo y húmedo y en este caso con sequía extra de tipo edáfico.

Los caracteres ecomorfológicos más típicos de esta vegetación micro-nanofanerófitica (arbóreo-arbustiva) corresponden a las hojas aciculares o escuamiformes, adaptadas a minimizar la pérdida de agua por su escasa superficie. A ello hay que añadir la esclerofilia y la concentración de solutos citoplasmáticos, como ceras y resinas, adaptaciones como se ve típicamente xerófitas y heliófilas, como corresponde al temperamento de nuestros pinos, sabinas y enebros. En cuanto a su fenología, hay que resaltar la posibilidad de que las piñas (leñosas o carnosas) maduren en más de un ciclo anual, que el crecimiento fundamental ocurre en primavera, que no existe caída estacional de hojas siendo por tanto vegetación típicamente siempreverde. Pinares y sabinares se extienden por toda Andalucía, pero son muy escasos en Sierra Morena y el Valle del Guadalquivir, y muy frecuentes y diversos en las Serranías Béticas. Hay que decir que, en base a estudios paleobotánicos, aunque estas gimnospermas son autóctonas, no hay que desdeñar que gran parte de su área actual ha sido favorecida por la actuación humana, incluso en dominios de los *Quercus* autóctonos.

Las formaciones típicamente mediterráneas
Se pueden hacer dos grandes grupos de vegetación gimnosperma en Andalucía:

(a) Pinares y sabinares
Los pinares y sabinares edafófilos corresponden a vegetación que se desarrolla sobre sustratos litológicamente, edáficamente o topográficamente muy desfavorecidos, como serpentinas (metales pesados), dolomías (exceso de magnesio), yesos (sulfatos) y calizas o areniscas rocosas (xericidad). Sobre las

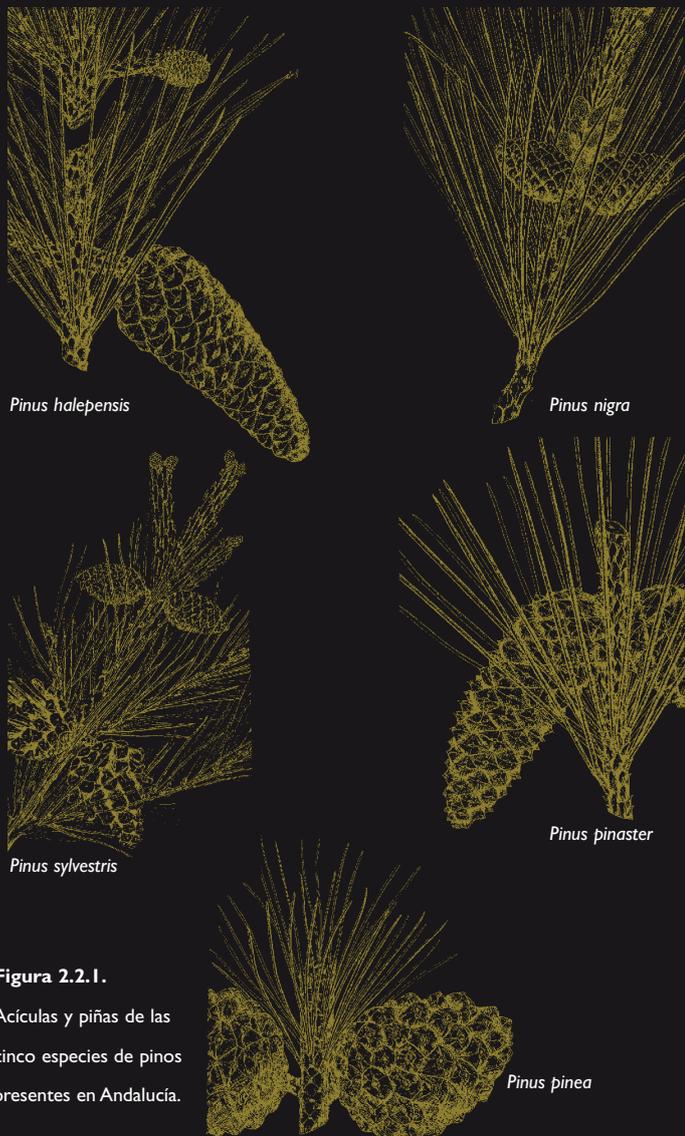
serpentinas malagueñas es *Pinus pinaster* (pino resinero) junto a *Juniperus oxycedrus* (enebro) la especie típica. Sobre dolomías aparecen tanto *Pinus halepensis* (pino carrasco), como *Pinus pinaster*, eso sí, con la fidelidad de *Juniperus phoenicea* (sabina) y la presencia de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* (pino salgareño) en el piso supramediterráneo. Sobre sustratos yesosos la combinación característica es de *Ephedra fragilis* y *Pinus halepensis*, junto con *Juniperus phoenicea*. Sobre calizas o areniscas (incluso en

cuarcitas), en principio edafizantes (formadoras de suelos) pero en zonas topográficamente desfavorecidas (rocas, lapiazes, crestas, cañones, etc.) también toman preponderancia las gimnospermas; *Juniperus phoenicea* sobre calizas y *J. oxycedrus* sobre sustratos ácidos (sobre los que a veces *Pinus pinaster* o *Pinus pinea* (pino piñonero) forman enclaves relictivos). Algunas angiospermas relictivas acompañan a estas formaciones, con el mismo significado paleofitogeográfico o edafófilo: *Buxus balearica*

(boj) en las dolomías de Sierra Almirante y Cázulas, *Ceratonia siliqua* (algarrobo) en las de la Serranía de Ronda, *Buxus sempervirens* (boj) en las de Jaén, o *Rhamnus myrtifolius* (espino) en todas ellas.

(b) Vegetación litoral
La vegetación litoral de Andalucía está caracterizada por la frecuencia y abundancia de enebros (*Juniperus macrocarpa*) y sabinas (*Juniperus turbinata*) que se adueñan de las dunas y arenales fijados (biotopos muy xéricos), acompañados de especies arbustivas termófilas

y del pino piñonero (*Pinus pinea*), en este caso con significado paleofitogeográfico reciente (pero muy extendido artificialmente debido al valor del piñón). Esta vegetación puede aparecer en los acantilados litorales y, lo que es más curioso, en paleoacantilados de interior como ocurre en Málaga, donde la sabina litoral (*Juniperus turbinata*) ocupa sierras interiores hasta 800 m., sierras que eran islas o costas hace algunos millones de años y hoy se encuentran varios kilómetros lejos del Mediterráneo.



Pinsapar



Sabinar de sabina mora



Pinar de pino piñonero



Figura 2.2.1.
Acículas y piñas de las cinco especies de pinos presentes en Andalucía.

Otras formaciones vegetales andaluzas dominadas por las gimnospermas

En el caso de la vegetación de gimnospermas de origen no estrictamente mediterráneo, se pueden hacer cuatro grandes grupos:

(a) Pinares y sabinares de montaña

Los pinares albares y sabinar-enebrales de la alta montaña están restringidos al piso oromediterráneo con ombrotipo subhúmedo, tanto sobre calizas y dolomías en el Trevenque y alrededores y

Sierra de Baza (con *Pinus sylvestris* "pino albar", *Juniperus sabina* "sabina enana", *J. communis* "enebro enano") como sobre sílice en el núcleo central de Sierra Nevada (sin pinos y con piornos endémicos como *Genista versicolor*).

(b) Pinsapares

Los pinsapares de *Abies pinsapo* constituyen la comunidad gimnosperma más singular de Andalucía al tratarse precisamente de un endemismo de la Serranía de Ronda y por la forma de abeto característico. Existen dos subgrupos

de pinsapares: sobre calizas y dolomías, que se enriquecen en otras gimnospermas hacia medios más xéricos (*Pinus halepensis* y *Juniperus phoenicea*) y sobre peridotitas, en bosques puros, prácticamente sin ningún otro árbol o arbusto, salvo a veces *Pinus pinaster* en los bordes del bosque.

(c) Sabinares de sabina albar
Las raras poblaciones de sabina albar (*Juniperus thurifera*) se encuentran precisamente allí donde todavía reina gran parte de las condiciones de tipo estepario continental y

seco (Centro y NE de Andalucía Oriental) sobre sustratos calizos, acompañada de algunos matorrales típicamente mesetarios.

(d) Tejedas

Las últimas tejedas (*Taxus baccata*) andaluzas sobreviven exclusivamente en los pequeños biotopos que reúnen esas cualidades climáticas atlántico-oceánicas de frecuentes lluvias, frescor veraniego y abundantes días de niebla: las umbrías elevadas de nuestras Sierras más importantes. Coincide a veces con pinsapos como en la

Sierra de las Nieves, con pino laricio en las Sierras de Cazorla y Segura o con enebro común en Sierra Tejeda, sin embargo sus poblaciones más importantes se dan en el seno de bosques caducifolios de arces (*Acer granatensis*), serbales (*Sorbus aria*) y quejigos (*Quercus faginea*).

Cuadro 2.3

Los matorrales

Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre

Se denominan “matorrales mediterráneos” a un conjunto relativamente heterogéneo de comunidades vegetales formadas por pequeños arbustos de entre pocos centímetros y 1,5-2 m de altura (nanofanerófitos, caméfitos y algunos hemicriptófitos) que presentan numerosas adaptaciones xerófitas, debido a que se desarrollan siempre como etapas sustitutivas de los bosques mediterráneos, cuando el suelo se ha degradado en demasía o en situaciones topográficas o edáficas excluyentes para los árboles. Las adaptaciones más frecuentes son respuestas al estrés hídrico estival, al exceso de iluminación (heliófilas) y al tradicional pastoreo que sufren estas formaciones en toda la Cuenca Mediterránea, su área de distribución. Los tipos funcionales (caracteres ecomorfológicos adaptativos) más comunes son la tomentosidad, espinescencia, presencia de resinas, cortezas que se desprenden, colores blanquecinos, biotipos pulviniformes y hojas deciduas de verano, caracteres todos ellos que favorecen la supervivencia en la época desfavorable veraniega, cuando las precipitaciones son casi inexistentes y las temperaturas muy elevadas.

En Andalucía existen cuatro grandes tipos de matorrales mediterráneos en función del tipo de suelos donde se asientan, la altitud, la distribución y la composición florística. Los aulagares, tomillares y romerales aparecen generalmente sobre suelos básicos erosionados o poco desarrollados en altitudes entre 0 y 1500 m con una distribución por todo el territorio andaluz y con predominio de especies de las familias Labiadas y Fabáceas. Los jarales y jaguarzales se desarrollan sobre suelos silíceos en la misma banda altitudinal y algo más restringidos a los dos tercios occidentales de Andalucía, con predominio de las Cistáceas y Fabáceas. Los brezales se desarrollan sobre suelos silíceos en zonas muy lluviosas entre 0 y 1300 m con una distribución localizada fundamentalmente en Los Alcornocales (Cádiz), Serranía de Ronda (Málaga, Cádiz) y zonas occidentales más lluviosas de Sierra Morena, con predominio de las Ericáceas y Fabáceas. Finalmente, hay que hablar del matorral xeroacántico (pulvinular espinoso) de alta montaña mediterránea, que vive sobre sustratos calizos y dolomíticos, a veces silíceos, desde 1500 m hasta los 2500 m que alcanza en Sierra Nevada, con predominio de Crucíferas y Fabáceas junto a algunas Apiáceas.

Aulagares, tomillares y romerales

Matorrales caracterizados fundamentalmente por especies de los géneros *Rosmarinus*, *Ulex*, *Thymus*, *Teucrium*, *Fumana* y *Helianthemum*, que se desarrollan sobre suelos erosionados o rocosos, generalmente básicos ó silíceos en zonas poco lluviosas. Los caracteres ecomorfológicos más extendidos corresponden a las hojas revolutas, la tomentosidad de toda su parte aérea, los colores blanquecinos debido a esa tomentosidad y a ceras, los aceites esenciales (aromáticos) que limitan la pérdida de agua, los biotipos nanofanerófitos y camefíticos, las espinas y los frutos secos. La floración es principalmente primaveral, aunque existe un segundo pico en otoño, mientras que la fructificación es veraniega y la dispersión de frutos y semillas otoñal. El crecimiento principal ocurre en invierno-primavera, con parada en verano. La caída de

la hoja de las ramas principales ocurre en verano. Estos matorrales se distribuyen por los pisos termo, meso y supramediterráneo de toda Andalucía. Constituyen etapas seriales de los bosques más típicamente mediterráneos: los encinares, quejigares basófilos, pinares xerófilos, sabinares y formaciones arbustivas semiáridas (cambrales). Existen tres tipos principales de matorrales en función de la precipitación y del piso bioclimático.

(a) Los tomillares y aulagares termo-mesomediterráneos alcanzan gran extensión en zonas litorales y bajas del interior, siendo la especie más típica *Coridothymus capitatus*, acompañado de otras frecuentes como *Ulex parviflorus*, *Cistus albidus*, *Rosmarinus officinalis*, *Teucrium lusitanicum*, *Phlomis purpurea*, *Phlomis lychnitis*, *Fumana thymifolia*, *Helianthemum hirtum*, *Satureja obovata*, *Thymelaea hirsuta*, *Micromeria graeca*, *Cistus clusii* y *Thymus baeticus*.

(b) En zonas más elevadas o del interior, en los pisos meso y supramediterráneo, los matorrales pierden especies termófilas y se enriquecen en especies de espliego como *Lavandula lanata* o *L. latifolia*, tomillos como *Thymus orospedanus*, otras Labiadas como *Sideritis incana*, *Satureja intricata*, *Salvia lavandulifolia*, así como algunas especies propias de más altitud como *Echinopartum boissieri* o *Phlomis crinita*.

(c) Los tomillares que se desarrollan en la zona semiárida almeriense y en las hoyas gipsíferas internas granadinas son singularmente distintos. Algunas de sus especies diferenciales muestran síndromes xerófitos aún más acentuados, como hojas y/o tallos crasos o una tomentosidad completa (*Gypsophila struthium*, *Lepidium subulatum*, *Ononis tridentata*, *Anabasis hispanica*, *Anthyllis terniflora*, *Ulex canescens*, *Salsola genistoides* y *Teucrium charidemii*).

Jarales y jaguarzales

Matorrales caracterizados por especies de los géneros *Cistus* y *Halimium* (también *Lavandula* y *Genista*), que se desarrollan sobre suelos silíceos erosionados o poco evolucionados, en zonas con ombrotipo entre seco (precipitación anual superior a 400 mm) y húmedo (precipitación a partir de 1000 mm). Los caracteres ecomorfológicos más comunes son hojas malacófilas (poco lignificadas) que duran menos de nueve meses, presencia de resinas, cortezas flecosas (igniscibles), escasa presencia de espinas, tomentosidad y biotipos generalmente nanofanerófitos y de grandes camefíticos. La floración es primaveral, con fructificación estival y dispersión otoñal de frutos y semillas. La caída de las hojas ocurre principalmente en verano, aunque es menos acusada que en los tomillares. El periodo principal de crecimiento es invierno-primavera, con una parada en verano. Los jarales y

jaguarzales se distribuyen por los pisos termo, meso y supramediterráneo preferentemente de Andalucía Occidental (más lluviosa). Generalmente son etapas de sustitución de bosques silicícolas, fundamentalmente alcornocales y encinares. Existen varios subtipos de estos matorrales: (a) Los jarales típicos se distribuyen por Sierra Morena, Los Alcornocales y Serranía de Ronda, siendo la "jara ringosa" (*Cistus ladanifer*) la especie característica, junto con *C. monspeliensis*, *C. crispus*, *Ulex eriocladus* o *Ulex baeticus*, y *Genista hirsuta* o *G. lanuginosa*. Los bolinares son típicos de Andalucía Oriental y están caracterizados por *Genista umbellata* (bolina). Los jarales a más de 1200 m están dominados por la jara cervuna (*Cistus laurifolius*). (b) Los jaguarzales sobre sustratos arenosos se caracterizan por la preponderancia de especies del género *Halimium* (*H. halimifolium* y *H. commutatum*)



Formaciones de matorral dominado por 1. *Echinopartum boissieri*, 2. *Erinacea anthyllis* y 3. *Hormatophylla spinosa*



Arenaria alfacariensis



Erinacea anthyllis



Genista longipes



Vella spinosa

Figura 2.3.1

Matorrales y especies de alta montaña

y de *Cistus libanotis*, desarrollándose exclusivamente en zonas litorales y arenales del interior. (c) Los jaguarzales serpentínícolos son quizá los matorrales más singulares de Andalucía. Se desarrollan exclusivamente en los afloramientos peridotíticos (rocas ígneas ultrabásicas ricas en metales pesados) de la provincia de Málaga y son muy ricos en endemismos locales (*Staehelina baetica*, *Armeria colorata*, *Centaurea haenseleri*) junto a *Ulex baeticus* y *Halimium atriplicifolium*, que son muy frecuentes.

Brezales

Son los matorrales más originales, ya que son relictos de épocas pretéritas de clima marcadamente Atlántico-Oceánico. Están caracterizados por especies de los géneros *Erica* y *Calluna*, acompañados de otras especies de *Genista*, *Stauracanthus* y *Halimium*, así como de *Drosophyllum lusitanicum* (insectívora). Se desarrollan sobre suelos silíceos muy ácidos, erosionados, en zonas muy lluviosas (ombrotipo al menos húmedo, precipitación superior a 1000 mm). Los

caracteres ecomorfológicos comunes son hojas ericoides (muy pequeñas, revolutas, pelosas), capacidad de regeneración tras el fuego por medio de órganos subterráneos, floración amplia en base a distintas especies (desde otoño a principios de verano), y espinas en las Fabáceas o pelos digestivos en *Drosophyllum* (indicadores de suelos muy pobres). El "quejigo enano" (*Quercus lusitanica*) da todavía un matiz más singular a los brezales en zonas elevadas y cumbres venteadas. Los brezales se distribuyen por los pisos termo y meso-mediterráneo exclusivamente en Los

Alcornocales, áreas puntuales de Doñana, Aracena, Andévalo, Sierra Norte Sevillana, Sierra Quintana de Jaén y Serranía de Ronda. Generalmente son etapas de sustitución de los bosques más ombrófilos de Andalucía: quejigares morunos, robledales y alcornocales húmedos. Existen varios subtipos:

los más extendidos y están dominados por *Erica umbellata*, *Calluna vulgaris*, *Erica scoparia* y *Erica australis*.

(b) Los brezales higrofilos son muy escasos en Andalucía y aparecen en enclaves higroturbosos, siendo la especie típica *Erica ciliaris*. Una variante metalícola de estos brezales aparece en los ríos del Andévalo y en las propias minas, con un endemismo local: *Erica andevalensis*.

(c) Un último tipo son los nanobrezales hiperxerófilos que viven sobre litosuelos muy pobres en nutrientes. En estos casos es *Stauracanthus boivinii* la dominante junto a la especie insectívora *Drosophyllum lusitanicum*.

Piornales y matorrales de alta montaña

En el aspecto fisionómico estas formaciones son muy originales, puesto que están caracterizados por caméfitos y nanofanerófitos pulviniformes (almohadillados) o postrados, de escasos centímetros. Las especies más frecuentes pertenecen a los géneros *Erinacea*, *Vella*, *Hormatophylla*, *Bupleurum*, *Astragalus* y *Genista* y se desarrollan en el piso oromediterráneo

(preferentemente entre 1700 y 2500 m) sobre sustratos básicos o más rara vez silíceos con ombrotipos lluviosos (subhúmedo a hiperhúmedo). Los caracteres ecomorfológicos responden a las principales limitaciones de la altitud: corto periodo vegetativo (agua y temperatura suficientes), fuertes vientos, fuerte insolación y radiación, bajas temperaturas invernales, y ramoneo por los grandes mamíferos herbívoros. El biotipo más común son los caméfitos almohadillados (espinosos, tomentosos, con hojas muy pequeñas y de crecimiento limitado), pero existen también otros biotipos como caméfitos postrados aplicados completamente al suelo, hemicriptófitos graminoideos y rosetas. Generalmente son etapas de sustitución de formaciones oromediterráneas de gimnospermas: pinares y sabinar-enebrales postrados. Existen dos variantes de estos matorrales:

(a) La más común aparece en todas las Sierras Béticas por encima de 1600-1700 m (Sierra de las Nieves, Tejada-Almijara, Sierra Nevada, Filabres, Gádor, Mágina,

Cazorla-Segura). Las especies más extendidas son *Erinacea anthyllis*, *Vella spinosa*, *Hormatophylla spinosa*, *Bupleurum spinosum*, *Genista longipes*, *Astragalus granatensis* y *A. nevadensis*. En Sierra Nevada silícea, estas especies son menos frecuentes y aparecen diferenciales como *Thymus serpyllodes* (nanocaméfito postrado) y *Arenaria pungens* (caméfito espinoso almohadillado).

(b) Una variante sobre dolomías y mármoles dolomíticos es reconocible por la presencia de *Genista viciosoi* (endemismo andaluz) y *Echinopartum boissieri*, que se acompañan de tomillares hiperxerófilos muy originales, adaptados a extremas condiciones de luminosidad, xericidad, bajas temperaturas y vientos desecantes. El biotipo en este caso más común es el de nanocaméfito postrado y aplicado contra el suelo, completamente tomentoso blanquecino y de hojas muy pequeñas. Las especies más típicas son *Convolvulus boissieri*, *Andryala agardhii* y *Pteroccephalus spathulatus*.



3. Ecofisiología

JOSÉ MERINO Y JUAN MANUEL INFANTE



Hojas de Rebollo (*Quercus pyrenaica*)

Introducción

La localización de las áreas mediterráneas entre las zonas anticiclónica subtropical y ciclónica templada se traduce en veranos calurosos y secos, e inviernos relativamente fríos y lluviosos. La práctica ausencia de precipitaciones durante el periodo estival y la alta demanda evaporativa del aire, consecuencia de las altas temperaturas, imponen severas limitaciones al proceso fotosintético, por lo que durante este periodo la producción puede llegar a ser nula y el estrés hídrico de los individuos muy elevado. Durante el invierno las bajas (aunque no extremas) temperaturas, combinadas con las menores dosis de radiación ralentizan, o llegan a detener, el crecimiento de las plantas.

Además de las limitaciones hídricas, la accesibilidad de los nutrientes minerales puede también limitar la actividad fotosintética y el crecimiento de las plantas, pues depende de la tasa de meteorización de la roca madre y de las entradas de nutrientes, que en la mayoría de los ecosistemas mediterráneos suelen ser poco importantes. El fuego es un factor que aumenta la disponibilidad de nutrientes de forma significativa, poniendo a disposición de las plantas todos los nutrientes que hasta ese momento se encontraban retenidos en forma de biomasa. Durante los periodos entre fuegos, que pueden ser largos, la descomposición de la materia orgánica es el proceso de liberación de nutrientes cuantitativamente más importante. El problema es que se trata de un proceso biológico, con lo que las peculiaridades del clima mediterráneo imponen también fuertes limitaciones. En invierno, la descomposición se ve limitada por las bajas temperaturas y el exceso de agua en el suelo, que dificulta la difusión del oxígeno hacia el interior (la descomposición es básicamente una oxidación). En verano, la falta de agua impide prácticamente la actividad de los descomponedores, relegando la descompo-

sición de la materia orgánica a la primavera y el otoño. El resultado es que los periodos activos de las plantas se reducen al otoño y primavera, en los que la combinación de agua disponible en el suelo, temperaturas suaves, intensidades luminosas relativamente altas, y nutrientes disponibles, permite la actividad fotosintética y el crecimiento de los individuos.

Naturalmente existen variaciones climáticas a gran escala (en Andalucía la precipitación media anual varía significativamente desde los 550 mm del Oeste a los 259 en el Este) y variaciones locales relacionadas con la topografía, o con la orientación (por ejemplo, efecto solana-umbría), que, sin modificar el patrón climático general, matizan la intensidad y duración de la sequía estival. Obviamente, la tasa de descomposición responde a este contraste climático, al que se superponen además las diferencias locales de sustrato (fertilidad, permeabilidad) de forma que, en Andalucía, las tasas de descomposición de las hojas, y, consecuentemente, la disponibilidad de nutrientes, puede variar de 1 a 10 veces, según el área.

Considerando sólo las grandes tendencias, las posibles combinaciones de factores ambientales (temperatura, humedad, nutrientes) dan lugar a tres grandes tipos de hábitat. El hábitat denominado "mésico" corresponde a las localizaciones topográficas bajas, vegas y umbrías, y se caracteriza por la baja disponibilidad de agua y nutrientes durante el periodo estival. El hábitat denominado "xérico", caracterizado por la fuerte limitación de agua y nutrientes durante el verano, que correspondería aproximadamente a las penillanuras, colinas y solanas. Por último, el hábitat "árido" estaría reducido a la franja más oriental de Andalucía y, puntualmente, a localidades con roca madre muy permeable, lo que resulta en muy baja disponibilidad de agua y nutrientes.

En este capítulo se consideran las principales características fisiológicas diferenciales de las especies vegetales del monte mediterráneo, que les permiten mantener sus requerimientos de agua, nutrientes y energía, y resistir sus fuertes limitaciones.

Proceso productivo

Tasa fotosintética

La captación de energía radiante y su conversión en energía química en el proceso fotosintético es básica para los vegetales, ya que supone la única entrada significativa de energía para el crecimiento y para el mantenimiento de las estructuras y funciones de éstos. La fotosíntesis tiene lugar en los órganos verdes (fundamentalmente en las hojas); concretamente en el aparato fotosintético, que atrapa la energía luminosa y la convierte en energía química (ATP, NADPH), la mayor parte de la cual se utilizan en la reducción del dióxido de carbono (CO_2).

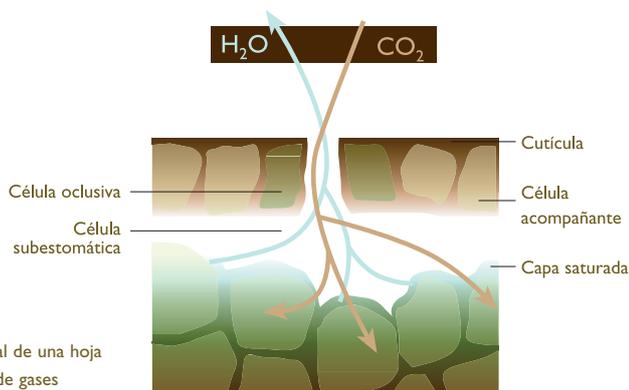


Figura 3.1. Corte transversal de una hoja donde se representa el flujo de gases (CO_2 y H_2O) a través del poro del estoma. En el resto de la hoja la difusión está impedida por efecto de la cutícula. Las células oclusivas del estoma abren o cierran el poro a los gases. El agua se evapora desde la capa saturada que empapa la superficie de la cámara subestomática.

A diferencia de otras moléculas aceptoras de energía (sulfatos, nitratos), el CO_2 no se toma por las raíces, sino directamente de la atmósfera a través de los estomas, aperturas microscópicas localizadas en la superficie de las hojas (Figura 3.1). El gran problema para la planta es que los tejidos interiores de la hoja están siempre bien hidratados, en tanto que la concentración del agua en la atmósfera es muy baja. Por ello, cuando los estomas se abren el agua de la hoja se escapa por ellos, con riesgo de desecación para la planta. En principio, cuanto más abierto está el estoma, y cuanto más tiempo permanece abierto, más CO_2 entra y mayor es la tasa fotosintética (mayor es la producción), pero también, más agua se pierde. Por ello, una buena regulación del grado de apertura de los estomas tiene una importancia fundamental para persistir en ambientes

mediterráneos donde el agua es escasa en algunas épocas del año.

Las especies mediterráneas difieren en sus tasas fotosintéticas debido a las diferencias entre sus aparatos fotosintéticos. Un indicador de su capacidad para hacer fotosíntesis es la concentración de nitrógeno de sus hojas, el cual representa la cantidad de estructuras fotosintéticas asociadas al proceso de captación. La Figura 3.2 muestra que las especies cuyas hojas contienen más nitrógeno presentan normalmente tasas fotosintéticas más altas. Como se ve en la figura, las especies con tasas fotosintéticas más altas son las especies herbáceas, en tanto que las especies leñosas, con hojas esclerófilas de uno o varios años de duración, presentan valores más bajos. Los valores intermedios corresponden a las especies leñosas con hojas de menos de un año de duración (caducifolias).

Variaciones diarias y estacionales

Lógicamente la tasa de fotosíntesis depende de la luz disponible, por lo que varía según la hora del día y época del año. Por la mañana temprano es mínima y va aumentando hasta que alcanza el máximo, coincidiendo más o menos con el cenit solar; decreciendo posteriormente hasta hacerse cero con la puesta del sol (Figura 3.3). La tasa es mínima en invierno debido a la baja radiación y temperatura, y máxima en otoño y primavera, debido a la relativamente alta intensidad luminosa, y a que la abundancia de agua en el suelo permite

FOTOSÍNTESIS NETA ($\text{mmol. CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)

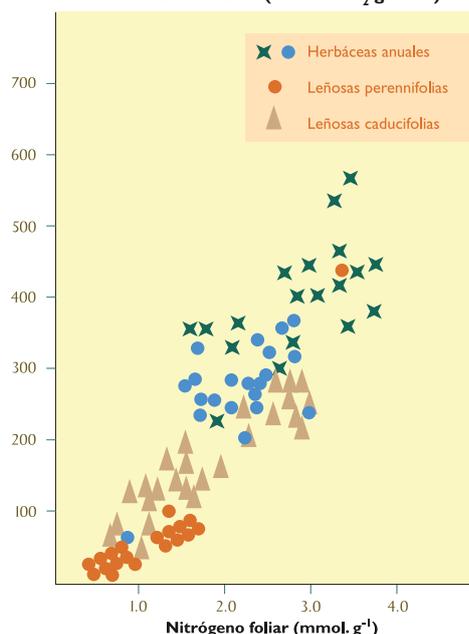


Figura 3.2. Relación entre la tasa fotosintética y la concentración de nitrógeno en hojas de diferentes formaciones vegetales.

mantener los estomas abiertos durante más tiempo. A medida que avanzan los días después del período de lluvias de primavera, el agua del suelo se va perdiendo por evaporación y por la transpiración de las hojas, por lo que el suelo se va secando y el suministro de agua para la planta disminuye. La respuesta de las hojas a esta disminución de la accesibilidad de agua es el cierre progresivo de los estomas y, como consecuencia, una disminución también progresiva de la tasa fotosintética. La producción puede llegar a ser nula en la estación seca, debido a que los estomas pueden permanecer cerrados durante todo el día (Figura 3.3).

La luz como factor de estrés

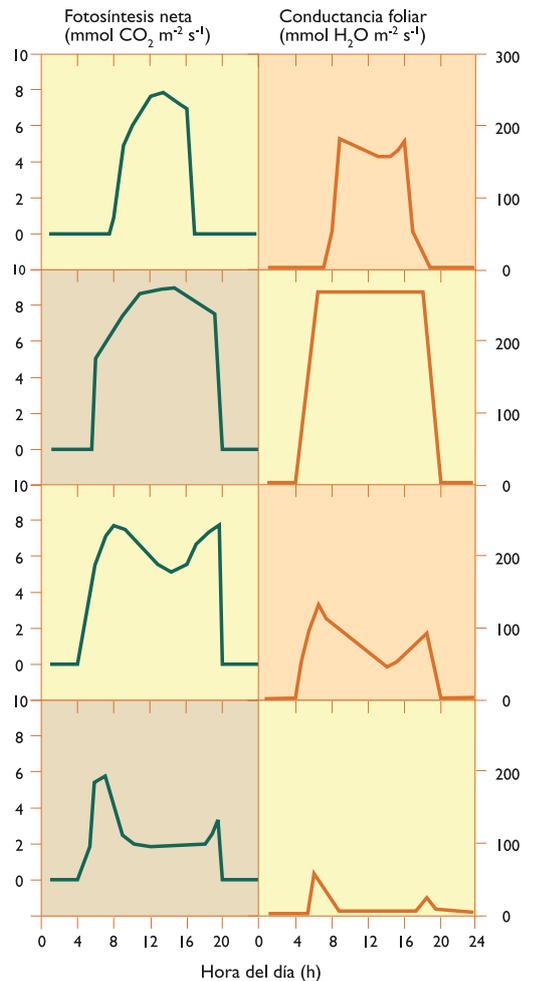
En los ambientes mediterráneos la energía radiante puede ser limitante durante el invierno, a primeras horas del día, y a últimas de la tarde, así como en ciertas situaciones meteorológicas (nublados) y hábitats (umbrías, sotobosque). En contraste con esto, la alta intensidad de radiación en verano puede representar un serio inconveniente para las especies que dominan en los ambientes abiertos (tomillares, jarales), o para las especies que forman el estrato arbóreo (encinas, acebuches). La estructura del aparato fotosintético se comporta como un embudo que atrapa y concentra la radiación en la clorofila "a" (funciona de forma parecida a una lupa), por lo que en ciertas situaciones de alta intensidad, esta molécula puede resultar dañada. La alteración puede ser también indirecta, ya que en la época estival la combinación de alta intensidad de radiación y bajas concentraciones de moléculas aceptoras de energía (CO_2 , sulfatos, nitratos), consecuencia de las limitaciones hídricas sobre la conductancia foliar y sobre los procesos de descomposición de la materia orgánica en el suelo, pueden producir elevadas concentraciones de ATP y NADPH en el cloroplasto. Estas últimas pueden inducir la aparición de radicales libres que, por su alta reactividad, pueden dañar la propia estructura del aparato fotosintético.

La pérdida de capacidad fotosintética como consecuencia de los daños, directos o indirectos, producidos en el aparato fotosintético por un exceso de luz, se denomina fotoinhibición, y se manifiesta, entre otros, por una pérdida de producción. Las especies mediterráneas disponen de sistemas defensivos contra el efecto destructivo de la luz. Así, en las especies propias de hábitats soleados, y con limitaciones de disponibilidad hídrica, la disminución estacional del agua disponible en el suelo va acompañada de una progresiva disminución estacional de la capacidad de la maquinaria fotosintética para pro-

ducir NADPH y ATP, reduciendo así los efectos potenciales de la fotoinhibición. A escala diaria se produce también una disminución puntual de la capacidad fotosintética de la hoja al medio día, coincidiendo con el cierre de los estomas (Figura 3.3). Además, existen sistemas defensivos fisiológicos y bioquímicos encaminados a desactivar los radicales libres que se generan, los cuales transfieren la energía desde los radicales libres a moléculas aceptoras cuya alteración es intrascendente desde el punto de vista funcional; evitando así que resulte dañada la maquinaria fotosintética o, al menos, haciendo que los daños sean mínimos. Estudios realizados en especies mediterráneas han demostrado elevados niveles de estos "protectores" moleculares, como glutatión, vitamina C o carotenos.

Las especies propias de ambientes menos soleados, o con menos limitaciones de agua, no cuentan con este tipo de mecanismos (o los presentan más débilmente), por lo que, aunque su capacidad productiva puede ser

Figura 3.3. Evolución diaria de la tasa fotosintética y del grado de apertura estomático (conductancia foliar) en cuatro épocas del año. En primavera (mayo), cuando las condiciones de iluminación y temperatura son óptimas y la alta humedad del suelo permite mantener una alta conductancia, la tasa de fotosíntesis es máxima. En invierno (diciembre) cuando la temperatura e iluminación son bajas, y en verano (junio), cuando el agua escasea, la fotosíntesis es menor. En agosto, debido a la falta de agua, los estomas llegan a estar casi cerrados, por lo que la tasa de fotosíntesis es mínima o nula durante casi todo el día.





Mostrario de variedad morfológica en hojas de distintas especies. De izquierda a derecha y de arriba a abajo: Romero (*R. officinalis*), Brezo (*E. scoparia*), Brecina (*C. vulgaris*), Jaguarzo (*H. halimifolium*), Jara Pringosa (*C. ladanifer*), *C. libanotis*, *Phillyrea angustifolia*, Madroño (*A. unedo*), Mirto (*M. communis*), *Cistus salvifolium*.

alta, los daños que se producirían por fotoinhibición contribuyen a excluirlos de ambientes más soleados.

El agua como factor limitante

Las plantas necesitan absorber agua principalmente para compensar las pérdidas que se producen por los estomas, para absorber y transportar los nutrientes necesarios para el crecimiento, y para regular la temperatura de sus hojas mediante la evaporación.

Potencial osmótico

En la mayor parte de los paisajes mediterráneos, el déficit hídrico es el principal problema al que deben hacer frente las especies vegetales. La planta pierde agua en verano, debido a la ausencia de precipitaciones y a la fuerte demanda evaporativa del aire. Por ello, los estomas tienden a estar cerrados y las plantas no crecen, o crecen muy poco. A pesar de ello, las pérdidas se producen y las plantas necesitan absorber agua para compensarlas.

El movimiento de agua desde el suelo hacia las hojas, a través de los vasos conductores del xilema, se produce en respuesta a un gradiente de presión en el que el agua es “succionada” hacia arriba por las superficies de evaporación de la planta. El flujo de agua que atraviesa la planta es directamente proporcional a la diferencia de potencial que se establece entre los dos extremos del sistema (suelo y hojas), e inversamente proporcional a la resistencia que ejercen las distintas estructuras conductoras a su paso. Ello significa que el agua que está en los

elementos traqueales de los vasos conductores está sometida a presiones negativas (tensión).

En términos muy simplificados, la capacidad de succión de la hoja resulta de la acumulación en las vacuolas celulares de sustancias osmóticamente activas, como cationes, azúcares, o aminoácidos. El aumento progresivo de la concentración de solutos a medida que avanza la estación seca permite mantener el flujo de agua entre el suelo y la planta y, en consecuencia, mantener la apertura estomática. Esto permite a su vez que la tasa de fotosíntesis sea más alta, o que se mantenga durante más tiempo (prolongación de la estación de crecimiento) y, cuando el suelo está ya muy seco, mantener un suministro de agua suficiente como para suplir las inevitables pérdidas y mantener con vida a la planta durante la estación estival.

Las especies difieren en su capacidad para mantener altas concentraciones de solutos en sus vacuolas, lo que constituye uno de los determinantes de su distribución. Algunas especies características de los matorrales mediterráneos de Andalucía, como el romero (*Rosmarinus officinalis*) o la romerina (*Cistus libanotis*), pueden mantener tensiones superiores a los 7 MPa (¡más de 70 atmósferas!) en el interior de los vasos conductores sin que por ello resulte afectada la supervivencia del individuo, lo que les permite mantener flujos de agua (aunque mínimos) en condiciones de limitación severa. Estas cifras representan casos extremos, ya que tensiones superiores a 5 MPa suponen ya un daño irreparable para la mayoría de los árboles mediterráneos. La capacidad de generar altas presiones osmóticas sin que por ello se colapse el sistema conductor, requiere de la rigidez de los vasos conductores y de la de la propia hoja. Esto explica que las especies con hojas esclerófilas estén mejor dotadas que las mesófilas para persistir en ambientes limitados.

Flujo de agua en el xilema

La resistencia que ofrece un capilar al flujo de agua es inversamente proporcional a la cuarta potencia de su radio; lo que significa que duplicar el diámetro de un vaso conductor se traduce en un aumento de su capacidad conductora de 16 veces; lo que permite un mejor suministro de agua a los órganos que la están perdiendo por evaporación (hojas). El inconveniente es que, bajo las enormes tensiones que llegan a generarse en el interior del xilema durante la estación seca, al aumentar el diámetro se propicia la ruptura de la columna de agua, lo que lleva a la formación de burbujas de aire en el interior del vaso (cavitación), y a la interrupción del flujo de agua en el interior de los elementos traqueales (embo-



Mostrario de variedad morfológica del monte mediterráneo. De izquierda a derecha: Jaguarzo (*H. halimifolium*), Jara Pringosa (*C. ladanifer*) y Jara Rizada (*C. crispus*); Madroño (*A. unedo*), Phillyrea angustifolia y Torbisco (*D. gnidium*); Tomillo (*T. capitatus*), Romero (*R. officinalis*) y Cantueso (*L. stoechas*).



lia), con el consiguiente desabastecimiento de las hojas. Debido a lo anterior, las especies propias de ambientes méxicos (vegas de los ríos, umbrías, bosques de galería), caducifolias en su mayoría, desarrollan vasos de mayor diámetro que las especies perennifolias (propias de ambientes limitados), lo que les permite una mayor capacidad de transporte de agua. Ello les permite mantener unas mayores aperturas estomáticas y, consecuentemente, mayores tasas fotosintéticas. El menor diámetro de los vasos de las especies perennifolias determina unas tasas fotosintéticas intrínsecamente más bajas, por lo que su producción es menor; pero conlleva la doble ventaja de reducir el consumo de agua y de minimizar el riesgo de embolias. Además, las especies perennifolias, como *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* o *Pistacia lentiscus*, son capaces de variar tanto el diámetro como la densidad de los vasos conductores en función de la aridez del medio, lo que les permite una utilización del agua más eficiente, y por lo tanto, una mayor capacidad para persistir en hábitats xéricos.

Otras adaptaciones que favorecen el balance de agua

Las hojas de muchas especies leñosas mediterráneas están cubiertas por fuertes cutículas (generalmente el haz) de diversa naturaleza (ceras, resinas, etc.) y por pelos y tricomas (haz y/o envés), con la doble función de minimizar las pérdidas de agua y de propiciar la reflexión de la radiación. La radiación reflejada puede alcanzar en muchos casos hasta el 40% de la radiación incidente, con lo que la hoja se calienta menos y gasta menos agua para el mantenimiento de su temperatura. Estas estructuras superficiales confieren a la vegetación mediterránea su típico color verde claro (encinares, tomillares), que contrasta con el verde más intenso de las formaciones propias de hábitats más méxicos como, por ejemplo, los bosques de galería.

Otras adaptaciones van encaminadas a regular la superficie foliar. Los cambios de forma (por ejemplo el abar-

quillamiento de las hojas del palmito, *Chamaerops humilis*), de inclinación respecto a la radiación, o incluso de color, pueden disminuir significativamente la fracción de radiación total absorbida y, por lo tanto, la temperatura de la hoja. El tamaño de las hojas influye también en su temperatura y, por lo tanto, en su balance de agua. Cuanto más pequeña es una hoja, mayores son proporcionalmente sus pérdidas de calor y vapor de agua. Debido a esto último, resulta llamativo que las hojas pequeñas predominen entre las especies mediterráneas, y particularmente en los hábitats xéricos y áridos. Sin embargo, en las condiciones de alta radiación y de baja disponibilidad de agua que se producen en la época estival, la combinación de una hoja pequeña (para forzar la pérdida de calor por procesos convectivos) y de un férreo cierre estomático (para impedir las pérdidas de agua), aseguran el mantenimiento de la temperatura foliar a valores parecidos a los del aire sin gasto de agua significativo. Se explica así la correspondencia entre el tamaño medio de las hojas y la disponibilidad de agua; con superficies mayores en las vegas, bosques de galería y umbrías; intermedias en los bosques perennifolios y mínimas en los tomillares y otras formaciones fuertemente limitadas.

Lógicamente, la cantidad de agua necesaria para mantener un individuo (el agua que gasta) es proporcional a la cantidad de hojas que posee; por ello, el índice de área foliar (IAF) es proporcional a la cantidad de agua disponible en cada hábitat concreto. En los hábitats muy limitados, el IAF suele ser inferior a $0,5 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^2$ (tomillares), en tanto que en ambientes no tan limitados, como los encinares, el IAF puede estar alrededor de $4 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^2$. Además, muchas especies perennifolias (encinas, jaras, etc.) responden a la disminución estacional de la disponibilidad de agua con una disminución de su superficie evaporante (pérdida parcial de hojas) al comienzo del periodo estival. Un caso extremo lo encontramos en hábitats del Sudeste de la Península, donde la combinación de bajas precipitaciones y lo pro-



La reducción o incluso la desaparición de las hojas, unida a la espinescencia, son adaptaciones a la escasez de agua

longado del periodo de sequía (más de 6 meses) se traduce en fuertes déficits hídricos a medida que avanza la estación seca. En estos hábitats, se localizan formaciones dominadas por especies caducifolias de verano, como son *Anthyllis terniflora* o *Helianthemum almeriense*, que se deshacen de todas sus hojas al principio de la sequía estival.

Otras estrategias van encaminadas a explotar un mayor volumen de suelo. Como en el caso de las hojas, el volumen de raíces está relacionado con la disponibilidad de agua, de forma que la fracción Peso de raíces / Peso del resto de la planta, es alta (superior a 3) en los hábitats más secos, en tanto que en hábitats menos limitados la relación se acerca a 1 (encinares). El mecanismo de aclimatación a los cambios estacionales es también muy fino. En algunas especies como la Coscoja (*Quercus coccifera*), el volumen de raíces finas aumenta estacionalmente con la profundidad y en paralelo con el agotamiento de las reservas de agua en los horizontes superficiales del suelo.

Los nutrientes como factores limitantes

El marco ambiental mediterráneo incluye hábitats con fuertes limitaciones en la disponibilidad de nutrientes minerales. En estos ambientes, las especies carentes de adaptaciones relacionadas con la eficiencia en la captación o en la utilización, tienden a ser excluidas. En general, especies de rápido crecimiento, como las herbáceas, tienen los mayores requerimientos por unidad de peso, por lo que no suelen ser muy abundantes en ambientes de baja disponibilidad. Así, por ejemplo, en los arenales de Doñana, a pesar del amplio espacio despejado

que queda entre los individuos de especies leñosas, la representación de herbáceas es casi imperceptible; pero basta que tenga lugar un fuego, que movilice los nutrientes bloqueados en forma de biomasa de matorral y los haga accesibles, para que se forme un pastizal que persiste hasta que los nutrientes se van agotando y el pastizal es sustituido de nuevo por el matorral. La abundancia de herbáceas aumenta también cuando los sitios son frecuentados por animales, ya que la herbivoría acorta la vida de las plantas y libera en los excrementos los nutrientes que estaban bloqueados en la biomasa vegetal, aumentando así su disponibilidad.

Eficiencia en el uso de los nutrientes

Como se ha señalado anteriormente, las especies leñosas perennifolias esclerófilas son más ventajosas en ambientes limitados por el agua. Pero además este tipo de hojas parece ser también ventajoso en ambientes limitados por los nutrientes; doble ventaja que explicaría el extraordinario éxito de las especies con hojas longevas y esclerófilas en los paisajes mediterráneos. Una vez adquiridos, el uso prolongado de los nutrientes es rentable en términos económicos, ya que se requiere mucha energía para localizar un nutriente en el suelo (hay que construir nuevas raíces), absorberlo, trasladarlo, transformarlo químicamente e incorporarlo en otras moléculas. Por ello, la pérdida frecuente de las hojas supone, además de una pérdida de nutrientes, una pérdida significativa de energía. A la inversa, la mayor duración de las hojas supone una gran ventaja en términos energéticos.

La posibilidad de reabsorber los nutrientes antes de la caída de la hoja para reutilizarlos en la construcción de otras nuevas (recirculación interna), es también una forma de prolongar su uso. Las especies mediterráneas reabsorben los nutrientes en distintos grados, con tendencia a unas tasas de recirculación más altas en las comunidades vegetales propias de hábitats menos fértiles. En los arenales secos de Doñana, la tasa de reabsorción del nitrógeno puede alcanzar el 70% del total, en tanto que en los pinsapares de Ronda (más fértiles que los matorrales de Doñana) es sólo del orden del 30%.

El carácter esclerófilo conlleva también una mejor defensa frente a los consumidores, ya que la mayor dureza, abundancia de moléculas diseñadas para conferir resistencia física (típicamente la lignina), protección contra la desecación (ceras), y su menor concentración de nitrógeno, hacen a las hojas esclerófilas menos apetitosas para los herbívoros. Esto contribuye a su mayor duración (con las ventajas antes señaladas). Indirectamente,



Romero (*Rosmarinus officinalis*)

tamente, la menor cantidad de maquinaria metabólica de la hoja perennifolia (reflejada en su baja concentración de nitrógeno, Figura 3.2) supone también un menor costo de mantenimiento (17 mg de glucosa por g de peso seco y día) en comparación con la caducifolia (28 mg de glucosa por g y día). Esto significa una indudable ventaja para persistir en hábitats en los que, como se ha comentado ya, la energía ingresada en el proceso fotosintético puede llegar a ser muy pequeña durante períodos muy prolongados (invierno y verano, Figura 3.3).

Sean cuales sean los mecanismos implicados, la eficiencia de uso de los nutrientes (g de energía fijada por cada g de nutriente gastado en su fijación) parece ser más elevada en los hábitats menos fértiles, con el resultado de una mayor producción por unidad de nutriente utilizado. En los arenales menos fértiles de Doñana, cada gramo de nitrógeno foliar es capaz de fijar la cantidad de energía necesaria para construir 285 g de hojas, en tanto que en los más fértiles la producción es sólo de 130 g de hojas por g de nitrógeno. En el caso de los pin-sapares (localizados en suelos más ricos que los de Doñana), la eficiencia de uso del nitrógeno en los hábitats menos fértiles es de 250 g de hojas por g de nitrógeno, y tan sólo de unos 50 g g⁻¹ en los más fértiles.

Control del ciclo de nutrientes

El carácter esclerófilo presenta también otras ventajas relacionadas con el ciclo de los nutrientes.

Una fracción de los nutrientes liberados en el proceso de descomposición de los restos vegetales es absorbida de nuevo por las raíces de la planta, pero otra parte es arrastrada por el agua de lluvia, por lo que se pierde irremisiblemente. Cuanto más rápido es el proceso de descomposición, más nutrientes se liberan por unidad de tiempo y más hay disponibles, por tanto, para ser absorbidos de nuevo; pero mayor es también la fracción que acaba perdiéndose.

La tasa de descomposición y, por tanto, la pérdida de nutrientes, depende del tipo de hoja. Las hojas esclerófilas de las especies andaluzas tardan en descomponerse más del doble de tiempo que las hojas mesófilas de las especies caducifolias, ya que las mismas características que las hacen poco palatables para los herbívoros, las hacen también poco atractivas para los descomponedores.

La baja tasa de liberación de nutrientes de las hojas esclerófilas y su relativa regularidad a lo largo del ciclo anual, está en armonía con el crecimiento más lento y más o menos sostenido de las especies perennifolias

esclerófilas; lo que permite un ajuste más fino entre los procesos de liberación de nutrientes y los de absorción (un ciclo de materia más cerrado), con la consiguiente minimización de las pérdidas de nutrientes; lo que puede ser clave para persistir en hábitats de baja fertilidad.

A la minimización de las pérdidas contribuyen los potentes sistemas radicales (ya comentados al hablar del agua), la alta densidad de raíces finas en el horizonte superficial del suelo (en Doñana más de 4 km lineales de raíces finas por m² de suelo) y el bloqueo de nutrientes en los cuerpos de los microorganismos del suelo, que es mayor cuanto menor es la concentración de nitrógeno en la hojarasca.

Producción primaria

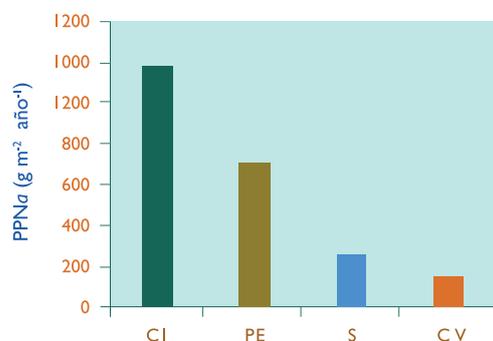
La producción primaria es la cantidad de energía que entra en el ecosistema como resultado de la actividad fotosintética de las plantas. Normalmente, los datos disponibles se refieren a la producción primaria neta aérea (la más fácil de medir), que es la fracción de la producción primaria que queda en forma de partes aéreas de las plantas, una vez descontados los gastos originados por la respiración de éstas. Esta fracción de energía es muy importante, ya que es la que queda disponible para el crecimiento, defensa y reproducción de los vegetales. En los ecosistemas andaluzes (ver punto siguiente) difiere mucho de unas formaciones a otras, con un rango que llega a ser de 10 a 1 en los casos extremos (Figura 3.4).

Exceptuando a los bosques caducifolios, la producción primaria de la vegetación andaluza es baja en comparación con formaciones leñosas de otras áreas climáticas. Las causas de esta baja producción son las restricciones que impone el clima mediterráneo a la fijación de energía y a la disponibilidad de nutrientes, pero también el patrón de distribución de recursos propio de las especies perennifolias, que implica fuertes inversiones por unidad de superficie de hoja, así como en biomasa de raíces.

Un buen ejemplo de esto último lo tenemos en el matorral semicaducifolio de Doñana. Allí, la biomasa subterránea es casi tres veces mayor que la biomasa aérea y la inversión anual para la renovación de raíces representa casi el 90% de la producción primaria neta. Tan alta inversión en raíces se hace a costa de la energía que, de otro modo, podría destinarse a la construcción de hojas.

El patrón anual de reparto entre biomasa aérea y subterránea del matorral de Doñana sirve también para

Figura 3.4. Producción primaria neta aérea (PPNa) en cuatro formaciones andaluzas: CI, bosques caducifolios que pierden sus hojas en invierno; PE, bosques perennifolios esclerófilos; S, matorrales semicaducifolios; CV, matorrales caducifolios que pierden sus hojas en verano.



ilustrar cómo las múltiples limitaciones en los ambientes mediterráneos impiden el uso eficiente del conjunto de los recursos. Como muestra la Figura 3.5, el crecimiento de las raíces se produce a lo largo del periodo otoño-invierno. Sorprendentemente, la biomasa subterránea disminuye en primavera (coincidiendo con el inicio del crecimiento de las partes aéreas); precisamente el periodo en el que la temperatura, radiación y el agua disponible en el suelo son óptimas para el crecimiento. Esto se debe a que la fuerte limitación de nutrientes del suelo arenoso no permite el crecimiento simultáneo de los órganos encargados de fijar la energía (hojas) y de los encargados de absorber los nutrientes minerales (raíces). Esto fuerza a la planta a dar un único destino a los escasos nutrientes disponibles (adjudicación a las raíces en otoño-invierno y a las hojas en primavera). El resultado es que, durante el otoño-invierno se desaprovecha energía (porque las partes aéreas no crecen) en tanto que durante la primavera se desaprovecha agua y, seguramente, nutrientes (porque las partes subterráneas no crecen).

La alta inversión de recursos en la construcción y mantenimiento de los sistemas radicales es una buena solución para aumentar las entradas de agua y nutrientes minerales; pero, al impedir dedicar esos recursos a la construcción de hojas (los únicos órganos que fijan energía), las entradas de energía quedan muy por debajo de las entradas potenciales. Por otra parte, en cada tipo de hábitat, se selecciona el patrón más idóneo de adjudicación de la biomasa, pero, como hemos visto, el síndrome seleccionado no permite maximizar el acceso a todos los recursos disponibles. El resultado de todo ello, es una producción primaria sensiblemente más baja de lo esperado en base exclusivamente al valor de los factores limitantes.

Síndromes, formaciones y paisajes

A grandes rasgos, a los tres tipos de hábitat que se tipificaron en la introducción, corresponden tres conjuntos de adaptaciones —o síndromes de adaptación— que permiten a las especies que los poseen sobrevivir en ellos. Los síndromes más contrastados están representados por las especies perennifolias esclerófilas y por las especies caducifolias; cuyas principales características diferenciales se han discutido en el presente capítulo.

La capacidad para economizar agua y resistir fuertes déficits hídricos (hojas pequeñas e indeformables, bajas conductancias foliar e hidráulica, alta relación Raíces/Tallos, etc) y su eficiencia en el uso de los nutrientes (larga duración de las hojas, recirculación de nutrientes, baja tasa de descomposición, etc), resultan en bajas producciones, pero confieren a las especies perennifolias esclerófilas una excelente adecuación al hábitat que hemos denominado “xérico”. Entre estas especies podemos citar *Quercus ilex*, *Q. suber* u *Olea europaea*.

En el extremo opuesto, se sitúan las especies caducifolias que pierden sus hojas en invierno, las cuales maximizan el uso de los nutrientes en base a altas conductancias foliar e hidráulica, lo que conlleva un gasto de agua elevado y baja capacidad para resistir el estrés hídrico, pero permite unas tasas fotosintéticas altas. Ello hace a las especies caducifolias idóneas en el hábitat que hemos denominado “mésico” (el menos limitado); pero no les permite resistir y/o competir con éxito en los otros hábitats. Entre estas especies podemos citar *Fraxinus angustifolia*, *Quercus pyrenaica* o *Populus alba*.

En los hábitats que hemos denominado “áridos” por lo escaso de la precipitación y lo prolongado del periodo de sequía estival, las fuertes limitaciones de agua sólo permiten bajos índices de área foliar durante la estación de crecimiento y excluyen la posibilidad de mantener hojas durante el verano. Por ello, la dominancia corresponde a las especies caducifolias; pero, en el caso de este hábitat, se trata de matorrales que pierden sus hojas en verano. En estos matorrales, la caída de la hoja es consecuencia de la incapacidad del síndrome caducifolio para resistir fuertes déficits hídricos; a diferencia de las caducifolias que pierden sus hojas en invierno, en las que la pérdida no es una respuesta a las características de su hábitat, sino una reminiscencia relacionada con las bajísimas temperaturas invernales propias del clima euro-siberiano, del que estas especies son originarias. A este grupo pertenecen *Rhamnus lycioides*, *Anthyllis terniflora* o *Withania frutescens*.

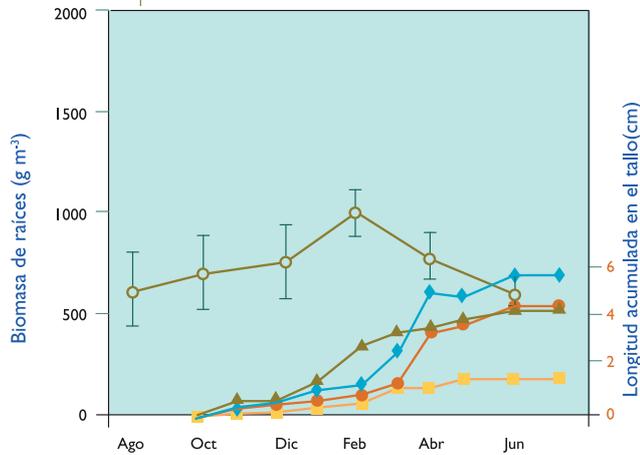


Figura 3.5. Evolución de la biomasa total de raíces finas (símbolos vacíos) y longitud acumulada de los tallos de cuatro especies representativas, en el matorral semicaducifolio de Doñana. La biomasa radical comienza a aumentar en otoño en respuesta a las primeras lluvias, y presenta un máximo hacia el mes de febrero. Las partes aéreas crecen muy poco en el invierno y comienzan su crecimiento en primavera, coincidiendo con la disminución de la biomasa radical, para, finalmente, detenerse en la estación seca (agosto).

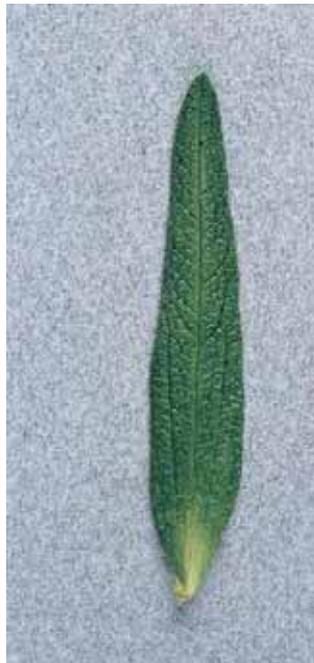
Finalmente, las especies semicaducifolias son matorrales que representan un síndrome intermedio, entre el perennifolio esclerófilo y el caducifolio, que incluye características de ambos; como son, por ejemplo, su carácter perennifolio y la corta vida de sus hojas, o, su altísima resistencia al estrés hídrico y, al mismo tiempo, su comparativamente alta conductancia. Quizás por ello, las especies semicaducifolias tienen un fuerte carácter

generalista, por lo que pueden localizarse en cualquiera de los tres tipos de hábitats considerados; casi siempre como acompañantes de las especies dominantes, o formando parte de las etapas iniciales e intermedias de la sucesión. Entre ellas pueden citarse *Rosmarinus officinalis*, *Cistus monspeliensis* o *Thymus mastichina*.

En principio, el paisaje resultante de la distribución de estos síndromes estaría dominado por el bosque perennifolio (encinares, alcornoques), que, sería sustituido por el bosque caducifolio (fresnedas, choperas, quejigares) en las vegas de los ríos, umbrías y llanuras aluviales, y por matorrales serales en las áreas degradadas. Finalmente, en los hábitats marginales de la franja oriental de Andalucía el paisaje estaría dominado por matorrales caducifolios. Sin embargo, la contemplación de cualquier paisaje de Andalucía muestra un claro predominio del monte abierto dominado por especies de matorral. Las causas de ello tienen mucho que ver con la historia y los usos del territorio en la Cuenca Mediterránea, como se describe en detalle en otros capítulos de este mismo volumen; pero también con la baja producción primaria de estas formaciones, que sólo permiten muy lentas tasas de regeneración y mantienen a los ecosistemas en las etapas iniciales del proceso de sucesión.

Cistus monspeliensis

A la derecha, Oroval Arbustiva
(*Withania frutescens*)



Cuadro 3.1

Fenología: el paso de las estaciones

Juan Arroyo

Incluso para quien no tenga mucho contacto con el mundo natural, resulta familiar que la apariencia de un bosque, de un matorral o de un pastizal es muy cambiante a lo largo del año. Para los que viven de los productos del campo esa familiaridad se torna necesidad: una germinación, floración o fructificación en un momento inadecuado puede suponer pérdidas económicas fuertes. Todo esto es debido a que los sistemas biológicos, tanto los naturales como los fuertemente antropizados, tienen unas características fenológicas propias. Con esta parca información ya podemos inferir el significado del término: la fenología estudia los fenómenos biológicos periódicos. Usualmente los fenómenos más estudiados son los que tienen una periodicidad anual, especialmente en áreas de clima muy estacional, como el mediterráneo. Los organismos responden a las variaciones en temperatura, precipitación y fotoperíodo ajustando el momento en que desarrollan las fases críticas de su ciclo biológico (las llamadas “fenofases”). En el caso de las plantas, éstas son germinación, crecimiento, foliación/defoliación, floración y fructificación.

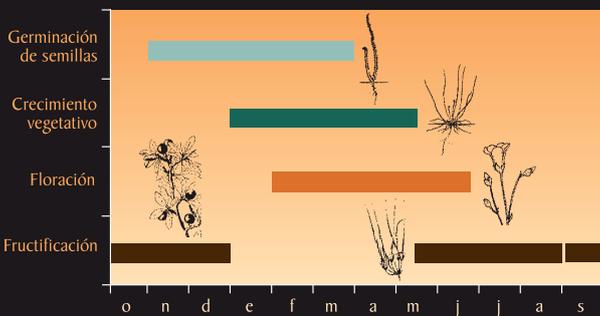


Figura 3.1.1. Distribución esquemática y simplificada de las principales fenofases de las plantas del monte mediterráneo. Los segmentos que se muestran corresponden a los periodos en que suelen ocurrir estas fenofases de la mayoría de las plantas de nuestra flora, aunque se representan dibujos de especies concretas a modo de ejemplos. La germinación, el crecimiento vegetativo y la floración están representadas por la singular *Drosophyllum lusitanicum*, un pequeño arbusto insectívoro que presenta sus mejores y mayores poblaciones en el Parque Natural Los Alcornocales. Esta planta suele vivir en suelos arenosos, muy pobres y ácidos, descubiertos de vegetación y sometidos a un intenso estrés hídrico en verano, por lo que debe terminar estas fenofases antes de su llegada. Para la fructificación se han elegido dos ejemplos representativos de las dos modalidades fenológicas, relacionadas con el tipo de fruto: carnoso y de fructificación otoñal, consumido por aves, como en *Prunus spinosa* (véase Cuadro 9.2), y seco, dehiscente, que libera las semillas en verano por sus propios medios y con frecuencia son transportadas por vertebrados en su superficie, como en *Erodium ciconium*.

Biometeorología: historia, interés y aplicaciones

Las observaciones fenológicas deben ser tan antiguas como la humanidad por razones de supervivencia. De forma más sistematizada, estas observaciones fueron usadas con fines agrícolas en la Roma clásica y en la China imperial. Con el mismo objetivo aplicado, pero ya de una forma cuantitativa que incrementaba mucho su poder predictivo, Reaumur desarrolló en el siglo XVIII una metodología que, con muchas modificaciones, todavía se usa. Consiste en calcular la suma de temperaturas superiores a un umbral y en una base temporal, usualmente diaria. Esta suma adquiere un valor (expresado en días-grado) relativamente constante para cada fenofase y cada especie vegetal. Lógicamente la fecha de cada año en que se alcanza ese valor varía según la meteorología. Ya en esa época se empezaron a establecer estaciones de observación fenológica, organizadas en

redes, que observaban las mismas fenofases en las mismas especies en distintos lugares. En nuestro entorno, las variaciones fenológicas y sus relaciones climáticas ya fueron puestas de manifiesto a mediados del siglo XIX por el prestigioso botánico español Miguel Colmeiro, quien en un estudio pionero sobre patrones fenológicos publicado en 1851, sistematizaba sus observaciones “hechas en Sevilla sobre la florescencia y los estados atmosféricos bajo cuyo influjo se verifica”. Entre sus aplicaciones actuales, la fenología ha adquirido un desarrollo importante en alergología. Los aerobiólogos tratan de modelar la fenología de la concentración de partículas suspendidas en la atmósfera (por ejemplo granos de polen de plantas polinizadas por el viento, que los producen de forma explosiva en grandes cantidades) para poder predecir su ocurrencia en función de ciertas variables climáticas. Otra aplicación de la biometeorología que está

recibiendo una atención creciente está relacionada con el hecho de que el clima no es estable, sino que tiene una naturaleza dinámica que influye directamente en la fenología de los organismos. Estas variaciones interanuales afectan tanto a los valores medios anuales como a los cambios estacionales de las variables climáticas y pueden ser de origen natural y antrópico. Es un hecho probado que durante el último siglo la temperatura media de la Tierra ha subido aproximadamente 1°C. Son muchas las consecuencias ecológicas de este hecho, entre ellas los cada vez más numerosos casos de adelanto fenológico de las plantas (hasta de 10 días en algunas especies arbóreas centroeuropeas). Gracias a las redes fenológicas antes mencionadas existen series de datos suficientemente largas para poder hacer análisis robustos, aunque esto está todavía pendiente para las plantas andaluzas. El cambio climático

debido al calentamiento de la atmósfera parece afectar más a las zonas más frías, por lo que no es descartable que las especies propias de las montañas andaluzas sean las más susceptibles o las primeras en acusar tales cambios.

El ciclo anual en el Monte Mediterráneo andaluz

La fenología de las plantas es una parte integrante de su historia natural, como ya fue indicado por Linneo en su *Philosophia Botanica* (1751). No obstante, sólo después de mediados del siglo XX se ha intentado explicar las implicaciones ecológicas y evolutivas de los patrones fenológicos mostrados por las distintas especies y comunidades vegetales. El monte mediterráneo andaluz muestra unos cambios fenológicos muy acentuados que determinan muchos rasgos de su historia natural. Esto es consecuencia de que en Andalucía los tres factores climáticos más influyentes

sobre la fenología (temperatura, precipitación y fotoperíodo) varían estacionalmente de una forma bastante acusada. Una distribución esquemática y simplificada de la distribución estacional de las principales fenofases se muestra en la Figura 3.1.1.

Germinación. En la vida de una planta la germinación y establecimiento de las plántulas constituye la fase más crítica de su ciclo. Los factores ambientales modeladores del momento de germinación pueden ser tanto abióticos (disponibilidad de agua, recursos disponibles para el crecimiento) como bióticos (competencia, predación, patógenos). Las especies de plantas leñosas del monte mediterráneo germinan en su mayoría en otoño-invierno, época en que la disponibilidad de agua en el suelo es mayor como consecuencia de la concentración de las lluvias en ese período. En las montañas, la germinación de muchas

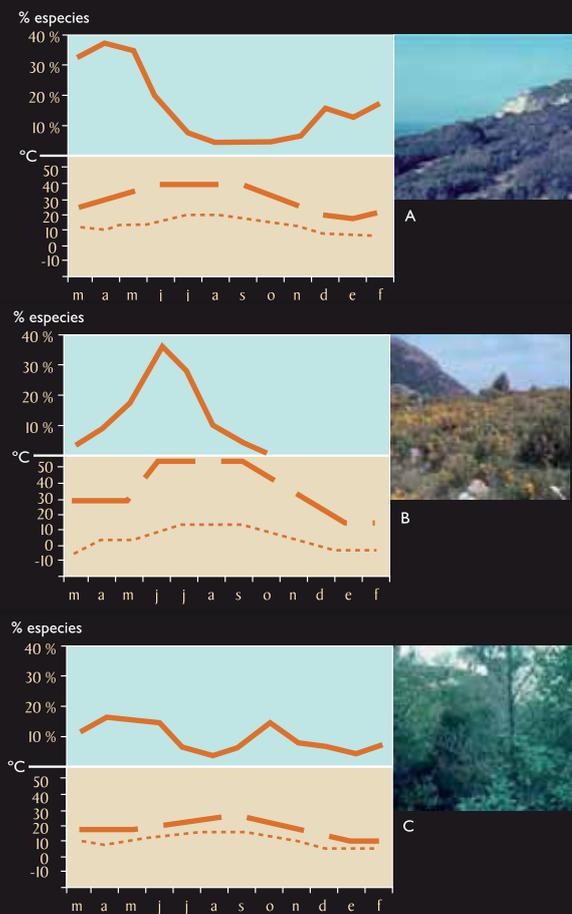


Figura 3.1.2. Variación mensual del porcentaje de especies en su máximo de floración (línea continua) en tres bosques-matorrales de la provincia de Cádiz (sólo se incluyen las especies leñosas). A, costa de Barbate (49 especies); B, zona alta (1200 m) de la Sierra de Grazalema (25 especies); C, bosque en galería de las Sierras de Algeciras (31 especies). Las líneas discontinuas representan la variación estacional de las temperaturas máximas y mínimas del suelo como indicador de las condiciones microclimáticas. Puede comprobarse cómo en los sitios más estacionales, tanto a altitud baja (A) como elevada (B), hay una fuerte concentración fenológica (porcentaje de floración que llega hasta el 40% de las especies), aunque con una separación temporal de este pico de más de dos meses. En los sitios de microclima húmedo y templado (C) la floración está más repartida por todo el año, no superando en ningún momento el 20%.

foliación masiva, mecanismos de tolerancia) como de su evitación (asincronía con los herbívoros, un mecanismo de

adaptación al estrés hídrico que produce la sequía estival característica del clima mediterráneo.

los árboles y arbustos anemófilos tienden a florecer antes de su foliación; 2) las herbáceas de bosques dominados por especies caducifolias florecen temprano, antes de la foliación del dosel; 3) las especies de comunidades de montaña tienen una floración masiva y relativamente extendida en relación con el corto periodo de crecimiento; 4) parece que hay una cierta tendencia a que ciertos síndromes florales (tamaños, colores) florezcan separadamente. Para todos estos patrones se han propuesto explicaciones adaptativas, como por ejemplo que los periodos de floración reflejan la adaptación de las distintas especies para eludir los momentos de máxima competición por el servicio de los polinizadores, e incluso para evitar la predación de las flores por ciertos invertebrados. También se ha propuesto un papel determinante de la fenología de fructificación sobre la de floración, al existir una correlación entre fenología de la floración y características del fruto (tamaño, tipo) relacionadas con su tiempo de maduración.

resistencia). En general, las plantas del monte mediterráneo, tanto anuales como perennes, concentran su periodo de crecimiento en la primavera, época en la que se produce una combinación óptima de disponibilidad hídrica y temperaturas moderadas.

En cuanto a la pérdida de las hojas, en el monte mediterráneo predominan las especies perennifolias (esclerófilas, malacófilas, micrófilas, espinosas) en las que la estacionalidad es menos perceptible. Sólo ocasionalmente aparecen especies caducifolias de invierno (bosques riparios, relictos de montaña) o de verano (la caducidad es más sutil y variable, como en distintas especies de genisteas). Existen también plantas con dimorfismo foliar estacional (*Cistus*, *Thymus*, *Phlomis*, entre otras), que presentan hojas estivales de morfología y anatomía más xerofítica, como una

Floración. Por muchas razones (científicas, prácticas e incluso estéticas), es la fenofase más observada. Dada su implicación directa en la reproducción, su potencial evolutivo es alto; no en vano se ha propuesto que el aislamiento reproductor, uno de los principales mecanismos de especiación, ocurre frecuentemente a través de diferencias en la fenología de la floración. Los patrones de fenología de floración están estrechamente asociados a variaciones estacionales de temperatura, precipitación y especialmente fotoperiodo. En Andalucía se encuentran, en un área relativamente pequeña, comunidades en las que hay una estacionalidad muy marcada de floración y otras en las que la floración tiene un curso menos estacional, estando estas diferencias claramente asociadas a microclimas muy diferenciados (Fig. 3.1.2). A una escala más amplia, en el monte mediterráneo podemos encontrar, por ejemplo, que: 1)

especies se ve desplazada hacia la primavera, ya que las bajas temperaturas limitan la germinación invernal.

Crecimiento vegetativo, foliación y defoliación. Estas fenofases tienen también una dependencia climática, particularmente de la precipitación. La disponibilidad

de otros recursos también influye: en suelos ricos las plantas suelen tener un crecimiento más estacional que en suelos pobres, donde crecen menos pero más continuamente. Ciertos patrones muy estacionales de crecimiento y producción de hojas se relacionan también con la herbivoría, tanto a través de la saciedad de los herbívoros (crecimiento y

Formaciones caracterizadas por la presencia del algarrobo (*Ceratonia siliqua*), especie cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región mediterránea es discutible. Las mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son formaciones donde el algarrobo es dominante y aparece acompañado por

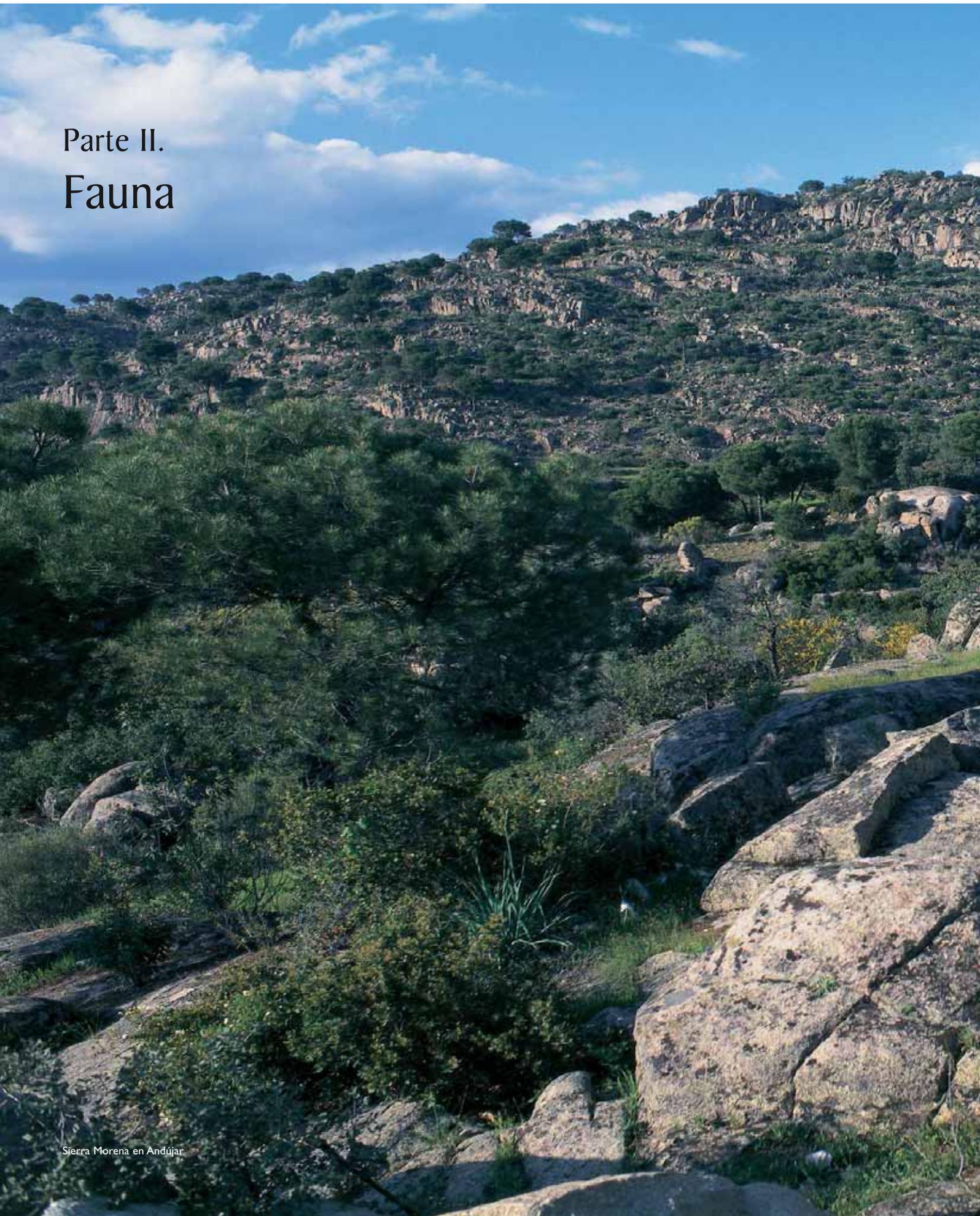
Quercus rotundifolia, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticans* (jazmín), *Smilax mauritanica*, *Lonicera implexa* (madreselva), *Clematis flammula* (jazmín de monte), *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis* y *Phillyrea latifolia* (labiérnago, agracejo). Las especies que constituyen el matorral son cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región mediterránea es discutible. Las

mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son formaciones donde el algarrobo es dominante y aparece acompañado por *Quercus rotundifolia*, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticans* (jazmín), *Smilax mauritanica*, *Lonicera implexa* (madreselva), *Clematis*

flammula (jazmín de monte), *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis* y *Phillyrea latifolia* (labiérnago, agracejo). Las especies que cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región mediterránea es discutible. Las mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son formaciones donde el

algarrobo es dominante y aparece acompañado por *Quercus rotundifolia*, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticans* (jazmín), *Smilax mauritanica*, *Lonicera implexa* (madreselva), *Clematis flammula* (jazmín de monte), *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis* y *Phillyrea latifolia* (labiérnago, agracejo). Las especies que cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región

Parte II. Fauna







4. Las mariposas

JUAN FERNÁNDEZ HAEGER Y DIEGO JORDANO BARBUDO



Arlequin (*Zerinthia rumina*)

En la página anterior, Mariposa del madroño (*Charaxes jasius*)

El orden Lepidoptera (del griego, lepis = escama, pteron = ala) incluye a las mariposas nocturnas o polillas (Heterocera) y a las mariposas diurnas (Rhopalocera). Éste último es, sin duda, el grupo más popular de insectos gracias a la variedad de colorido y belleza de diseños de sus alas. El gran interés que han suscitado desde finales del siglo XVI entre científicos y coleccionistas ha permitido que el conocimiento de la taxonomía y distribución espacial de las mariposas sea muy superior al de otros grupos de insectos.

En comparación, las mariposas diurnas son más fáciles de identificar, observar y censar. También son fáciles de criar y son ideales para realizar experimentos de laboratorio y de campo. Todas estas ventajas las han convertido en organismos modelo, y desde los años 70 se han multiplicado las investigaciones sobre su biología, fisiología, ecología y genética. Además, son frecuentemente usadas como bioindicadores por su alta especificidad y sensibilidad a cambios ambientales.

Riqueza de especies

Los lepidópteros son, tras los coleópteros, el segundo orden de insectos más importante en cuanto a número de especies. En todo el mundo existen unas 150.000 especies, de las cuales aproximadamente 28.000 son mariposas diurnas y el resto polillas. La riqueza de especies es mayor en las zonas tropicales (80% del total), y en general disminuye progresivamente al aumentar la latitud. Por ejemplo, en un área de selva tropical de solo 55 Km² en la cuenca del Río Madre de Dios (Perú) se han identificado 1.209 especies; en todo Méjico viven unas 2.000 especies; en Norteamérica (Estados Unidos y Canadá) hay sólo unas 725 especies. En Europa se han contabilizado unas 450 especies de mariposas diurnas. Los países que albergan un mayor número son los mediterráneos (Italia 270 spp., Francia

259 spp., España 239 spp. y Grecia 234 spp.), y los alpinos (Austria 207 spp., Suiza 199 spp.). Al ya mencionado gradiente latitudinal de riqueza de especies se yuxtapone el efecto de heterogeneidad topográfica, existente en países más montañosos. Estos tienen mayor variedad ambiental y de hábitats, y mejor estado de conservación que países relativamente llanos, que han sufrido importantes transformaciones agrícolas.

En la Península Ibérica la riqueza de especies decrece desde los Pirineos hacia el suroeste. Hay varios determinantes de este patrón y, entre ellos, que la mayoría de especies son paleárticas, de distribución centroeuropea. Por otro lado, se cumple que las áreas más ricas coinciden con regiones montañosas. Además, la fauna peninsular de mariposas destaca por su riqueza en endemismos. Hay 16 especies endémicas, de las que 14 son además especies raras de distribución muy restringida. Estas cifras no incluyen otros 5 endemismos canarios.

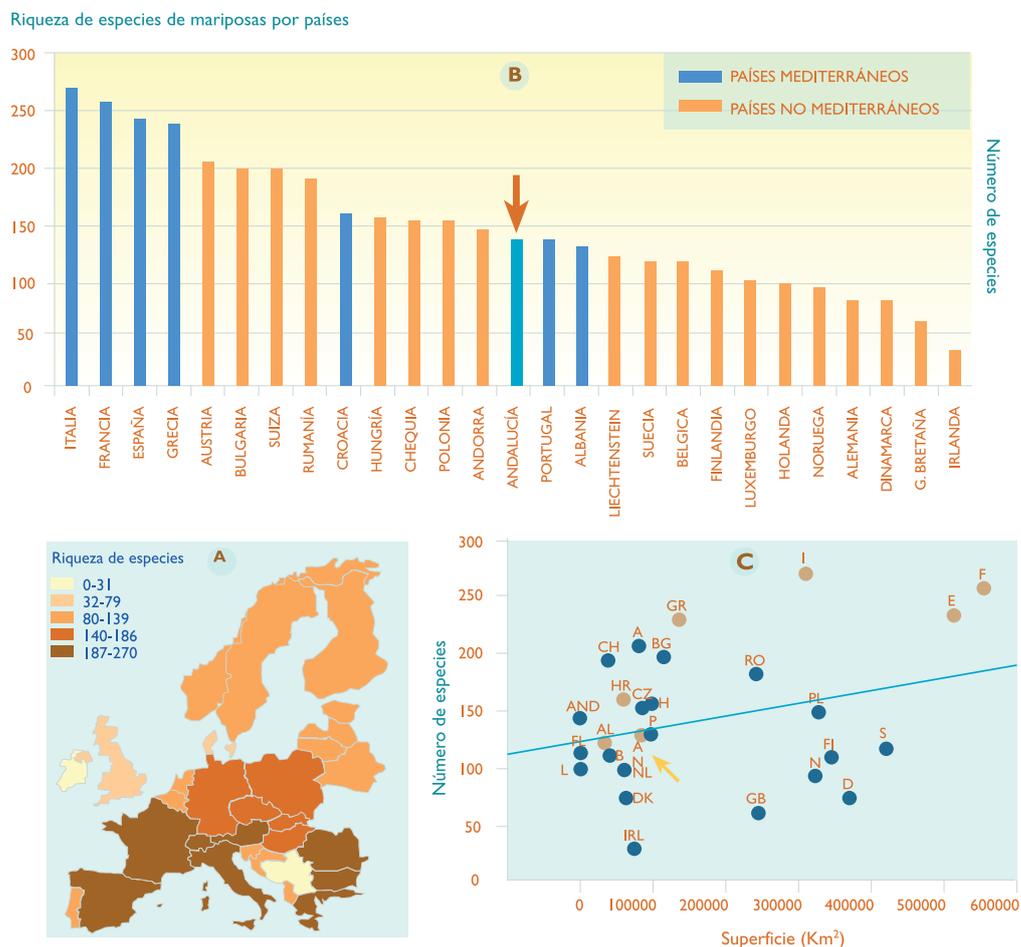
En Andalucía se hallan presentes unas 140 especies de mariposas, que suponen el 58% del total de especies de España. La región andaluza tiene más especies de mariposas que algunos países europeos, como Portugal, Suecia, Finlandia, Holanda, Noruega o Reino Unido. Dentro de la región la riqueza de especies es mayor en áreas montañosas y menor en comarcas situadas a baja altitud (más llanas y explotadas agrícolaemente). Sierra Nevada reúne el mayor número de especies y destaca a nivel europeo por el elevado número de endemismos de distribución sumamente restringida que encierra.

Biogeografía

En la fauna de mariposas de la Península Ibérica predominan las especies de origen biogeográfico paleártico, centroeuropeo, que usan plantas nutricias herbáceas propias de hábitats relativamente abiertos y alterados. Por ejemplo, hay especies de satíridos y de ninfálidos

Figura 4.1.

A) Variación geográfica de la riqueza de especies de mariposas diurnas en Europa. B) Riqueza de especies por países. Se aprecia cómo en general los países mediterráneos (en verde) destacan sobre los restantes. Andalucía (en rojo) ocupa una posición media, por encima de países con mayor superficie. C) Relación entre riqueza de especies y superficie. La mayor riqueza de los países mediterráneos no puede atribuirse exclusivamente a que tengan mayor extensión.



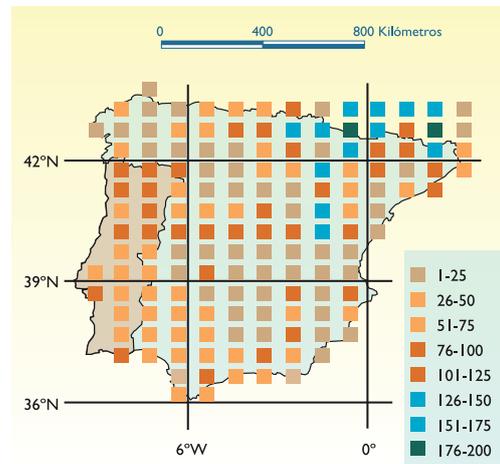
que ocupan pastizales de dehesas, matorrales con claros, laderas pedregosas, o incluso pequeñas áreas perturbadas en bosques mediterráneos (cortafuegos, bordes de caminos, etc.). A estas mariposas se las puede encontrar en sitios equivalentes de centroeuropa.

A estas especies de distribución europea más o menos amplia se añaden un grupo de especies que presentan una distribución propiamente mediterránea. En primer lugar, especies cuya distribución está restringida principalmente a regiones próximas a las costas en España, Este de Francia, Italia y Grecia (p. ej. *Charaxes jasius*, *Hipparchia fidia*, *Pyronia bathseba*). En segundo lugar, especies fundamentalmente restringidas a la mitad sur peninsular; aunque presentes en otros contados países (p. ej. *Callophris avis*, *Coenonympha dorus*, *Euchloe belemia*, *Euphydryas desfontainii*, *Melanargia ines*, *Melitea aetherie*, *Zegris eupheme*), o bien extendiéndose también por Levante y Sureste de Francia (p. ej. *Tomares ballus*, *Zerynthia rumina*). Por último, unas pocas especies son endémicas de distribución restringida (*Aricia morronen-*

sis, *Borbo borbonica*, *Cupido lorquini*, *Euchloe charlonia*, *Polyommatus albicans*, *P. gologus*, *Pseudochazara hippolyte*). Muchas de estas especies dependen además de plantas nutricias leñosas (*Callophris avis*, *Charaxes jasius*, *Euchloe tagis*, *Gonepteryx cleopatra*), o de herbáceas perennes (*Tomares ballus*), propias de hábitats mediterráneos del sur de la Península Ibérica.

Por otro lado, en las últimas décadas varias especies migradoras han establecido poblaciones locales relativamente estables en zonas costeras en la Península Ibérica: *Colotis evagore* y *Danaus chrysippus*, de origen etiópico, y *D. plexippus* procedente de América. Finalmente, *Cacyreus marshalli* es una especie invasora procedente de Sudáfrica que fue introducida accidentalmente en Baleares. Se ha extendido rápidamente por toda la Península, causando estragos en geranios y en gitanillas. Los efectivos de algunas especies (p. ej., *Colotis evagore*, *Danaus chrysippus*, *Vanessa cardui*, *Leptotes pirithous*) se ven reforzados ocasionalmente por la llegada de individuos migradores procedentes del norte de África.

Figura 4.2. Variación geográfica de la riqueza de especies de mariposas en la Península Ibérica. Los cuadrados de colores ilustran intervalos de número de especies en cuadrículas de aproximadamente unos 55 x 85 km.



Voltinismo, diapausa y fenología

Las fases del ciclo biológico de las mariposas son comunes a todas las especies: huevo, larva, crisálida e imago o adulto. No obstante, existen importantes diferencias en las estrategias vitales entre especies. Varía el voltinismo o número de generaciones de adultos que se producen cada año (las especies pueden ser uni-, bi- y multivoltinas), la fenología o momento y duración de sus periodos de vuelo (invernal, primaveral, estival, primaveral-otoñal), la ocurrencia de la diapausa (periodo de inactividad, generalmente de estivación o hibernación) y la fase del ciclo en que se produce (huevo, larva, crisálida, o imago, según la especie).

Las peculiares características del clima mediterráneo de Andalucía determinan importantes diferencias en el voltinismo y la fenología de las especies respecto a otros países europeos. Mientras que en éstos el periodo de vuelo de las mariposas se concentra en los meses estivales, en nuestra región podemos encontrar mariposas volando todo el año, incluso en pleno invierno. Y eso a pesar de que la vida media de los adultos en la mayoría de las especies no supera una o dos semanas de duración.

Muchas especies de mariposas andaluzas son multivoltinas, es decir, completan su ciclo biológico varias veces al año, lo que les permite ser casi omnipresentes a lo largo de las cuatro estaciones (p. ej. *Pieris rapae*, *Vanessa cardui*, *Leptotes pirithous*). Esto es llamativo, ya que algunas de ellas tienen una sola generación en las regiones del centro y norte de Europa. Las diferentes generaciones de una especie multivoltina se enfrentan a condiciones meteorológicas y ambientales muy distintas y, por lo general, encuentran diferentes especies de plantas nutricias disponibles en los distintos momentos del año. Por eso resulta lógico que presenten una mayor

plasticidad, tanto fenotípica (p. ej., *Pieris spp.*, *Euchloe spp.*) como en el uso de plantas nutricias de distintas especies, en función de su disponibilidad. Algunas multivoltinas como *Leptotes pirithous*, *Colotis evagore* y *Danaus plexippus* no presentan diapausa, y en pleno invierno se pueden ver adultos volando, huevos y larvas. Algunas especies andaluzas son bivoltinas, aunque a menudo tienen una diapausa facultativa, de modo que una proporción baja de crisálidas tiene desarrollo directo y dan lugar a una tercera generación de adultos (p. ej. *Euchloe belemia*). Por último, un tercer grupo de especies son univoltinas con diapausa obligada (p. ej. *Euchloe tagis*, *Tomares ballus*, *Plebejus argus*).

Las especies especialistas en plantas leñosas o perennes son, en general, univoltinas y el pico del periodo de puesta suele estar ajustado al de aparición de nuevos brotes de sus plantas nutricias. Este ajuste es crucial, ya que las hojas maduras son demasiado duras para las orugas recién nacidas y menos apetecibles y nutritivas que las tiernas hojas jóvenes.

Estos patrones fenológicos que acabamos de describir determinan que, para un mismo enclave, la máxima abundancia de especies se produzca en Abril e inicios de Mayo. A menudo presentan un segundo máximo en otoño, tras las primeras lluvias y mientras que la temperatura ambiente es aún suave. Este patrón bimodal tiende a desaparecer en localidades situadas a mayor altitud, de forma que a partir de aproximadamente 800 m. sobre el nivel del mar predomina un patrón unimodal con un máximo de abundancia algo más retrasado hacia Mayo-Junio. Además de este cambio fenológico, la proporción de especies univoltinas en la fauna local de mariposas aumenta con la altitud.

La diapausa suele coincidir con la fase de crisálida, aunque algunas especies lo hacen en la de huevo (p. ej., *Plebejus argus* en Doñana, desde finales de Junio hasta la primavera siguiente). Unas pocas lo hacen como adultos (*Nymphalis polychloros*, *Gonepteryx cleopatra*, *G. rhamni*, *Libythea celtis*), que permanecen inactivos escondidos en oquedades.

Un clima fluctuante y marcadamente estacional como el mediterráneo puede imponer severas presiones selectivas, tanto directas como indirectas, sobre las estrategias vitales de organismos poiquiloterms, incapaces de regular fisiológicamente su temperatura corporal. Sin embargo, es interesante e incluso sorprendente encontrar tanta variación en cuanto a diapausa, voltinismo y fenología en las mariposas de la región andaluza. Estrategias bien diferentes, observables en especies a veces estrechamente emparentadas, parecen resultar válidas.

**Figura 4.3**

1) *Melitaea aetherie*. 2) *Tomares ballus*.
 3) Hormiga (*Formica fusca*) matando una larva pequeña de *Charaxes jasius*.
 4) *Charaxes jasius*, la mariposa del madroño. 5) *Danaus chryssippus*.
 6) *Plebejus argus*. 7) oruga de *P. argus* atendida por hormigas (*Lasius niger*).
 8) *Euchloe belemia*. Las mariposas ilustradas en 1, 2, 4 y 8 son especies mediterráneas.



Termorregulación de los imagos

Las mariposas diurnas no son capaces de mantener constante su temperatura corporal mediante procesos fisiológicos. Cuando ésta cae por debajo de un umbral crítico propio de cada especie, entran en un estado de torpeza y aletargamiento crecientes. Una excesiva elevación de la temperatura corporal también es perjudicial. En principio, la actividad de las mariposas estaría limitada a periodos en los que la temperatura ambiente se encontrase dentro de un intervalo que incluyese al óptimo de temperatura corporal. Sin embargo, a través de mecanismos de comportamiento las mariposas consiguen aumentar sensiblemente su temperatura por encima de la del ambiente en días frescos y soleados, y reducirla cuando resulta excesiva.

Esta limitada capacidad de termorregulación de las mariposas se basa en dos mecanismos de comportamiento. El primero implica escoger enclaves soleados y adoptar posiciones corporales y de las alas que eleven

al máximo la absorción de radiación solar. El calor absorbido por las alas no se transmite eficazmente al cuerpo, salvo desde las regiones inmediatamente adyacentes a las mismas, que suelen ser de color más oscuro. En especies con alas de colores claros, las regiones medias y distales de las alas sirven para reflejar calor sobre el cuerpo (que es oscuro) cuando las alas se mantienen entreabiertas con un ángulo preciso. Recientes experimentos han puesto de manifiesto que en especies con una amplia distribución geográfica en Europa (*Melitea cinxia*), el umbral crítico de temperatura corporal para iniciar el vuelo es igual en ejemplares procedentes de orugas recolectadas en localidades tan distintas y distantes como Sierra de Cazorla y Finlandia. Lo que varía es la velocidad con la que se consigue alcanzar dicha temperatura (p. ej. al amanecer o tras un

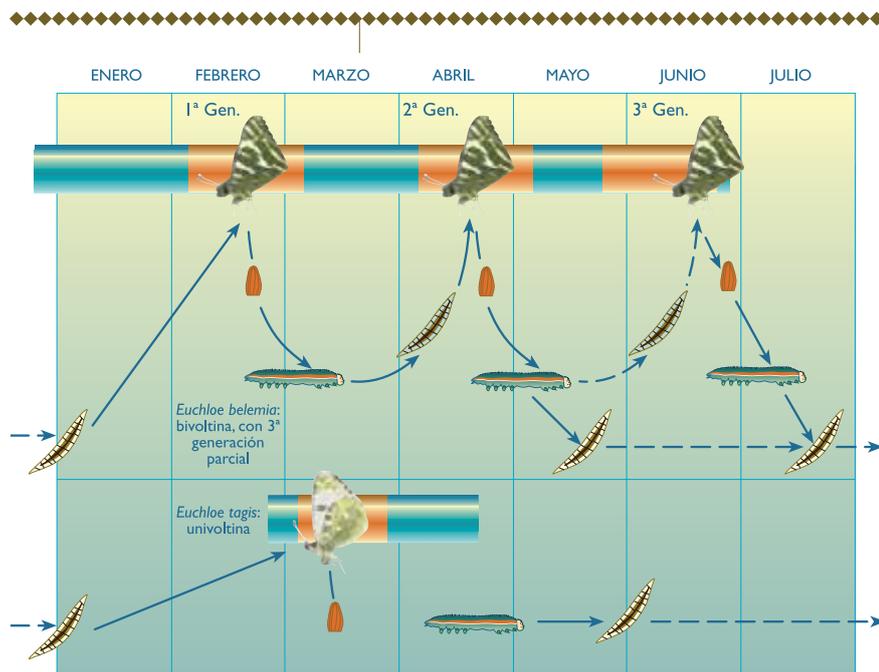


Figura 4.4

Ejemplos de fenología y voltinismo contrastados en dos especies del género *Euchloe* (Fam. Pieridae). *Euchloe belemia* es bivoltina y generalmente parte de las crisálidas descendientes de la segunda generación sufren desarrollo directo, produciendo una tercera generación parcial. *Euchloe tagis* presenta una sola generación de imagos, y por tanto es univoltina. En ambas especies la diapausa se prolonga desde finales de primavera hasta finales de invierno, y tiene lugar durante la fase de crisálida.

periodo de tiempo nublado), que es mayor en los ejemplares finlandeses, de colorido más oscuro.

El segundo mecanismo está destinado a refrigerar el cuerpo eliminando exceso de calor que se produce, por ejemplo, tras volar un rato a pleno sol al mediodía de una jornada calurosa de primavera o verano. Consiste simplemente en refugiarse temporalmente en sitios a la sombra y con microclimas favorables, hasta que desciende la temperatura corporal acercándose a la óptima.

Alimentación de los imagos

Las mariposas adultas necesitan alimentarse para obtener la energía necesaria para el vuelo y para compensar las pérdidas de agua. Para ello realizan frecuentes visitas a flores de diversas especies, de las que liban néctar rico en azúcares y con pequeñas concentraciones de aminoácidos. Generalmente no son muy selectivas en sus visitas florales y su papel como polinizadores es poco relevante, salvo en el caso de algunas especies de ninfálidos de mayor tamaño. En el matorral mediterráneo adquieren un especial protagonismo ciertas especies de plantas que son abundantes y producen bastante néctar (p. ej. *Lavandula stoechas*) y sobre todo las que florecen más tardíamente, cuando las temperaturas son más altas y la vegetación herbácea empieza a agostarse. Entonces las flores de zarzas (*Rubus ulmifolius*), rudas (*Ruta montana* y *R. graveolens*), tomillos (*Thymus spp.*), senecio (*Senecio jacobea*), y ciertas especies de cardos (*Cirsium*, *Carduus*), etc. atraen a muchas

mariposas de distintas especies. A finales de verano las flores del torvisco (*Daphne gnidium*) tienen una enorme importancia para la alimentación de muchas especies durante el máximo de abundancia otoñal.

Algunas especies (principalmente licénidos, piéridos y papilionidos) liban además con frecuencia en el barro húmedo del borde de fuentes o arroyos, del que extraen humedad y sales minerales. Otras lo hacen en frutos en descomposición (ninfálidos), exudados de heridas de árboles (ninfálidos), o en excrementos (ninfálidos y satíridos), e incluso existen evidencias recientes de que algunas, como *Charaxes jasius*, son atraídas a las heridas de mamíferos.

Estrategias reproductivas

Implican esencialmente las estrategias de búsqueda de pareja, la existencia o no de poliandria (copular con más de un macho) y, en su caso, de mecanismos tendientes a evitarla, el compromiso entre fecundidad y tamaño de los huevos y el modo de distribución de los mismos.

Los machos de mariposas adoptan varios comportamientos diferentes para localizar pareja. El comportamiento territorial implica la vigilancia de un territorio desde varios oteaderos o posaderos estratégicos, a la espera de que alguna hembra receptiva lo atraviese. El territorio es defendido activamente frente a cualquier otro macho que irrumpa en él (p. ej. *Pararge aegeria*).

Otro comportamiento consiste en patrullar a la búsqueda de hembras vírgenes, generalmente recién emergidas de la crisálida, a base de recorrer sistemáticamente un área apropiada. En la modalidad denominada en inglés "hilltopping", los machos se desplazan hasta la cima de una colina o monte destacado del territorio circundante para patrullar y esperar allí a que lleguen hembras receptoras ascendiendo por las laderas. Este comportamiento es sumamente interesante, ya que congrega a machos de bastantes especies en enclaves reducidos, y a menudo se producen encuentros violentos entre ellos, incluso de especies diferentes. Cuando los litigantes son de tamaño grande (p. ej. *Charaxes jasius*, *Papilio machaon*, *Iphiclides podalirius*) el fragor de los repetidos choques de sus alas es perfectamente audible y es frecuente observar machos que sufren un considerable deterioro alar. Los machos de *C. jasius* que están posados salen con frecuencia a perseguir impulsivamente incluso a aves que pasan cerca de ellos en vuelo rasante, como hemos observado a veces con Aviones Roqueros (*Ptyonoprogne rupestris*). Cuando llega una hembra y se inicia el cortejo, la pareja, favorecida frecuentemente por las corrientes



Medioluto Norteña (*Melanargia lachesis*)

tes térmicas que se forman en las laderas, asciende hasta alturas considerables, a la vez que van derivando impulsadas por el viento.

Las hembras de algunas especies se emparejan una sola vez en su vida. Suele entonces observarse el fenómeno de protandria, esto es, los machos emergen de la crisálida con anterioridad a las hembras. Diversos modelos y estudios experimentales han demostrado el valor adaptativo de la protandria, al incrementar la capacidad reproductora de los machos que la manifiestan respecto a machos que emergen tardíamente. En otras especies las hembras pueden emparejarse con varios machos a lo largo de su vida (poliandria). Existe entonces una auténtica competencia por la fertilización de los óvulos y se observan distintas adaptaciones de los machos para obtener ventaja o precedencia en la fertilización.

Una vez que la hembra ha sido fecundada, la puesta de los huevos puede iniciarse rápidamente o bien demorarse, dependiendo de si hay huevos ya maduros en los ovarios de las hembras o no. La fecundidad media varía considerablemente entre especies, y va desde cerca de 100 a más de 400 huevos depositados por hembra. La morfología de los huevos, examinada con la ayuda del microscopio electrónico, es característica de cada especie. El tamaño de los huevos también varía entre especies y dentro de especies a mayor tamaño de puesta, menor tamaño medio de los huevos. Pueden distinguirse dos grupos de especies en función de la estrategia de puesta: las que realizan puestas de huevos aislados y las que ponen huevos en grupos numerosos, como en el caso de algunos píeridos (*Aporia crataegi*,

Pieris brassicae) y ninfálidos (*Nymphalis polychloros*, *Melitea* spp.). En este último caso, las orugas son gregarias, al menos durante las primeras fases larvianas, y tejen nidos de seda y/o están defendidas de posibles predadores mediante densas y fuertes espinas.

Selección de planta nutricia para las larvas

La principal función de la fase larvaria es obtener y acumular energía y materiales de reserva, que son posteriormente usados durante la fase de imago para la reproducción. La elección que realiza la hembra al depositar un huevo o un grupo de huevos no es al azar: de ella dependen la probabilidad de supervivencia y la tasa de crecimiento de su prole.

La mayoría de las especies de mariposas presentan un elevado nivel de especialización en el uso de plantas nutricias, ya que a nivel local y regional usan sólo una o unas pocas especies de plantas nutricias emparentadas taxonómica y/o químicamente. Estas estrategias "monófaga" y "oligófaga", respectivamente, se observan más frecuentemente en especies univoltinas y bivoltinas. Otras especies son más generalistas y, al menos a nivel de su rango geográfico, presentan una estrategia "polífaga", ya que consumen muchas especies de diversas familias.

La especialización suele estar asociada al uso de plantas que son tóxicas o bien no aceptables para herbívoros e invertebrados fitófagos generalistas. Por ejemplo, distintas especies de píeridos usan crucíferas y/o caparidáceas ricas en glucosinatos; las orugas de *P. machaon* se alimentan de umbelíferas que contienen furanocumarinas; *Zerynthia rumina* usa *Aristolochia baetica* y *A. longa*, ricas en ácido aristoloiico; algunas especies de ninfálidos usan plantas con glicósidos iridoides, y las dos especies de *Danaus* presentes en Andalucía usan asclepiadáceas naturalizadas (*Asclepias curassavica*, *Gomphocarpus fruticosus*) ricas en glicósidos cardíacos. Las larvas de estas mariposas especializadas no sólo son capaces de detoxificar los productos defensivos que encuentran en su alimento, sino que las hembras adultas los detectan con sus quimiorreceptores y los emplean para identificar correctamente a la planta nutricia antes de realizar la puesta. Más aún, se ha demostrado que en muchas especies estimulan la puesta de huevos y posteriormente la alimentación de las larvas. La adaptación al uso de especies tóxicas tiene implicaciones muy notables e interesantes: permite el acceso a un recurso libre de competencia con otros fitófagos y también en ciertas mariposas la acumulación de las sustancias tóxicas en su propio beneficio, adquiriendo una defensa química frente a depredadores.

Sincronización con las plantas nutricias

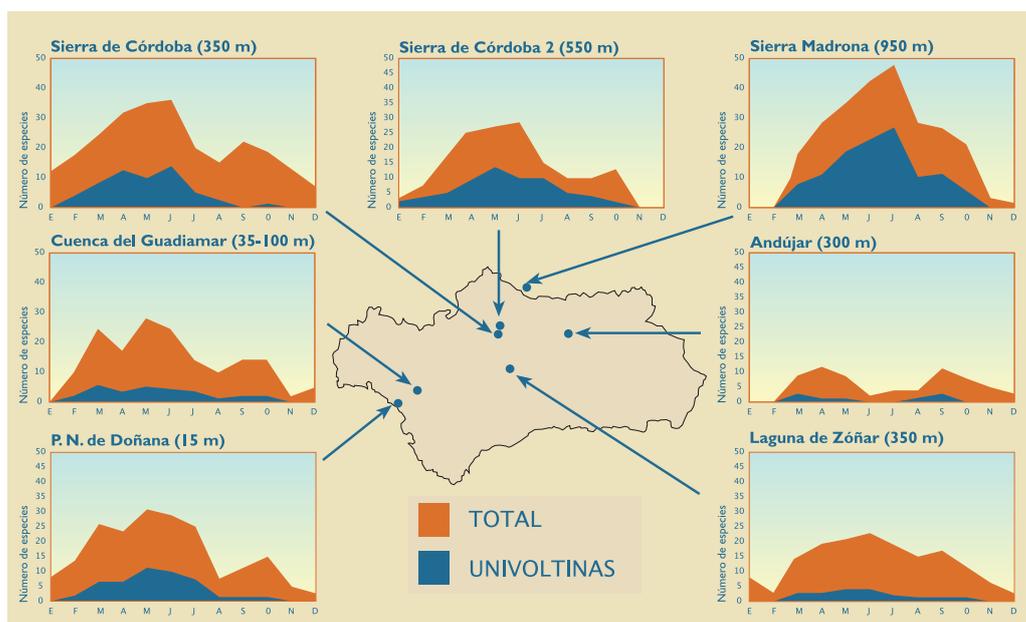
La mayoría de las especies de mariposas presentes en Andalucía tienen larvas que comen plantas herbáceas y sólo una proporción reducida consumen leñosas. Respecto a las partes de plantas de las que se alimentan, la mayoría de las especies consumen hojas, aunque algunas especies se han especializado en el consumo de flores y frutos, de mayor calidad nutritiva (p. ej. *Euchloe belemia*, *Lampides boeticus*, *Leptotes pirithous*, *Iolana iolas*, *Tomares ballus*). Esto exige una sincronización del periodo de puesta con el periodo reproductivo de las plantas nutricias, ya que si esto no ocurre, las orugas pueden morir de inanición. En el matorral de Doñana, los rodales de *Armeria velutina* situados en lugares altos y secos tienen una floración significativamente más corta y precoz que los de zonas más bajas, próximos al borde de las marismas y al nivel freático. Los primeros funcionan como "hábitats sumidero" para el licénido *Cyaniris semiargus*, ya que cuando eclosionan los huevos apenas quedan ya flores disponibles para las orugas, que mueren masivamente de inanición. En Sierra Morena se observa un efecto similar en el licénido mediterráneo *T. ballus*, como consecuencia de la falta de un ajuste temporal fino entre las puestas y la floración de su planta nutricia (*Astragalus lusitanicus*) en laderas orientadas al norte.

Las mariposas monófagas y oligófagas que consumen hojas de especies leñosas también necesitan ajustar su periodo de puestas para sincronizar la eclosión de los

huevos con el momento de la aparición de las hojas nuevas en sus plantas nutricias. Por ejemplo, las larvas recién nacidas de *Zerinthia rumina* son incapaces de sobrevivir a costa de hojas maduras de *Aristolochia baetica* y perecen si no hay hojitas nuevas disponibles. Estas hojas son más tiernas, y tienen más agua y proteínas que las hojas más maduras. Presumiblemente tienen también menos compuestos químicos defensivos.

El efecto de las orugas sobre el crecimiento y éxito reproductivo de una planta individual depende del tamaño de la planta y de la densidad de orugas. En muchos casos este efecto es mínimo porque los requerimientos alimenticios de las orugas son pequeños, y además porque la tasa de mortalidad durante las primeras fases larvarias es frecuentemente muy alta, debido al intenso efecto de enemigos naturales y patógenos. Los casos en que se observa un efecto negativo sobre el crecimiento y éxito reproductivo de plantas individuales concretas suelen implicar a especies que realizan puestas agrupadas y cuyas larvas consumen meristemos, flores y frutos (p. ej., *Tomares ballus* sobre *Astragalus lusitanicus* en Sierra Morena). Aun así, el impacto sufrido por las plantas atacadas no suele tener trascendencia desde el punto de vista demográfico porque: 1) en hierbas anuales, la mayoría de las plantas de la población no resultan afectadas y las atacadas tienen algunos mecanismos de compensación de las pérdidas sufridas; y 2) en leñosas y perennes (con generaciones solapadas), la distribución e intensidad del

Figura 4.5. Relación entre los patrones fenológicos y la altitud en Andalucía. La riqueza de especies varía a lo largo del año según un patrón bimodal en casi toda la región, pero es unimodal en zonas de elevada altitud, donde además es mayor la proporción de especies que presentan una sola generación anual (univoltinas). Más información en el texto.



daño varía considerablemente entre años y una planta atacada puede no serlo los restantes años de su vida. Pero aunque las orugas de las mariposas ejercen un efecto generalmente despreciable sobre las plantas de que se alimentan, la densidad, estado fisiológico y patrón de distribución espacial de las plantas nutricias puede condicionar enormemente la abundancia y distribución espacial de las especies de mariposas que dependen de ellas.

Patógenos, parasitoides y depredadores

Además de las interacciones con sus plantas nutricias, resumidas en el apartado anterior, las mariposas presentan otras interacciones bióticas destacables. Las interacciones con patógenos (especialmente virus) y con parasitoides tienen importantes efectos en la demografía y en la dinámica de sus poblaciones. Por otro lado, interaccionan con depredadores invertebrados (hormigas, avispas) que en ocasiones pueden provocar una importante tasa de mortalidad. En localidades de Sierra Morena, las orugas recién eclosionadas de *Charaxes jasius*, la espectacular mariposa del madroño, pueden sufrir altísimas tasas de depredación por hormigas (*Formica fusca*). De esta forma, las hormigas benefician a las plantas, eliminando orugas que consumirían sus hojas. Algunas plantas potencian esta interacción beneficiosa atrayendo a las hormigas mediante la producción de néctar extrafloral. Por ejemplo, la alcaparrera (*Capparis spinosa*) produce pequeñas gotitas de este tipo de néctar en los capullos incipientes, y las hormigas atraídas predan sobre las numerosas orugas neonatas y jóvenes de *Pieris brassicae* y *P. rapae*. Cuando experimentalmente se impide el acceso de las hormigas a la planta se incrementa notablemente la supervivencia de las orugas, que llegan a causarle daños severos.

Es muy interesante el hecho de que *Colotis evagore*, un piérido africano monófago sobre *C. spinosa* y establecido en las últimas décadas en Andalucía, es inmune al ataque de hormigas. Las larvas disponen de pelos glandulares, que segregan gotitas de un líquido amarillo con un fuerte efecto repelente sobre las hormigas.

En el extremo opuesto de las interacciones entre mariposas y hormigas tenemos el caso de muchas especies de la familia *Lycaenidae* que han desarrollado diversas adaptaciones que les permiten mantener estrechas relaciones mutualistas con hormigas, en algunos casos obligadas, que las defienden frente a depredadores invertebrados y a parasitoides. Las hormigas son atraídas mediante secreciones que contienen azúcares y

aminoácidos producidos por glándulas especiales de las orugas. En el matorral de Doñana, las larvas de la mariposa *Plebejus argus* son defendidas por la hormiga *Lasius niger* de depredadores invertebrados y del parasitoides *Anisobas cingulatus*. Esta pequeña avispa inserta un huevo en la oruga de la mariposa. La larva de la avispa se alimenta de los tejidos de la oruga, que sobrevive hasta formar la crisálida. De ella finalmente emerge una avispa adulta, en vez de la mariposa. La tasa de parasitación por *Anisobas cingulatus* de larvas de *Plebejus argus* (defendidas por las hormigas) es aproximadamente del 2 %, mientras que supera el 75 % en dos especies similares de licénidos cuyas larvas no gozan de protección por hormigas (*Leptotes pirithous* y *Lampides boeticus*).

Conservación

Las mariposas son muy sensibles a la transformación y fragmentación de sus hábitats y existen evidencias a nivel europeo del marcado declive que han sufrido muchas especies en los últimos decenios. No obstante, en la última edición del Libro Rojo de las Mariposas Europeas sólo se incluyen un total de 19 especies como amenazadas y vulnerables. En nuestro país, la extinción de especies de mariposas en ciertos enclaves pasa desapercibida en la mayoría de los casos, debido a la falta de información existente sobre la localización y estado de sus colonias. Con referencia a especies de ámbito mediterráneo una sola especie (*Melitaea aetherie*) se considera amenazada; cuatro especies más (*Plebejus hespericus*, *Thymelicus acteon*, *Tomares ballus* y *Euphydryas aurinia*) son vulnerables y otras cinco (*Euchloe belemia*, *E. charlonia*, *Tarucus teocharis*, *Zizeeria knysna* y *Pseudophilotes abencerragus*) se encuentran con bajo riesgo de extinción.

A los problemas bien conocidos derivados del empleo de insecticidas o de la transformación de la cubierta vegetal del monte mediterráneo hacia cultivos, repoblaciones forestales, urbanizaciones, etc. hay que añadir cambios mucho más sutiles que, en muchos casos, pasan desapercibidos pero que pueden tener también importantes consecuencias para las poblaciones de mariposas. Por ejemplo, en algunos casos la altura de la hierba, controlada por los conejos, puede determinar cambios en el microclima a nivel del suelo y alterar la densidad de hormigueros y con ello la de las mariposas que tienen una relación mutualista con ellas. En Doñana, el descenso del acuífero puede provocar un adelantamiento de la floración de *Armeria velutina* y, aun estando la planta pre-

sente, el cambio de su fenología puede provocar una elevada mortalidad de orugas de *Cyaniris semiargus*. Además de esto, el descenso del acuífero puede reducir también en gran medida la densidad de hormigueros de *Lasius niger* (que requieren un cierto nivel de humedad) en la base de los matorrales de *Halimium halimifolium* y con ello inducir un descenso de la densidad de *Plebejus argus*, cuyas larvas son cuidadas por esas hormigas.

En otros casos, el excesivo consumo de biomasa vegetal por los ungulados montaraces y domésticos puede provocar descensos en la densidad de mariposas, que no sólo no encuentran las plantas nutricias adecuadas donde hacer la puesta, sino que sus puestas, larvas y crisálidas pueden ser ingeridas involuntariamente por los ungulados. La crucífera leñosa *Iberis contracta*, donde realizan la puesta *Pontia daplidice* y la endémica *Euchloe tagis*, pierde anualmente más de 90 % de sus inflorescencias consumidas por los ungulados y de esta forma son depredados de forma “inconsciente” un elevado

número de huevos y orugas que se encuentran sobre ellas. Fenómenos similares hemos podido observar en los piéridos *Euchloe ausonia* y *Euchloe belemia* sobre *Diplotaxis* en Sierra Morena (consumidas por vacas), *Antocharis euphenoides* sobre *Biscutella laevigata* en las Sierras Subbéticas (consumidas por cabras) o *E. ausonia* y *E. belemia* sobre *Brassica barrelieri* en Doñana (consumidas por gamos y ciervos).

No se puede ignorar lo obvio: una carga excesiva de ganado doméstico tiene efectos directos e indirectos muy negativos sobre muchas especies de mariposas. Por el contrario, una carga moderada puede contribuir a la persistencia de determinadas especies propias de pastizales y dehesas.

El avance en el conocimiento de los ciclos biológicos de las mariposas de nuestros matorrales mediterráneos y de sus complejas y a menudo sorprendentes interacciones con otros organismos, es una herramienta básica para poder seguir garantizando su conservación.



5. Los anfibios

CARMEN DÍAZ PANIAGUA Y ADOLFO MARCO



Tritón Pígmico (*Triturus pygmaeus*)

En la página anterior, Ranita Meridional (*Hyla meridionalis*)

Los anfibios son pequeños vertebrados capaces de pasar gran parte de su vida en el medio terrestre, aunque necesitan reproducirse en el medio acuático. Su ciclo de vida es complejo, con una primera fase de vida larvaria que se desarrolla en el agua, y en la que los individuos presentan un aspecto diferente al de los adultos, en los que se transforman tras sufrir fuertes cambios morfológicos (metamorfosis). La dependencia del medio acuático condiciona enormemente su modo de vida, y entre las distintas especies se aprecian estrategias muy variadas para llevar a cabo su reproducción. En el monte mediterráneo de Andalucía, los anfibios ocupan un papel importante tanto como presa de vertebrados de mayor tamaño, como predadores de pequeños invertebrados terrestres o acuáticos; asimismo las larvas actúan como grandes consumidores de biomasa vegetal, explotando los medios acuáticos temporales tan característicos de estos ecosistemas. Debido a su piel desnuda, desarrollan su actividad terrestre cuando la humedad relativa es elevada, generalmente durante la noche, cuando se les puede observar cazando o desplazándose. Durante el día se refugian enterrándose u ocultándose bajo grandes piedras o troncos. Igualmente, se encuentran inactivos en los meses más cálidos del año, comenzando su actividad anual cuando se producen las primeras precipitaciones otoñales. En los años en que el otoño se inicia con lluvias muy abundantes, se puede observar a un elevadísimo número de Sapos de Espuelas (*Pelobates cultripedes*) o de Gallipatos (*Pleurodeles waltl*) que emergen de la estivación, a veces con tal densidad de individuos que es dificultoso andar sin pisarlos.

Algunos aspectos biogeográficos

La fauna de anfibios de Andalucía se compone de 16 especies, y es especialmente interesante por los endemismos que incluye. Algunas especies tienen un área de

distribución amplia y su origen es muy antiguo, localizándose en Europa (los salamánderos y discoglósidos) o Asia (las pertenecientes a los géneros *Bufo*, *Pelobates*, *Rana* e *Hyla*). Por el contrario, el origen de las especies más características de Andalucía se atribuye a fenómenos ocurridos en épocas geológicas más recientes. Así, la formación de la cuenca del Guadalquivir durante el Plioceno, y del macizo bético-rifeño en el Mioceno, pudieron constituir barreras geográficas importantes, a las que se atribuye la diferenciación de los Sapos Parteros Béticos (*Alytes dickhillenii*), los Sapillos Moteados Meridionales (*Pelodytes ibericus*), los Sapillos Pintojos Meridionales (*Discoglossus jeanneae*), los Tritones Pígmicos (*Triturus pygmaeus*) y las dos subespecies de Salamandras (*Salamandra salamandra morenica* y *S. s. longirostris*) presentes en Andalucía. Se encuentran también en nuestra área otros endemismos ibéricos asociados a los cambios climáticos sucedidos durante el Pleistoceno, a los que se atribuye la formación de especies propias de la mitad occidental de la Península Ibérica, como el Sapo Partero Ibérico (*Alytes cisternasii*) y el Tritón Ibérico (*Triturus boscai*), especies típicas de las formaciones vegetales mediterráneas de la Andalucía más occidental.

La dependencia del medio acuático obliga a los anfibios a que su distribución esté asociada a la existencia de lugares adecuados para reproducirse. Asimismo, los adultos requieren determinadas condiciones de humedad relativa para poder desarrollar otros tipos de actividades vitales. En general, se puede considerar que existe una tendencia al empobrecimiento de la fauna de anfibios en las zonas más áridas del territorio andaluz, por lo que la zona más oriental, con bosques alterados sobre suelos muy erosionados presenta un menor número de especies, cuyas poblaciones se encuentran actualmente en regresión. En general, las propias carac-

Laguna temporal en Doñana



terísticas biológicas de las especies explican su localización preferente en determinados biotopos. Algunas especies, como las Salamandras y los Sapos Parteros Béticos se encuentran principalmente en zonas montañosas y de elevada altitud, mientras que las demás se encuentran en ambientes más variados, desde ecosistemas próximos a la costa hasta zonas montañosas. De este grupo de especies de distribución más amplia, sólo los Sapos Común (*Bufo bufo*) y Corredor (*Bufo calamita*), y la Rana Común (*Rana perezi*), pueden alcanzar también zonas de altitud muy elevada.

Figura 5.1. Distribución de las especies de urodelos en Andalucía

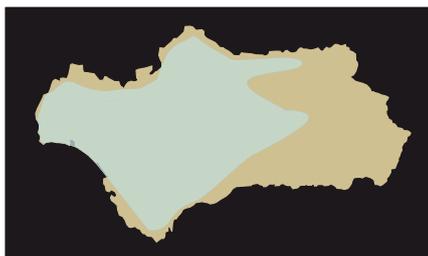
TRITÓN PIGMEO



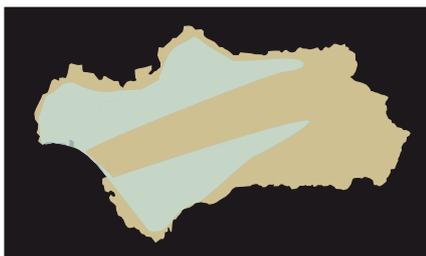
TRITÓN IBÉRICO



GALLIPATO



SALAMANDRA



Los urodelos. Características generales

En el monte mediterráneo de Andalucía se pueden encontrar cuatro especies de urodelos (Fig. 5.1). Este grupo se caracteriza porque los individuos tienen el cuerpo alargado y de forma más o menos cilíndrica, con todas sus extremidades de similar tamaño y una larga cola. Los adultos se alimentan de pequeños invertebrados y suelen estar activos durante los períodos más húmedos del año, normalmente desde el otoño e invierno hasta bien entrada la primavera. Las larvas tienen aspecto similar al de los adultos, aunque poseen un cuerpo más adecuado para la natación, desarrollando grandes crestas a lo largo del dorso. Destacan también por sus prominentes branquias externas y consumen un gran número de invertebrados zooplanctónicos.

Una de las especies de urodelos, la Salamandra, se diferencia claramente de las demás por sus hábitos terrestres y está asociada a ecosistemas de altitud, en zonas montañosas. Los adultos sólo acuden al agua para liberar a sus larvas, ya que los cortejos se realizan en el medio terrestre, y los huevos comienzan su desarrollo en el interior del oviducto de las hembras. Es interesante resaltar que algunas poblaciones más septentrionales de Salamandra han llegado a independizarse casi completamente del medio acuático, completando el período larvario en el interior de las hembras, donde se alimentan de restos de huevos o embriones, y nacen ya con forma similar a la de adulto, en el medio terrestre. Los estudios más recientes han revelado la exis-

Salamandra Común
(*Salamandra salamandra*)

tencia de dos subespecies en Andalucía. Una de ellas se localiza en los ecosistemas situados al norte del valle del Guadalquivir, y la otra es un endemismo propio de las sierras orientales, que desgraciadamente encuentra actualmente serios problemas de conservación.

El Gallipato es una especie propia de lugares de escasa altitud, y se encuentra con frecuencia en medios acuáticos de gran extensión, sean permanentes o temporales. Los adultos acuden al agua para reproducirse en otoño, pudiendo permanecer en este medio durante un periodo muy prolongado, e incluso hay poblaciones que pueden desarrollar todo el ciclo anual o bien toda su vida en el agua. En los cortejos, que se desarrollan en el agua, el macho se sitúa bajo la hembra y la mantiene sujeta por las axilas durante uno o dos días, transfiriendo después el espermatóforo (cápsula que contiene el esperma) a la hembra, que fecundará así internamente sus huevos. Deposita sus huevos agrupándolos en pequeños paquetes que quedan adheridos al sustrato o a las plantas acuáticas. Como todos los anfibios, los Gallipatos se alimentan de invertebrados, pero ocasionalmente pueden incluir también en su dieta pequeños vertebrados, como larvas de tritones. Las larvas pueden llegar a alcanzar un tamaño similar al del adulto, y son también muy voraces.

Las dos especies de tritones que se pueden encontrar en el monte mediterráneo en Andalucía, aunque se diferencian fácilmente por su morfología, tienen hábitos bastante similares. Los adultos de ambas especies, el Tritón Pigmeo y el Tritón Ibérico acuden al agua para su reproducción en otoño, cuando tras las lluvias se forman sus hábitats de reproducción. Los machos de

Tritón Ibérico (*Triturus boscai*)



Tritón Pigmeo adquieren entonces un hermoso colorido y desarrollan amplias crestas que los diferencian claramente de las hembras. En el Tritón Ibérico, por el contrario, no se desarrolla tan marcado dimorfismo sexual. Ambas especies tienen fecundación interna, aunque no existe contacto entre los individuos de ambos sexos para la transferencia del esperma. El cortejo consiste básicamente en que los machos realizan muy diversos movimientos de la cola, a veces suaves y ondulantes a modo de abanico, y con menor frecuencia a modo de latigazo, impulsando fuertemente la cola contra su cuerpo, transmitiendo con ello un flujo de feromonas para estimular a la hembra. Tras asegurarse de la receptividad de la hembra (normalmente cuando ésta se aproxima a él y toca con el hocico su cola), los machos liberan el espermatóforo y dirigen los movimientos de la hembra para que ésta lo recoja con la cloaca. Tan elaborados comportamientos se han estudiado en profundidad pues son característicos de cada especie, y se han llegado a utilizar junto con los resultados de análisis bioquímicos y citogenéticos para establecer las relaciones de parentesco evolutivo (filogenia) entre estas especies.

En algunas localidades andaluzas la actividad anual de los tritones está limitada a la fase acuática, coincidente con la reproducción. Esto ocurre por ejemplo en las poblaciones de Doñana, donde los adultos tienen un periodo de inactividad muy prolongado que puede abarcar desde abril hasta octubre. En otras áreas, sin embargo, son capaces de mantener un periodo de actividad terrestre tras la reproducción antes de estivar. Tras desarrollarse los cortejos, los machos suelen salir de los hábitats de reproducción, permaneciendo sólo las hembras, que se dedican durante uno o dos meses a realizar la puesta. El desarrollo de la ovoposición en este género es también muy peculiar, ya que las hembras envuelven cuidadosamente los huevos, de uno en uno, entre las hojas de las plantas acuáticas. Con un

Sapo Común (*Bufo bufo*)

comportamiento tan elaborado, las hembras depositan unos diez huevos al día, y pueden requerir más de un mes para depositar la totalidad de la puesta. Este comportamiento, por una parte beneficia a la prole, ya que los huevos se protegen de posibles depredadores. Y por otra, los protege también de la radiación solar, que podría causar la muerte del embrión.

Los anuros. Características generales

Conocidos vulgarmente como ranas y sapos, los anuros son anfibios que no poseen cola y tienen el cuerpo especialmente adaptado para el salto, con los miembros posteriores de mayor longitud que los anteriores. Entre los anuros, la mayoría de las especies tienen hábitos principalmente terrestres, y los adultos sólo acuden a los medios acuáticos para reproducirse, es decir, para realizar los cortejos y la puesta. Sin embargo, una de las especies más abundantes, la Rana Común, tiene hábitos eminentemente acuáticos. En este grupo la fecundación es externa, aunque los machos, tras localizar a las hembras, quedan agarrados en amplexo (los machos se colocan sobre el dorso de la hembra sujetándola tras las extremidades anteriores o por encima de los miembros posteriores). Para atraer a las hembras, los machos no desarrollan elaborados movimientos como en los urodelos, sino que los cortejos consisten en la emisión de sonidos, que son característicos de cada especie. En la época de reproducción los machos se concentran en los alrededores de los hábitats adecuados (charcas, remansos de arroyos o lagunas) y emiten estas vocali-

Sapo Corredor (*Bufo calamita*)

zaciones o cantos, que ayudan a las hembras a localizarlos. En algunas especies, (por ejemplo en el Sapo de Espuelas) la reproducción es de modalidad "explosiva", consistente en que todos los individuos acuden a los hábitats de reproducción de forma simultánea en un periodo muy corto de tiempo. Cuando la concentración es muy elevada, los machos pueden dejar de cantar y simplemente se montan sobre cualquier individuo que se aproxime y lo abrazan en amplexo. Otras especies como la Ranita Meridional (*Hyla meridionalis*) tienen un periodo de puesta y celo más prolongado, y los machos se localizan en determinadas áreas de las lagunas o cuerpos de agua, defendiendo los territorios desde donde emiten los cantos. Algunos estudios han demostrado que la intensidad o la frecuencia del canto llegan a determinar la elección de pareja. Algunos machos adoptan estrategias oportunistas, ocultándose en las proximidades de machos cantores para interceptar a las hembras que son atraídas por su canto. Una de las consecuencias de la diferencia entre reproducción explosiva y prolongada consiste en las características del conjunto de larvas que habitarán posteriormente los hábitats reproductivos. En las especies explosivas, todas las de una misma especie, observadas en un momento concreto, tendrán similar edad aunque puedan existir importantes diferencias en tamaño y desarrollo, mientras que en las poblaciones de especies de reproducción prolongada, se distinguirá una gran heterogeneidad en el tamaño, desarrollo y edad de las larvas.

En la mayoría de las especies, una vez que la hembra es abrazada, busca el lugar adecuado dentro de una charca, arroyo o laguna, y comienza a depositar su masa de huevos. El macho, que en ningún momento ha soltado a la hembra, libera entonces el esperma para fecundar a los huevos. Especies como los Sapos Corredor y Común, los Sapos de Espuelas y los Sapollos Pintojos y Moteados depositan los huevos en largos cordones que pueden quedar libremente sobre el fondo o agarrados



Ranita Meridional (*Hyla meridionalis*)

a las plantas, pero quedando muy expuestos a la radiación solar y en zonas en general muy someras. Otras especies depositan los huevos en grandes masas, o bien en pequeños grupos de huevos que quedan adheridos a la vegetación, como es el caso la Rana Común, y las Meridionales y de San Antonio (*Hyla arborea*).

Entre los anuros, las especies que podemos considerar de hábitos más terrestres son los Sapos Común y Corredor. Ambos tienen una piel muy gruesa que les permite habitar ecosistemas áridos. Su reproducción es explosiva y su periodo larvario es además muy corto. En el caso de los Sapos Corredores se desarrolla en charcas muy temporales, por lo que son capaces de colonizar muy diversos tipos de hábitats. En estas especies es característico el reducido tamaño de los individuos en el momento de la metamorfosis (aprox. 11 mm), sobre todo si se compara con el enorme tamaño que llegan a alcanzar los sapos comunes (aprox. 200 mm). Las hembras depositan un gran número de huevos (hasta unos 11.000), que se disponen en una o varias largas filas en el fondo de zonas someras de las lagunas o charcas.

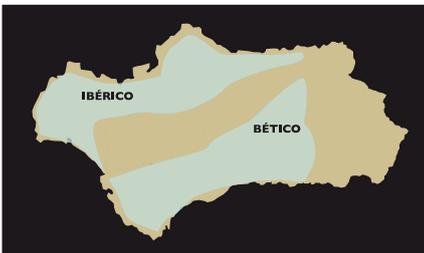


Las Ranitas Meridional y de San Antonio tienen hábitos arborícolas. Sus dedos tienen unos discos adhesivos que les permiten moverse por la vegetación, donde se las encuentra normalmente, tanto de día como de noche, aunque su actividad se centra en las primeras horas de la noche. Su reproducción es típicamente primaveral, iniciándose en Andalucía con el incremento de la temperatura que se aprecia alrededor de febrero. En esta época, los machos se acercan a las charcas temporales o arroyos y emiten desde los matorrales del borde, o desde el interior del agua, sus estridentes cantos para atraer a las hembras. En estos medios suele haber mayor número de machos que de hembras, pues éstas sólo acuden al agua cuando están receptivas para depositar los huevos, mientras que los machos pueden permanecer varios meses en la orilla de las charcas emitiendo sus cantos.

Los Sapos de Espuelas se caracterizan por su capacidad de cavar, pues tienen una estructura córnea negra en el metatarso, gracias a la que son capaces de enterrarse rápidamente para protegerse de la desecación, sobre todo en suelos arenosos. Su reproducción es de la modalidad explosiva, y los machos cantan sumergidos en el agua, por lo que son difíciles de escuchar. Las larvas pueden alcanzar tamaños muy grandes, hasta 120 mm, caracterizándose por un largo periodo larvario, que puede alcanzar hasta unos 8-9 meses. Para ello requieren medios acuáticos que, aun pudiendo ser temporales, persistan durante un periodo suficientemente amplio. Tanto los Sapos de Espuelas, como los Sapos Moteados son las primeras especies de anuros en comenzar la reproducción, pues acuden a sus hábitats reproductivos tras las primeras lluvias otoñales. Los Sapos Moteados no alcanzan tamaños larvarios tan grandes, sino que las larvas pueden completar su des-

Figura 5.2. Distribución de las especies de anuros en Andalucía

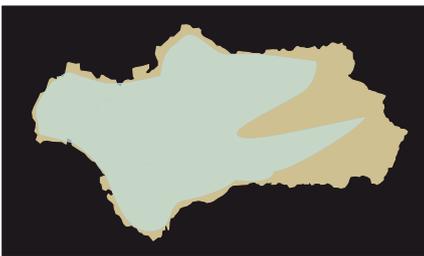
SAPOS PARTEROS



SAPILLOS PINTOJOS



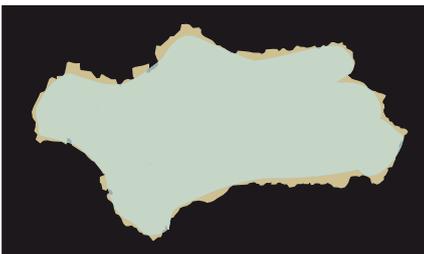
SAPOS DE ESPUELAS



SAPILLOS MOTEADOS



SAPO COMÚN-SAPO CORREDOR-RANA COMÚN



RANITA MERIDIONAL-RANITA DE SAN ANTONIO



Sapo de Espuelas (*Pelobates cultripes*)

arrollo en un periodo aproximado de 2,5 meses. El Sapillo Moteado Meridional (*Pelodytes ibericus*) ha sido descrito muy recientemente, pues hasta hace poco se consideraba de la misma especie que el Sapillo

Moteado Común (*Pelodytes punctatus*). Es difícil diferenciarlos por sus caracteres externos, por lo que actualmente el área de distribución de las dos especies es confusa.

También las dos especies de Sapos Pintojos son de descripción reciente, localizándose el Ibérico al norte de la cuenca del Guadalquivir y el Meridional al sur. Las especies del género al que pertenecen (*Discoglossus*) se caracterizan por la capacidad de las hembras de reproducirse repetidas veces a lo largo del año, coincidiendo con las precipitaciones ocasionales que producen la formación de charcas muy temporales donde son capaces de metamorfosear sus larvas en un breve período de tiempo.

Las especies de anuros con un modo reproductivo más peculiar son los Sapos Parteros. Los Sapos Parteros

	Estado de conservación	Distribución en Andalucía	Importancia de la especie en relación a su distribución
URODELOS			
Salamandra Común <i>Salamandra salamandra morenica</i> <i>S. s. longirostris</i>	CASI VUL	Toda Andalucía excepto Almería	Amplia distribución en Europa. Las dos subespecies son endémicas de Andalucía
Tritón Pigmeo <i>Triturus pygmaeus</i>	CASI	Toda Andalucía excepto Almería	Endemismo ibérico con más del 90% del área de distribución en Andalucía.
Tritón Ibérico <i>Triturus boscai</i>	CASI	Huelva, Sevilla, Córdoba, al Norte del valle del Guadalquivir	Endemismo ibérico que se extiende por todo el oeste peninsular.
Gallipato <i>Pleurodeles waltl</i>		Toda Andalucía excepto Almería	Se extiende por gran parte de la Península ibérica y norte de Marruecos.
ANUROS			
Sapo Partero Ibérico <i>Alytes cisternasii</i>		Huelva, Sevilla, Córdoba y Jaén	Endemismo ibérico que ocupa la mitad occidental de la Península.
Sapo Partero Bético <i>Alytes dickhillenii</i>	VUL	Jaén, Málaga, Almería, Granada, posible presencia en Cádiz.	Endemismo ibérico, restringido prácticamente a Andalucía.
Sapillo Pintojo Ibérico <i>Discoglossus galganoi</i>		Huelva y Sevilla y dudoso en Cádiz	Endemismo ibérico, presente en la zona occidental de la Península.
Sapillo Pintojo Meridional <i>Discoglossus jeanneae</i>		Cádiz, Huelva, Granada, y escaso en Almería	Endemismo ibérico, presente en la mitad oriental de la Península, aunque su distribución se considera dudosa.
Sapo de Espuelas <i>Pelobates cultripes</i>		Toda Andalucía, dudoso en Almería	Presente en casi toda la Península Ibérica y algunas poblaciones en Europa.
Sapillo Moteado Común <i>Pelodytes punctatus</i>	INSUF	Dudosa presencia en Andalucía	Presente en gran parte de la Península ibérica y en Europa
Sapillo Moteado Meridional <i>Pelodytes ibericus</i>	INSUF	Toda Andalucía	Endemismo ibérico de distribución dudosa por su reciente descripción. Puede ocupar la mitad sur de la Península.
Sapo Común <i>Bufo bufo</i>		Toda Andalucía	Amplia distribución en toda Europa
Sapo Corredor <i>Bufo calamita</i>		Toda Andalucía	Amplia distribución en gran parte de Europa
Ranita de San Antonio <i>Hyla arborea</i>	CASI	Escasas poblaciones en Andalucía, donde se le cita en Córdoba y Jaén.	Amplia distribución en Europa y mitad septentrional ibérica.
Ranita Meridional <i>Hyla meridionalis</i>		Toda Andalucía	Aunque existen poblaciones aisladas en el norte Peninsular, Europa y Norte de África, su mayor abundancia se registra en Andalucía.
Rana Común <i>Rana perezi</i>		Toda Andalucía	Abundante en toda la Península y sur de Francia.

Tabla 5.1. Distribución de las 16 especies de anfibios que viven en Andalucía destacándose su importancia en relación al área total que ocupa cada especie. En negrita se han marcado las especies endémicas de Andalucía o aquellas para las que Andalucía es un área muy importante. En la segunda columna se menciona el estado de conservación en Andalucía de las especies catalogadas en el Libro Rojo de los Vertebrados Amenazados de Andalucía. INSUF=datos insuficientes para evaluar su estado de conservación; CASI=riesgo menor, casi amenazada; VUL=vulnerable a la extinción.

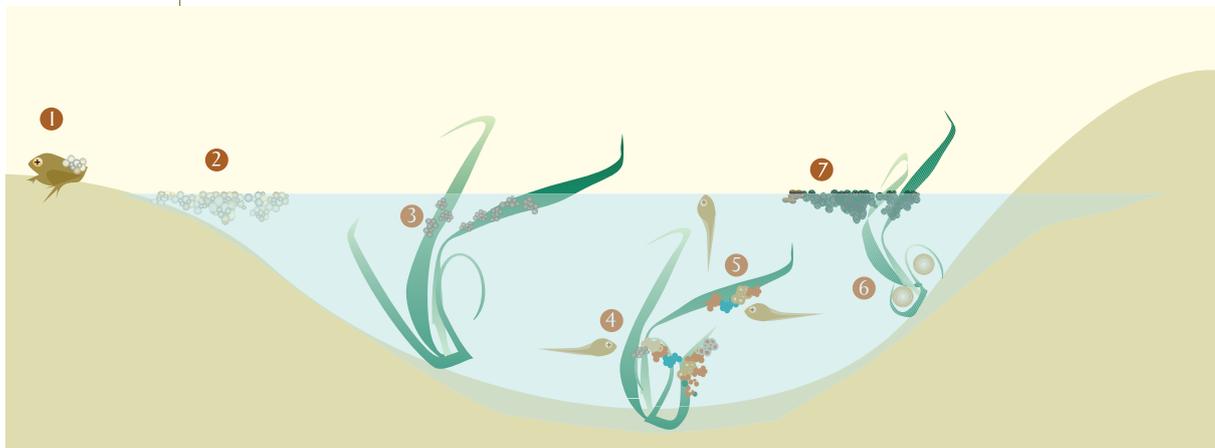


Figura 5.3.

1 Los sapos parteros transportan los huevos sobre el dorso durante el desarrollo embrionario. 2 Los sapos (común y corredor) depositan largos cordones de huevos en zonas muy someras y muy expuestas al sol en las orillas de las charcas, donde tienen un rápido desarrollo. 3 Las ranas meridionales adhieren pequeñas masas de huevos a la vegetación sumergida. 4 Las larvas de anuros comen algas, detritos, y las de mayor tamaño, también fanerógamas. 5 Las larvas de urodelos se alimentan de pequeños crustáceos e insectos acuáticos. 6 Los tritones envuelven los huevos, uno a uno, en las hojas de las plantas sumergidas. 7 Las ranas depositan grandes masas de huevos que flotan entre la vegetación a escasa profundidad.

Ibéricos se encuentran en Andalucía occidental, siendo sustituidos en el este de la región por el Sapo Partero Bético. Los cortejos de estas especies se producen fuera del agua, los machos emiten unos cortos y agudos sonidos, que pueden ser contestados por la hembra. El macho, después de la fecundación, se engancha el cordón de huevos entre las patas y los transporta con él durante sus desplazamientos durante unas semanas. Esto hace que el desarrollo embrionario y el inicio del larvario no se produzcan en el medio acuático. Posteriormente, el macho se aproxima a pequeños cuerpos de agua, como pueden ser remansos de arroyos, donde libera a las larvas al eclosionar los huevos. La Rana Común, puede encontrarse en todo tipo de cuerpos de agua durante todo el año, aunque prefiere los medios permanentes. Es el anfibio andaluz que tiene

una reproducción más tardía. Los renacuajos pueden encontrarse en las épocas más cálidas del año siempre que la duración de los medios se lo permita, y pueden sobrevivir en aguas escasamente oxigenadas gracias a su capacidad de respiración pulmonar. Dependiendo de las condiciones del medio en que se desarrollan, los renacuajos muestran una gran variación en la duración de su período premetamórfico. Una de las peculiaridades de esta especie es su gran diversidad de cantos, que pueden escucharse tanto de día como de noche.

Flexibilidad y temporalidad de la reproducción

La mayoría de los anfibios del monte mediterráneo se reproducen en medios acuáticos temporales, y su éxito reproductivo y su conservación depende de la formación de estos medios (Fig. 5.3). En los ecosistemas mediterrá-

Sapo Partero (*Alytes* sp.)

Renacuajos de Sapo Corredor (*Bufo calamita*)





Sapillo Moteado (*Pelodytes* sp.)

neos, las precipitaciones más abundantes se concentran en los meses otoñales, lo que suele producir la inundación de charcas, lagunas y arroyos temporales. La reproducción de los anfibios requiere además la continuidad de precipitaciones durante el invierno y primavera, para que los medios persistan durante el tiempo necesario para el desarrollo de las larvas. Durante el verano, las altas temperaturas y la ausencia de precipitaciones suelen condicionar el momento de la desecación de estos hábitats. Sin embargo, entre un año y otro existen amplias variaciones en este patrón general. Hay años de sequía en que no se produce la inundación, años sin lluvias otoñales en los que se retrasa la inundación hasta invierno o primavera, o bien otros en los que se produce la inundación en otoño pero la escasez de lluvias invernales y primaverales ocasionan una desecación temprana. Ante tal

impredecibilidad, característica también del clima mediterráneo, los especies andaluzas de anfibios responden dando muestras de una amplia flexibilidad en su período reproductivo. Así, en los mejores años, de temprana inundación a principios del otoño, y mayor duración de los medios acuáticos temporales, las especies más tempranas y con largo periodo larvario, como el Sapo de Espuelas, consiguen obtener un gran éxito reproductivo, y las larvas llegan a completar su metamorfosis con un tamaño bastante grande, ya que pueden permanecer durante mucho tiempo en estos medios tan productivos. En años de inundación más tardía, esta misma especie es capaz de retrasar la reproducción, y las larvas alcanzan un tamaño menor en el momento de la metamorfosis. Otras especies, de períodos reproductivos más tardíos, y con prolongado período de puesta, como es el caso de las Ranitas Meridionales, consiguen obtener mayor éxito reproductivo en los mejores años, pues llegan a depositar mayor número de huevos, y un mayor número de larvas llegan a completar la metamorfosis. Las especies que son capaces de usar hábitats efímeros, como los Sapos Corredores y los Sapillos Pintojos, aprovechan los ocasionales periodos de intensa precipitación, que dan lugar a innumerables charcas de este tipo, para realizar nuevas puestas, incrementando así su éxito reproductivo anual. La duración del periodo metamórfico es también flexible, alargando o acelerando el desarrollo en función de las condiciones que presente el hábitat y la disponibilidad de recursos del medio. Con esta gran flexibilidad en el momento en el que realizan la reproducción y en la duración de su fase acuática, los anfibios han sido capaces de adaptarse a la gran variabilidad temporal que caracteriza a la formación y duración de los medios acuáticos temporales del monte mediterráneo.

Cuadro 5.1

El declive global de los anfibios

Carmen Díaz Paniagua y Adolfo Marco

A nivel mundial, se considera que la fauna de anfibios está sufriendo un declive generalizado. Se han detectado reducciones poblacionales importantes en unas 200 especies, e incluso la extinción reciente de otras 32, la mayoría de ellas en el continente americano, en Australia y Nueva Zelanda. Entre las causas más importantes a las que se atribuye el problema destacan el cambio climático, alteraciones y fragmentación de los hábitats, incremento de la radiación ultravioleta, infecciones, introducción de especies exóticas, contaminación y el comercio con la consecuente extracción masiva de ejemplares. Es muy habitual la combinación simultánea de varios de estos factores que tienden así a potenciar sus efectos negativos.

El 44% de las especies de anfibios de Andalucía se encuentran catalogadas con algún grado de amenaza, aunque algunas de ellas lo están por encontrarse insuficientemente documentado su estado de conservación. En nuestro área no se conoce aun la importancia de algunos de los factores que se sugieren relacionados con el declive global, como la radiación ultravioleta, cambio climático, contaminación o enfermedades, pero se puede destacar la transformación y pérdida de hábitats como una de las principales causas que contribuyen a reducir la biodiversidad de los anfibios andaluces. En particular, es notable la pérdida de hábitats adecuados para la reproducción en Andalucía oriental, donde las poblaciones de salamandras y de sapos parteros se consideran con mayor riesgo de extinción. En general, los anfibios, dependientes del medio acuático para su reproducción, han sufrido una gran reducción de sus áreas a causa de las grandes transformaciones agrícolas, que actúan como barreras entre poblaciones y en las que los medios acuáticos se caracterizan en muchos casos por un elevado contenido de fertilizantes y pesticidas. Las extracciones de agua asociadas a las transformaciones del medio contribuyen también a reducir los hábitats reproductivos temporales, que se ven además sometidos a las grandes fluctuaciones meteorológicas que se observan recientemente, afectando notablemente al éxito reproductivo y por tanto a la supervivencia de las poblaciones de anfibios. La introducción de especies exóticas en medios acuáticos es otra causa que puede ocasionar la regresión de los anfibios. Aunque no se conoce con exactitud su impacto, cabe destacar al cangrejo rojo americano, constatado predador de huevos y larvas de anfibios, que ocasiona además una gran transformación de la estructura vegetal sumergida de los ecosistemas que coloniza.



Huevos de Tritón



T. pygmaeus en diferentes fases de desarrollo



6. Los reptiles

ADOLFO MARCO Y CARMEN DÍAZ PANIAGUA



Salamanquesa Rosada
(*Hemidactylus turcicus*)

En la página anterior, Víbora Cornuda
(*Vipera latasti*)

Características generales de los reptiles mediterráneos

El monte mediterráneo aloja una gran diversidad y abundancia de reptiles. Desarrollan una intensa actividad diurna durante buena parte del año y suelen ser fácilmente observables en días soleados, especialmente durante su período de reproducción. Son un elemento importante en el funcionamiento de los ecosistemas mediterráneos. Por ejemplo, la presencia de reptiles en la dieta de aves rapaces y mamíferos carnívoros es especialmente significativa en los hábitats mediterráneos ibéricos si se compara con otros ecosistemas europeos.

Todos los reptiles tienen en común estar cubiertos por placas dérmicas (escamas), reproducirse por huevos a los que muy raramente cuidan tras la puesta, el nacimiento de crías totalmente independientes y ser incapaces de producir calor corporal mediante su metabolismo y depender, por tanto, de la temperatura ambiental. Las placas dérmicas les protegen del riesgo de deshidratación y, por tanto, les permiten sobrevivir en ambientes muy áridos. Además, esas placas les protegen de los efectos dañinos de la radiación ultravioleta en sus frecuentes exposiciones al sol, así como de ataques de parásitos como garrapatas o microorganismos patógenos. En el caso de los quelonios (tortugas y galápagos), las placas dérmicas cubren en buena parte del cuerpo un robusto caparazón óseo que les protege con extraordinaria eficacia incluso de grandes depredadores.

En cuanto a la reproducción, la mayoría de las especies son ovíparas. Las hembras producen y depositan un número variable de huevos con varias membranas que los aíslan y protegen mejor del ambiente exterior que en vertebrados más primitivos. En muchas especies de saurios (lagartos y lagartijas) y ofidios (culebras) la envuelta del huevo es fibrosa, flexible y permeable al

agua pues no se produce su calcificación (típica de aves). La permeabilidad de la cáscara permite que los huevos absorban agua desde el suelo y puedan hasta cuadruplicar su peso y volumen durante la incubación. Esto favorece el desarrollo de embriones muy grandes en relación al tamaño inicial del huevo. Además, las hembras pueden poner huevos mucho más pequeños (con menos agua y vitelo más concentrado) y, por tanto, pueden producir y albergar en su abdomen más huevos por puesta. Sin embargo, esta estrategia tiene un riesgo ambiental importante en zonas secas. Igual que pueden absorber agua en un suelo húmedo, pueden perderla rápidamente y morir durante el verano o sequías prolongadas. Por tanto, las hembras se ven obligadas a enterrar sus huevos a cierta profundidad buscando capas húmedas del suelo, para evitar su deshidratación. Este riesgo es especialmente importante si se considera que el desarrollo embrionario se da casi siempre durante el verano. En esta época y como resultado de la sequía estival característica del clima mediterráneo, el suelo suele secarse completamente en superficie y dependiendo de su textura, la deshidratación de capas más profundas puede llegar también a ser muy significativa. Entonces, los huevos de cáscara permeable tienen que competir con las raíces de las plantas y con otros animales por la escasa agua disponible en el suelo. Si llegara a cumplirse, la creciente aridez del suelo en el verano pronosticada por las hipótesis del cambio climático aumentaría considerablemente el riesgo de desecación de los huevos de los reptiles mediterráneos.

Este problema lo han resuelto los gecos (salamanquesas) y los quelonios desarrollando huevos rígidos calcificados y por tanto muy poco permeables, lo que les permite hacer sus nidos en zonas secas. Sin embargo, y a diferencia de sus parientes las aves, en ningún caso los deposi-

tan expuestos al aire. La razón fundamental de su enterramiento, en este caso, es la ausencia total de cuidado parental y por tanto de protección frente a múltiples riesgos, entre ellos la depredación. Durante la incubación y tras la eclosión los padres no dedican ningún esfuerzo para aumentar la tasa de supervivencia de huevos o crías. Es, por tanto, la selección del lugar de puesta una decisión de gran trascendencia para estos reptiles.

Otra característica definitoria importante de los reptiles es su sangre fría (en sentido literal, que no literario). No obstante y al contrario que peces o anfibios, tienen una capacidad considerable para regular su temperatura corporal y están activos con una temperatura corporal óptima diferente de la ambiental y que suele oscilar entre 25 y 38°C. Hasta que alcanzan esa temperatura exhiben conductas de soleamiento (helioterapia) o captan calor poniéndose en contacto directo con sustratos calientes (tigmoterapia). Si son incapaces de alcanzar su temperatura óptima, se mantienen inactivos en sus refugios. Esta inactividad puede llegar a durar varios meses, aunque en los hábitats mediterráneos es corta y suele durar solamente desde Noviembre hasta Febrero. Durante este período de invernada consumen la grasa que han almacenado durante el verano en la cola, el hígado y unos acúmulos grasos concentrados dentro de la cavidad abdominal. Parte de esa grasa se usará también para la reproducción primaveral. En el otro extremo, tampoco toleran temperaturas muy elevadas y en el verano prefieren ocultarse del sol durante los periodos de máximo calor, mostrando una

actividad diaria bimodal (las primeras horas de la mañana tras la salida del sol, y las últimas horas de la tarde, a veces incluso tras la puesta del sol). En zonas muy cálidas, algunas especies llegan a detener totalmente su actividad (estivación) durante días o incluso semanas. En casos extremos, la estivación puede ser el período de inactividad anual más largo.

En el monte mediterráneo andaluz se pueden observar 26 especies de reptiles pertenecientes a tres grandes grupos. Los saurios, que incluyen a lagartos, lagartijas, eslizones, camaleones y culebrillas ciegas; los ofidios, que incluyen culebras y víboras; y los quelonios, cubiertos por un caparazón óseo y representados por galápagos y tortugas. No hay ningún reptil exclusivo de Andalucía aunque esta región es muy importante para algunas especies amenazadas y con una distribución muy reducida y fragmentada en Europa, como la Lagartija de Valverde (*Algyroides marchi*), la Tortuga Mora (*Testudo graeca*) o el Camaleón Común (*Chamaeleo chamaeleon*).

Lagartos y lagartijas

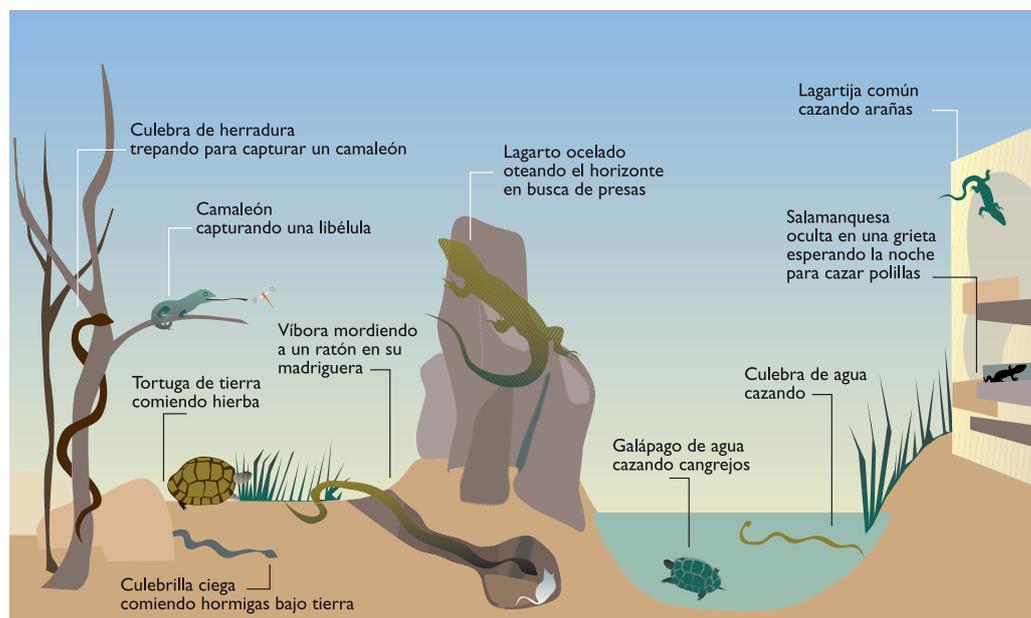
Los saurios son los reptiles más abundantes y rápidos y se caracterizan por carecer de caparazón y tener, con alguna excepción, extremidades bien desarrolladas y capacidad de soltar la cola para escapar de la depredación. Esta capacidad defensiva, denominada autotomía caudal, es una adaptación muy original que les permite desprenderse voluntariamente de la cola ante una inminente captura. La ruptura se da en suturas intra vertebrales. Además el trozo de cola autotomizada mantiene un movimiento violento durante varios minutos atrayendo la atención del depredador y favoreciendo el escape de la lagartija sin cola. Si la lagartija consigue escapar regenerará en poco tiempo una nueva cola.

Además, los machos tienen la cabeza más grande que las hembras (es una ventaja en la competencia sexual por las hembras, donde el mordisco es un elemento clave) mientras que las hembras tienen el abdomen más grande (les permite albergar mayor número de huevos). El Lagarto Ocelado (*Lacerta lepida*) es quizás el saurio más característico del monte mediterráneo, si bien su gran tamaño, la amplitud de su área de campeo y su territorialismo hacen que su densidad de población no sea muy alta. Tiene una distribución muy amplia y ocupa hábitats muy diversos, aunque las máximas densidades se encuentran sin duda en los bosques y matorrales mediterráneos. Es parte importante de la dieta para muchas aves rapaces (Aguila Calzada, Aguila Culebrera, Aguila Perdicera, Azor, Aguila Real) y mamí-

Lagarto Ocelado (*Lacerta lepida*)



Figura 6.1. Muestrario esquemático de la variabilidad de la dieta y la forma de captura del alimento de los reptiles mediterráneos



feros (Meloncillo, Zorro, Jabalí). Su captura puede ser especialmente importante en zonas o épocas en las que otro tipo de presas habituales como el Conejo se hacen raras o desaparecen. La dieta del Lagarto Ocelado, como en la mayoría de los saurios, es muy variada pero básicamente insectívora. Ocasionalmente pueden alimentarse de frutos, y también se han detectado casos de canibalismo o captura de otros vertebrados. La idea generalizada, sobre todo entre cazadores, de que el Lagarto Ocelado causa frecuentes estragos en nidos de aves cinegéticas como la Perdiz y es, por tanto, un enemigo de la caza, no tiene base científica. Saurios algo menores pero localmente mucho más abundantes son los Lagartos Verdinegros (*Lacerta schreiberi*). Sin embargo, tienen en el ámbito mediterráneo una distribución muy reducida y restringida a bosques mediterráneos húmedos o caducifolios, en general junto a arroyos de montaña o ríos. De hecho, al Lagarto Verdinegro se le considera una especie en peligro crítico de extinción en Andalucía. Sólo se ha observado en la Sierra de San Andrés (Jaén), pero en los últimos años no se ha visto a ningún individuo. Este tipo de bosques mediterráneos muy diversos y originales están amenazados en el Sur de la Península y merecen, sin duda, un esfuerzo urgente y decidido de conservación.

De menor tamaño, pero con toda seguridad los reptiles más abundantes del monte mediterráneo, son las lagartijas. En Andalucía hay tres especies muy comunes: la Lagartija Ibérica (*Podarcis hispanica*), la Lagartija

Colilarga (*Psammodromus algirus*) y la Lagartija Colirroja (*Acanthodactylus erythrurus*). Aunque se puede observar a las tres especies juntas, cada una está especializada en nichos ecológicos diferentes. La Lagartija Ibérica es una especialista de zonas pedregosas, roquedos, muros de piedra y construcciones humanas rústicas. De hecho, presenta adaptaciones morfológicas que le ayudan a sobrevivir en estos hábitats como el aplastamiento de la zona craneal que le permite atravesar estrechas fisuras y acceder a refugios infranqueables para depredadores o competidores. La Lagartija Colilarga es la especialista de zonas arbustivas densas. Posee una gran habilidad trepadora y es frecuente observarla encaramada a ramas de jaras, romeros o brezos. Por último, la Lagartija Colirroja es la especialista de suelos arenosos de las zonas más cálidas. Es capaz de enterrarse en la arena con gran rapidez y habilidad, e incluso puede captar calor en capas calientes del suelo bajo la superficie hasta alcanzar su temperatura corporal óptima de actividad, emergiendo luego al exterior con todas sus capacidades motrices dispuestas. De esta forma, reduce mucho el riesgo de ser cazada durante la etapa de soleamiento que la mayoría de los reptiles realizan al inicio y al final de su actividad diaria en grandes piedras o troncos expuestos.

Hay otras lagartijas menos abundantes que habitan también en los distintos hábitats mediterráneos de Andalucía. Muy significativa es la Lagartija de Valverde, endemismo ibérico que sólo se encuentra en las sierras

Eslizón Ibérico (*Chalcides bedriagai*)

de Cazorla, Segura y Alcaraz. Es una lagartija pequeña y esbelta que se distingue muy bien por tener las escamas dorsales mucho mayores que las de los costados. Vive en pedregales generalmente cercanos a arroyos de montaña que discurren por bosques mediterráneos relativamente húmedos. Otra lagartija que también selecciona bosques húmedos y posee asimismo una distribución geográfica muy restringida es la Lagartija de Carbonell (*Podarcis carbonelli*). En tamaño y aspecto es muy similar a la lagartija ibérica, pero frecuenta hábitats muy diferentes como bosques densos caducifolios de Rebollo (*Quercus pyrenaica*) o Quejigo (*Quercus faginea*) y también ha sido citada en encinares húmedos y arenales costeros atlánticos. Un habitante muy particular de las dehesas, matorrales bajos y claros de bosques mediterráneos es la Lagartija Cenicienta (*Psammotromus hispanicus*). Es una especie de vida muy corta, alcanzando la madurez sexual en su primera primavera. Gran parte de los individuos morirán al concluir esa primera reproducción, produciéndose una renovación casi total de la población cada año. Esta estrategia vital hace que la especie pueda sufrir fluctuaciones muy drásticas de su abundancia.

Camaleones, salamanguetas, culebrillas ciegas y eslizones

A diferencia de la mayoría de los saurios andaluces que usan la autotomía caudal como estrategia defensiva, el Camaleón Común depende para su protección de su extraordinaria capacidad de camuflarse, que le permite pasar desapercibido en diferentes entornos. Además,

Camaleón (*Chamaeleo chamaeleon*)

los rápidos cambios de coloración le sirven para comunicarse durante la reproducción y pueden indicar su estado de salud, de estrés o incluso su temperatura corporal. Es un saurio frecuente en retamares o pinares de zonas costeras de Andalucía occidental y alcanza zonas montañosas en Andalucía oriental. Su cola prensil y dedos oponibles le permiten trepar a ramas con gran eficacia, siendo el único reptil andaluz que vive permanentemente en árboles y arbustos. Encaramados a ramas acechan a sus presas, a las que lanzan con extraordinaria velocidad su lengua pegajosa. Sólo bajarán al suelo las hembras al comienzo del otoño para excavar una galería profunda en la que depositarán entre 5 y 40 huevos blancos de cáscara flexible. Su incubación es muy lenta y puede durar 10 meses. Tras la eclosión, los jóvenes camaleones crecen muy rápidamente. La mayoría de ellos se reproducen en el siguiente verano y mueren en pocos meses.

Un tipo de huevo diferente, con envuelta calcificada y rígida, es el que producen las salamanguetas o gecos. Hay dos especies comunes en Andalucía, la Salamangueta Común (*Tarentola mauritanica*) y la Salamangueta Rosada (*Hemidactylus turcicus*). Una tercera especie de origen africano, el Geco Magrebí (*Saurodactylus mauritanicus*), vive en la Isla de Alborán. Todas ellas son eminentemente nocturnas pero en la primavera y el otoño es posible observarlas durante el día asoleándose en troncos de encinas o alcornoques, o activas cazando en montones de ramas, troncos caídos o tocones secos. La gran adherencia de sus dedos a superficies lisas les permite trepar por superficies verticales. Esta habilidad hace que sean muy frecuentes en construcciones humanas donde se alimentan de insectos como polillas, arañas o mosquitos. Si son capturadas son capaces de emitir chillidos agudos, capacidad muy rara en reptiles.

Aunque la mayoría de los reptiles ponen huevos conteniendo embriones que apenas han iniciado su desarro-

Lagartija Colirroja (*Acanthodactylus erythrurus*)

Culebra Bastarda (*Malpolon monspessulanus*)

Culebra de Escalera (*Elaphe scalaris*)

llo, algunas especies pueden retener los huevos en sus oviductos durante periodos prolongados (ovoviviparismo) e incluso hasta la eclosión. Esto último es un caso muy simple de viviparismo, en el que las crías salen de la hembra totalmente formadas e independientes. En Andalucía hay dos especies de eslizones con esta modalidad reproductora. El Eslizón Tridáctilo (*Chalcides striatus*) es frecuente en praderas de claros de bosques, mientras que el Eslizón Ibérico (*Chalcides bedriagai*) es más frecuente en suelos pedregosos de zonas forestales. Estos saurios se caracterizan por tener unas extremidades muy reducidas. Esta morfología ha llevado en ocasiones a observadores e incluso periodistas mal informados a confundirlos con híbridos entre culebras y lagartos. Son animales poco vistosos y suelen pasar inadvertidos. Frecuentemente el único indicio de su presencia es un ligero movimiento de la hierba provocado por su desplazamiento de huida al percatarse de nuestra presencia. La reducción de las patas llega a su extremo en la Culebrilla Ciega (*Blanus cinereus*). Este saurio ápodo es, además, totalmente ciego y desarrolla una vida subterránea. Es, por ello, muy desconocido y difícil de observar pero es bastante frecuente en bosques mediterráneos con suelos sueltos fáciles de excavar. En días fríos soleados puede encontrarse calentándose debajo de piedras planas o troncos caídos. Es un especialista en la captura de hormigas y está dotado de un extraordinario olfato que compensa su ceguera.

Víboras y culebras

El viviparismo o el ovoviviparismo se dan también en algunas especies de ofidios presentes en Andalucía. Es el caso de la Víbora Hociuda (*Vipera latasti*) y la Culebra Lisa Europea (*Coronella austriaca*). Estos reptiles son relativamente pequeños si los comparamos con las grandes culebras mediterráneas, pero a pesar de ello poseen una gran agresividad. La Víbora Hociuda tiene una dieta muy amplia capturando sobre todo reptiles y pequeños mamíferos. Para ello, se ayuda de su potente veneno paralizante. Suele acechar a sus presas escondida en la base de matorrales y cuando la presa se refugia en el arbusto, el ataque y la inoculación del veneno a través de sus colmillos es fulminante. La Culebra Lisa Europea es una auténtica especialista en la captura de lagartijas que vive en zonas húmedas de montaña. También sauriófaga pero ovípara, mucho más abundante en zonas más secas es la Culebra Lisa Meridional (*Coronella girondica*). Otra pequeña culebra venenosa pero menos peligrosa que la Víbora por su



menor tamaño es la Culebra de Cogulla (*Macropododon cucullatus*). Es una especie bastante rara con hábitos crepusculares y nocturnos que vive en bosques de encinas, pinos o alcornos y zonas de matorral. También venenosa, pero con sus colmillos retrasados dentro de la boca podemos encontrar a la Culebra Bastarda (*Malpolon monspessulanus*). Esta especie de culebra es la de mayor tamaño de las que habitan en la Península Ibérica, pudiendo superar los dos metros de longitud. Es capaz de capturar aves de tamaño medio, gazapos, grandes lagartos e incluso víboras, a cuyo veneno parece inmune. Tanto la Culebra Bastarda como la Culebra de Herradura (*Coluber hippocrepis*) son buena trepadoras y pueden observarse encaramadas a arbustos e incluso ramas de árboles desde los que pueden lanzar su ataque. Cuando son atacadas son agresivas.

Familia	Especie	Estado	Características	Ecología
Lacértidos (Lagartos)	Lagarto ocelado (<i>Lacerta lepida</i>)		gran tamaño	todo tipo de hábitats
	Lagarto Verdinegro (<i>Lacerta schreiberi</i>)	CRIT	tamaño medio y garganta azul	junto a arroyos
Lacértidos (Lagartijas)	Lagartija Común (<i>Podarcis hispanica</i>)		cabeza aplastada	en rocas y muros
	Lagartija de Carbonell (<i>Podarcis carbonelli</i>)	INDET	cabeza no aplastada	en suelo de zonas húmedas
	Lagartija Colilarga (<i>Psammotromus algirus</i>)		tamaño medio, trepadora	en matorral espeso y bosque
	Lagartija Cenicienta (<i>Psammotromus hispanicus</i>)		pequeña, vida muy corta	en matorral bajo y claros
	Lagartija Colirroja (<i>Acanthodactylus erythrurus</i>)		activa con mucho calor	en arenales cálidos
	Lagartija de Valverde (<i>Algyroides marchi</i>)	VUL	pequeña	sólo en sierras andaluzas
Camaleónidos (Camaleones)	Camaleón Común (<i>Chamaeleo chamaeleon</i>)	PEL	lento, vida corta, arbórea	en retamal o bosques costeros
Gekónidos (Salamanquesas)	Salamanquesa Común (<i>Tarentola mauritanica</i>)		grande y oscura	en encinares y alcornoques
	Salamanquesa Rosada (<i>Hemidactylus turcicus</i>)		pequeña, clara y rara	en muros o ruinas
Escíncidos (Eslizones)	Eslizón Ibérico (<i>Chalcides bedriagai</i>)		patas pequeñas y ovovivípara	en suelos pedregosos
	Eslizón Tridáctilo (<i>Chalcides striatus</i>)		patas mínimas con tres dedos	en praderas
Anfisbénidos	Culebrilla Ciega (<i>Blanus cinereus</i>)		sin patas, parecida a lombriz	vida subterránea
Colúbridos (Culebras)	Culebra Lisa Europea (<i>Coronella austriaca</i>)	PEL	ovovivípara, caza saurios	en montaña
	Culebra Lisa Meridional (<i>Coronella girondica</i>)		ovípara, caza saurios	zonas pedregosas
	Culebra de Cogulla (<i>Macroprotodon cucullatus</i>)	INSUF	pequeña con pupila oval	activa en crepúsculos y noche
	Culebra Viperina (<i>Natrix maura</i>)		imita víbora	caza en agua peces y anfibios
	Culebra de Collar (<i>Natrix natrix</i>)	CASI	grande con collar negro	poco frecuente
	Culebra de Herradura (<i>Coluber hippocrepis</i>)		robusta con cola larga y fina	trepadora
	Culebra de Escalera (<i>Elaphe scalaris</i>)		dos líneas oscuras longitud.	en áreas despejadas y cálidas
	Culebra Bastarda (<i>Malpolon monspessulanus</i>)		gran tamaño, color uniforme y veneno en colmillos ocultos	frecuente en todo tipo de zonas
Vipéridos (Víboras)	Víbora Hociucuda (<i>Vipera latasti</i>)	VUL	ovovivípara y venenosa	caza al acecho
Testudínidos (Tortugas)	Tortuga Mora (<i>Testudo graeca</i>)	PEL	herbívora y muy longeva	en Doñana en matorral y praderas próximas a las marismas
Batagúridos y Emídidos (Galápagos)	Galápago Leproso (<i>Mauremys leprosa</i>)		marrón uniforme, con mal olor	frecuente en ríos
	Galápago Europeo (<i>Emys orbicularis</i>)	VUL	oscura con líneas amarillas	frecuente en charcas

Tabla 6.1. Especies de reptiles de Andalucía. En negrita se han marcado las especies para las que Andalucía es un área muy importante. En la tercera columna se menciona el estado de conservación en Andalucía de las especies catalogadas en el Libro Rojo de los Vertebrados Amenazados de Andalucía. INDET = indeterminado; INSUF = datos insuficientes para evaluar su estado de conservación; CASI = riesgo menor, casi amenazada; VUL = vulnerable a la extinción; PEL = en peligro de extinción; CRIT = en peligro crítico de extinción.

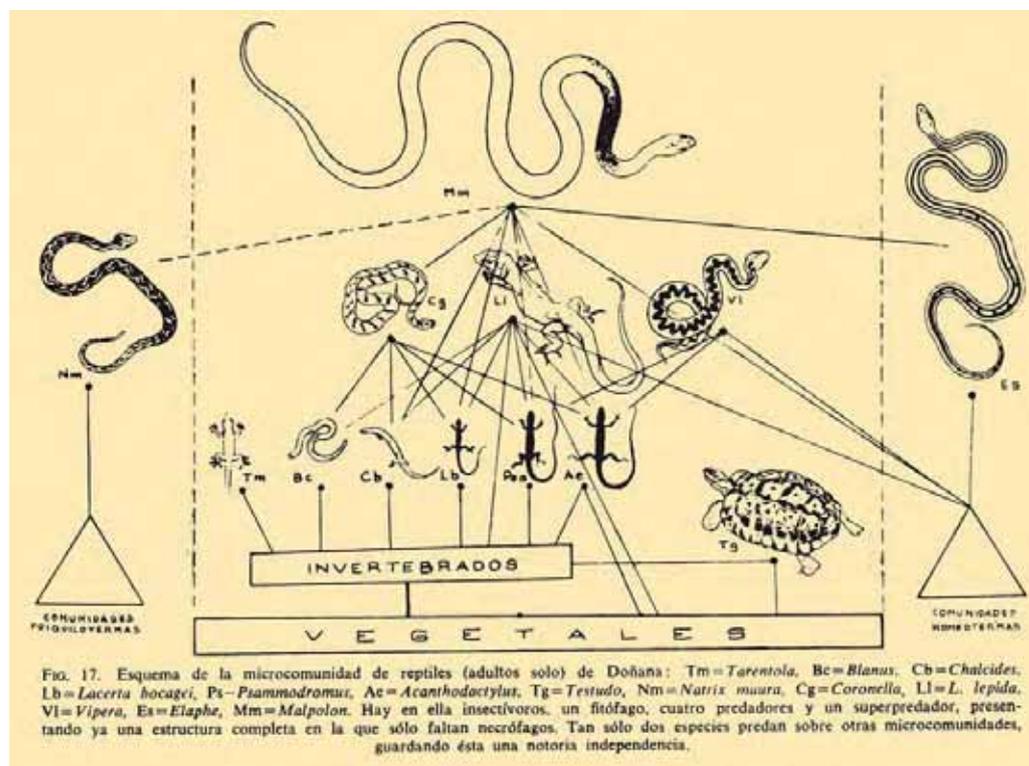
vas o huyen a gran velocidad. Si la culebra de herradura es capturada por un depredador exhibe una conducta muy violenta y rápida de atornillamiento. Esto dificulta su manipulación por el depredador. Si ha sido sujeta por la cola, el atornillamiento puede provocar el desprendimiento del extremo caudal y el escape de la culebra, pero en este caso no se trata de una autotomía intravertebral como en el caso de las lagartijas, sino que es intervertebral y la cola no vuelve a crecer. Otro ofidio que también puede alcanzar gran tamaño es la Culebra de Escalera (*Elaphe scalaris*), que debe su nombre al diseño dorsal de las crías. Para completar la lista de culebras mediterráneas andaluzas, mencionaremos las dos especies de culebras de agua. La Culebra de Collar (*Natrix natrix*) que puede alcanzar los dos metros de largo y la Culebra Viperina (*Natrix maura*), que al ser atacada imita a la venenosa Víbora aparentando una mayor amenaza de la que en realidad representa para el depredador, pues no tiene veneno. Estas

dos especies del género *Natrix* son muy hábiles capturando peces y anfibios en el agua aunque también es fácil observarlas en zonas de monte próximas al agua, buscando otros tipos de presas.

Galápagos y tortugas

Las dos especies de galápagos ibéricos son eminentemente acuáticas pero también tienen cierta actividad terrestre. Las razones que llevan a los Galápagos Leproso (*Mauremys leprosa*) y Europeo (*Emys orbicularis*) a salir del agua son la desecación de sus hábitats acuáticos, la realización de la puesta y la dispersión tras la eclosión buscando nuevas áreas para colonizar. Para depositar las puestas de huevos seleccionan zonas soleadas alejadas hasta varios cientos de metros de su charca, y allí excavan con las patas traseras una galería estrecha de unos 10 a 15 cm de profundidad con un ensanchamiento final, en el que depositan entre 3 y 10 huevos calcificados que eclosionarán al final del verano.

Figura 6.2. Esquema de la comunidad de reptiles de Doñana. En este dibujo, original de José A. Valverde y aparecido en su obra pionera *Estructura de una Comunidad de Vertebrados*, se recoge la complejidad de interacciones que tienen lugar en la comunidad reptiliana.



La determinación del sexo de los individuos en estos reptiles se produce durante la incubación. La clave que determina el desarrollo de machos o hembras está en la temperatura. En general, temperaturas altas favorecen al sexo femenino, mientras que incubaciones a menor temperatura y, por tanto, más lentas favorecen el nacimiento de machos. Los recién nacidos deberán iniciar un viaje muy arriesgado desde el nido hasta la charca más cercana. A veces esperan enterrados junto a las cáscaras rotas de los huevos a las primeras lluvias otoñales y la consiguiente inundación de charcas temporales para emerger del nido. Mientras que durante su vida adulta están muy bien protegidos de sus depredadores, la fase embrionaria es muy vulnerable y suele sufrir elevadas tasas de depredación. Los depredadores de huevos pueden acechar a los adultos mientras excavan el nido en zonas abiertas o bien son capaces de detectar el olor que las hembras dejan en el lugar de nidificación. Tras el sellado del nido es prácticamente imposible la detección visual del lugar en que se

encuentran los huevos. Algo parecido le ocurre a la Tortuga Mora. Aunque sus nidos son mucho más superficiales y se sitúan en la base de arbustos, pone menos huevos más grandes y mucho más calcificados y resistentes que los de los galápagos. Los tres quelonios tienen en común, además de su particular anatomía, con su gran caparazón óseo cubierto de placas corneas, su gran longevidad. Sin embargo, mientras que los galápagos son acuáticos y eminentemente carnívoros, la tortuga mora es totalmente terrestre, y además es el único reptil andaluz con una dieta totalmente herbívora. En la Península Ibérica su distribución es muy restringida y tiene una capacidad de dispersión muy limitada. Sólo vive en el Parque Nacional de Doñana y en muy baja densidad en zonas montañosas muy áridas de Almería y Murcia. En estas zonas su captura para convertirla en mascota o su venta está haciendo estragos en las poblaciones naturales. Las poblaciones de Doñana están más protegidas.

Cuadro 6.1

Lagartija de Valverde

Adolfo Marco y Carmen Díaz Paniagua

La sorprendente Lagartija de Valverde (*Algyroides marchi*) es descrita por primera vez en 1958 en la Sierra de Cazorla por José Antonio Valverde. Es la menor lagartija ibérica pues raramente supera los 2 g de peso y los 5 cm de longitud de la cabeza más el cuerpo pero, al mismo tiempo, es la más selectiva y misteriosa. Parte de su misterio radica en su origen biogeográfico desconocido, pues sus congéneres más próximos hay que buscarlos en zonas tan dispares como Córcega, Cerdeña, costa adriática oriental o Grecia. También hace muy peculiar a esta lagartija su distribución tan restringida y su aislamiento geográfico en zonas altas de las Sierras de Alcaraz, Cazorla y Segura. No habita ningún otro lugar. Otra particularidad para un reptil es el hábitat tan específico que ocupa, pues sólo vive en laderas umbrías y frescas al borde de pequeños arroyos de montaña de aguas frías. Estos hábitats, tan desfavorables para la termorregulación de un animal de sangre fría, no son seleccionados por ningún otro saurio en la Península Ibérica. La lagartija de Valverde parece poseer una capacidad excepcional de termorregularse en ambientes fríos y húmedos, proceso facilitado por su pequeño tamaño corporal.



La venta de galápagos exóticos como animales de compañía y su posterior liberación incontrolada han provocado la presencia cada vez más frecuente de estas especies en el medio natural. En los últimos 20 años se han detectado numerosas poblaciones naturalizadas de galápagos de Florida (*Trachemys scripta elegans*) en Andalucía, lo que apunta a su fácil aclimatación al medio natural mediterráneo. Adicionalmente, la observación de individuos de otras especies de galápagos exóticos es cada vez más frecuente en diferentes zonas de Andalucía. Recientemente se ha comprobado que el galápagos de Florida está nidificando en libertad con gran eficacia. Además, su potencial reproductor, sus tasas de desarrollo y el tamaño máximo de adultos son muy superiores a los de las especies autóctonas. El número de hembras fértiles de esta especie en el campo suele ser muy superior al de machos, inician la puesta un mes antes que los galápagos autóctonos y ponen en media el doble de huevos. La depredación de nidos es una causa importante de mortalidad y control poblacional de galápagos. Sin embargo, la conducta de puesta del galápagos de Florida difiere mucho de la de los autóctonos. Realiza la puesta a pleno sol y parece seleccionar suelos muy duros que excava con gran habilidad y sella con gran eficacia. Los depredadores habituales de nidos (mamíferos carnívoros) no están activos cuando hace la puesta el galápagos de Florida y la depredación de estos nidos parece mucho más compleja por la dureza del material en el que están realizados. Estos factores estarían facilitando su expansión y colonización de nuevas zonas aumentando la competencia con galápagos autóctonos por unos recursos limitados.

Adicionalmente, se ha comprobado un nivel significativo de prevalencia de *Salmonella* sp. en individuos de *Trachemys scripta elegans* capturados en libertad. La especie exótica podría estar favoreciendo la expansión e infección de especies autóctonas con este y otros organismos patógenos. La agresividad del galápagos de Florida podría también estar favoreciendo el desplazamiento espacial de las especies autóctonas a hábitats marginales menos favorables.



Formaciones caracterizadas por la presencia del algarrobo (*Ceratonia siliqua*), especie cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región mediterránea es discutible. Las mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son

formaciones donde el algarrobo es dominante y aparece acompañado por *Quercus rotundifolia*, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticans* (jazmín), *Smilax mauritanica*, *Lonicera implexa* (madreselva), *Clematis flammula* (jazmín de monte), *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis* y

Phillyrea latifolia (labiérnago, agracejo). Las especies que constituyen el matorral son cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región mediterránea es discutible. Las mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son



formaciones donde el algarrobo es dominante y aparece acompañado por *Quercus rotundifolia*, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticans* (jazmín), *Smilax mauritanica*, *Lonicera implexa* (madreselva), *Clematis flammula* (jazmín de monte), *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis* y *Phillyrea latifolia* (labiérnago, agracejo). Las especies que cultivada y cuyo carácter de

silvestre en la región mediterránea es discutible. Las mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son formaciones donde el algarrobo es dominante y aparece acompañado por *Quercus rotundifolia*, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticans* (jazmín), *Smilax*



7. Comunidad de aves de las formaciones arbóreas

MARIO DÍAZ ESTEBAN



Pico Picapinos (*Dendrocopos major*)

En la página anterior, Oropéndola (*Oriolus oriolus*)

Las aves son los animales más fáciles de percibir para los seres humanos, ya que presentan unos comportamientos basados en los canales sensoriales –visión y audición– que más hemos desarrollado en nuestra evolución. Son además de tamaño relativamente grande, están sólo medianamente diversificadas (unas 10.000 especies descritas en todo el mundo, de las que sólo unas 500 se han citado para la Península Ibérica en los últimos siglos) y muchas son diurnas, con lo que tradicionalmente han atraído la atención de numerosos aficionados y científicos profesionales. Es por ello que contamos con una cantidad de información sobre su biología impensable para muchos otros grupos de organismos, tanto para el caso de las formaciones arbóreas mediterráneas en general como para los que aún persisten, más o menos alterados por nosotros, en el tercio sur de la Península Ibérica. Debido a esta popularidad, para muchas especies se conocen los patrones generales de distribución y su variación en el espacio y en el tiempo, el papel que cumplen en el funcionamiento de los sistemas forestales en que se integran, e incluso sus tendencias poblacionales durante los últimos decenios, su estado de conservación y las posibles causas y consecuencias de su eventual rarificación o extinción local.

Patrones de distribución de las comunidades de aves de los bosques mediterráneos

Las comunidades de organismos se definen clásicamente como conjuntos de especies que interactúan entre sí y con el medio biótico o abiótico en que viven, de manera que pueden percibirse como entidades más o menos diferentes de otras comunidades compuestas por otros organismos o que viven en medios diferentes. Desde este punto de vista, las comunidades de aves forestales mediterráneas serían el conjunto de especies

de aves que habitan las formaciones arbóreas de la Cuenca del Mediterráneo, y los atributos que las definen serían la abundancia total de individuos que las componen, el número de especies en que se reparten estos individuos y la identidad concreta de estas especies. Estos tres atributos de las comunidades son los componentes principales de su diversidad biológica.

Comunidades de aves reproductoras: cambios de norte a sur

Con unas pocas, pero muy interesantes, excepciones, tanto la abundancia total de aves reproductoras como su riqueza de especies tienden a disminuir en los bosques de la Península Ibérica a medida que nos desplazamos hacia el sur. Este hecho se debe a que la mayor parte de las especies de aves que crían en las formaciones arboladas mediterráneas españolas presentan un patrón de variación de su abundancia desde valores máximos en centroeuropa hasta valores mínimos en el sur de España o norte de África. Existen incluso especies que son abundantes en los bosques centroeuropeos pero que apenas llegan a colonizar la región mediterránea ibérica, marcándose el límite sur de su área de distribución en el borde norte de dicha región, situado a lo largo de los Pirineos, Cordillera Cantábrica y tercio norte de Portugal, o en enclaves de carácter más o menos húmedo situados más al sur, como son las montañas del Sistema Ibérico meridional, las costas portuguesas o las islas Baleares. Estos patrones de distribución de carácter norteño, con abundancias decrecientes de las especies más generalistas y penetraciones variables hacia el sur de las más restringidas, se ilustran en la Figura 7.1, que describe los patrones de distribución de las especies de pájaros carpinteros (Orden Piciformes) que crían en la Península Ibérica. Unas pocas especies siguen un patrón contrario, esto es, abundancias máxi-



Figura 7.1

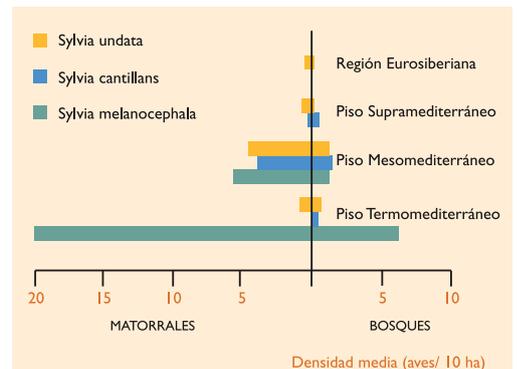
Distribución de las siete especies de pájaros carpinteros que crían en la península Ibérica según pisos de vegetación (de norte a sur, región eurosiberiana y pisos supramediterráneo, mesomediterráneo y termomediterráneo). Verde: área de cría; azul: área de invernada del Torcecuello *Jynx torquilla* (las otras especies son básicamente sedentarias); degradado: distribución de la densidad primaveral de la especie (decreciente de norte a sur). En la parte inferior se indican las densidades medias en época de cría (número de aves/10 ha) de las dos especies más abundantes y extendidas, el Pico Picapinos *Dendrocopos major* y el Pito Real *Picus viridis* en los bosques de los cuatro pisos de vegetación considerados.

Figura 7.2

Distribución de las densidades medias en época de cría de tres especies de currucas mediterráneas de pequeño tamaño según pisos de vegetación (región eurosiberiana y pisos supramediterráneo, mesomediterráneo y termomediterráneo) y tipo de formación vegetal (matorrales o bosques).

mas en el sur, decrecientes hacia el norte, y con bordes septentrionales del área de distribución que apenas llegan a la región eurosiberiana ibérica. Entre ellas destacan las pequeñas currucas mediterráneas del género *Sylvia* (*S. undata*, *S. melanocephala* y *S. cantillans*; Figura 7.2). Se trata de especies más ligadas a matorrales que a formaciones arbóreas, pero que ocupan también medios forestales con elevada cobertura arbustiva.

El número de especies que muestran abundancias decrecientes hacia el sur es mucho mayor que el que muestra abundancias decrecientes hacia el norte, con lo que el balance global de ambos tipos de patrones da lugar a una pérdida de especies y a una disminución de la abundancia global hacia el sur. En el primer grupo se encuentran, además de los piciformes, la mayor parte de las galliformes, como el Urogallo Común (*Tetrao urogallus*) o la Perdiz Pardilla (*Perdix perdix*); limícolas, como la Chocha Perdiz (*Scolopax rusticola*); rapaces asociadas con los bosques, como el Azor Común (*Accipiter gentilis*), el Busardo Ratonero (*Buteo buteo*) o el Milano Real (*Milvus milvus*); las palomas y tórtolas; los carboneros, herrerillos, reyezuelos, agateadores y afines (los 'pariformes'); el Chochín (*Troglodytes troglodytes*); los túrdidos y córvidos de formaciones arbóreas, como el Zorzal Común (*Turdus philomelos*) o el Arrendajo (*Garrulus glandarius*); los papamoscas; los mosquiteros (*Phylloscopus* spp.); las currucas norteñas (*Sylvia atricapilla*, *S. borin* y *S. communis*); y algunos fringílidos, como el Camachuelo Común (*Pyrrhula pyrrhula*) o el Piquituerto (*Loxia curvirostra*). Se trata en general de especies con un área de distribución más o menos centrada en latitudes centroeuropeas y que se extiende hacia el norte, sur y oeste por el continente europeo y hacia el este penetrando más o menos en Asia. Al segundo se añadirían algunos embericidos, como el Escribano Soteño (*Emberiza cirius*) o el Escribano Hortelano (*Emberiza hortulana*); fringílidos, como el Verdecillo (*Serinus seri-*



); estorninos, como el Estornino Negro (*Sturnus unicolor*); alcaudones, como el Alcaudón Común (*Lanius senator*); y algunas rapaces, entre las que destacan por su rareza el Buitre Negro (*Aegypius monachus*; Cuadro 7.1) y el Águila Imperial Ibérica (*Aquila adalberti*; Cuadro 7.2). Estas especies “meridionales”, con áreas de distribución centradas en el Mediterráneo y más o menos extendidas por Africa, sur de Europa y Asia, se caracterizan, al igual que las currucas pequeñas citadas más arriba, por depender en grado variable de matorrales y medios abiertos dentro de o junto a formaciones forestales más o menos maduras.

Causas ecológicas de las relaciones entre distribución y abundancia: la hipótesis del nicho

Patrones de distribución como los descritos, con máximas abundancias en el centro del área de distribución y densidades que disminuyen hacia los bordes, son bastante comunes en una amplia variedad de organismos. Con base en esta observación, Jim Brown, un eminente ecólogo norteamericano que ahora trabaja en el Instituto de Santa Fé, desarrolló la denominada ‘hipótesis del nicho’ (modificada posteriormente por otro eminente ecólogo, John Lawton, inglés y adscrito al Imperial College de Londres). Según esta hipótesis, el centro del área de distribución de una especie presentaría unas condiciones ambientales óptimas para el des-

arrollo de sus actividades vitales, debido a que esta especie habría evolucionado originalmente en este ‘área corazón’ y por tanto las características principales de su nicho fundamental se cumplirían en su totalidad en esta zona. A partir de esta área corazón, con altas densidades de población, la especie se habría ido expandiendo por dispersión del gran exceso de individuos que se producirían en cada generación, encontrando condiciones cada vez peores (más alejadas del óptimo de su nicho fundamental) como consecuencia de las variaciones latitudinales del clima terrestre. Rodeando el área corazón habría un ‘área fuente’, donde las condiciones ambientales permitirían densidades de población intermedias y la producción de un exceso de individuos en cada generación, rodeada a su vez de un ‘área sumidero’, que se mantiene a expensas del exceso de individuos procedentes del área fuente pero que no permite la supervivencia a largo plazo de poblaciones de la especie en cuestión porque las condiciones ambientales son ya demasiado diferentes de las del área corazón, proyección espacial del nicho fundamental de la especie. Alrededor del áreas sumidero las condiciones serían ya tan malas que no permitirían ni siquiera la supervivencia de individuos dispersantes (Figura 7.3).

Según esta hipótesis, las especies de aves forestales de carácter norteño, actualmente dominantes en los bosques mediterráneos ibéricos, se habrían originado en bosques de tipo centroeuropeo, esto es, bosques caducifolios húmedos como los que dominan (o dominaban antes de talarlos, cultivarlos y asfaltarlos) en la región eurosiberiana europea. La disminución de las precipitaciones y el aumento de las temperaturas hacia el sur producen cambios en la estructura y composición florística de los bosques, que van siendo cada vez menos adecuados para la supervivencia de estos animales. Las especies de carácter meridional, por el contrario, se habrían originado en formaciones más abiertas y secas, de manera que las condiciones óptimas para su supervivencia se van degradando por el aumento de la precipitación y la disminución de la temperatura hacia el norte. Este modelo explicaría además las excepciones a la regla de la disminución de la riqueza de especies y de la abundancia de individuos en las comunidades de aves forestales reproductoras a medida que nos desplazamos hacia el sur. Las excepciones son los bosques de media montaña (singularmente los melojares *Quercus pyrenaica*) de los macizos montañosos meridionales como Segura-Cazorla y Sierra Nevada, los bosques de

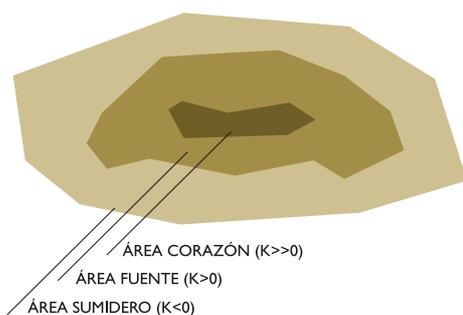


Figura 7.3

Hipótesis del nicho para explicar las áreas de distribución de las especies y el patrón decreciente de densidades desde el centro hacia los bordes del área y distribución mundial de una especie forestal europea típica, el Pico Picapinos *Dendrocopos major*. K: capacidad de porte del medio, un parámetro de la ecuación logística de crecimiento poblacional que estima el número máximo de individuos que puede alcanzar una determinada población. K es muy alta en el área corazón de la distribución de la especie, baja pero positiva en el área fuente y negativa en el área sumidero, que sólo puede ser ocupada de modo temporal. Por fuera del área sumidero la especie no está presente excepto de modo muy ocasional en forma de individuos divagantes.

Carbonero Común (*Parus major*)

las montañas de Cádiz y Málaga (alcornoques *Q. suber*, quejigares *Q. faginea* y *Q. canariensis* y pinsapares *Abies pinsapo*) y los sotos fluviales, donde se alcanzan máximos relativos de riqueza y abundancia de aves forestales. Se trata de bosques de carácter húmedo por efectos altitudinales, por exposición a vientos húmedos procedentes del mar o ligados a condiciones de alta humedad edáfica, que favorecerían por tanto los requerimientos de las aves forestales de origen norteño. Si uno busca currucas capirotadas, petirrojos o mosquiteros ibéricos al sur del Sistema Central durante la época de cría, que no lo haga en los retazos de formaciones arboladas de llanura. Más le vale acercarse a un soto fluvial bien desarrollado o darse una vuelta por bosques de montaña. Igualmente, si uno quiere ver currucas cabecinegras o rabilargas o alcaudones comunes entre Galicia y el País Vasco lo mejor será buscar matorrales o bosques abiertos lo más secos posible.

Cambios estacionales en los patrones de distribución y abundancia: las migraciones

La hipótesis del nicho puede también aplicarse a los notables cambios estacionales que experimentan las comunidades de aves forestales mediterráneas. El patrón de disminución de riquezas y abundancias hacia el sur es de hecho válido únicamente para la época de reproducción. Con la llegada del invierno, o más exactamente tras el inicio de las lluvias otoñales, muchas poblaciones de aves norteñas (currucas, mosquiteros, petirrojos, zorzales, estorninos y un largo etcétera) se desplazan hacia el sur, invernando en las zonas bajas y meridionales de las

Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*)

penínsulas mediterráneas y en el norte de África. Esta redistribución de las comunidades de aves forestales atenuaría el patrón latitudinal de variación de la riqueza y la abundancia de aves forestales, aunque no está claro hasta qué punto o si se llega incluso a invertir, pues gran parte de estas poblaciones invernantes no sólo se desplazan hacia el sur sino que además tienden a abandonar los medios forestales y a ocupar medios abiertos (matorrales y pastizales, como hacen por ejemplo los milanos reales y ambos estorninos, los negros ibéricos y los pintos *Sturnus vulgaris* centroeuropeos), cultivos leñosos (oliveras, como hacen los zorzales común y alirrojo *Turdus iliacus*) o bosques muy aclarados (dehesas de quercíneas, como hacen las palomas torcaces *Columba palumbus* o los mosquiteros comunes *Phylloscopus collybita*).

Los movimientos estacionales de las aves y de otros organismos móviles entre las regiones norteñas y meridionales de Europa, así como entre las zonas altas y bajas del entorno de los macizos montañosos meridionales, se basan en la complementareidad estacional de estos dos tipos de zonas con respecto a sus patrones de productividad primaria. La región eurosiberiana europea y las zonas altas de las montañas mediterráneas presentan máximos de productividad en primavera y verano, en forma de hojas y de insectos que se alimentan de ellas, y mínimos en invierno, cuando las bajas temperaturas impiden el crecimiento de la vegetación. En las zonas bajas de la región mediterránea, sin embargo, el principal factor limitante para el desarrollo de las plantas es la sequía estival, de manera que la máxima productividad se produce en otoño y primavera. Muchas plantas mediterráneas, y en especial las leñosas, producen además su cosecha de frutos y semillas en otoño, de manera que están disponibles para su consumo por animales frugívoros y granívoros durante el invierno hasta que germinan, una vez dispersados, con las lluvias de primavera. La producción de frutos de estas plantas tiende a ser mayor en medios abiertos,



Estornino Pinto (*Sturnus vulgaris*)

con mayor iluminación y menor competencia, que en medios forestales cerrados. Por ejemplo, los olivos cultivados y las encinas de las dehesas producen muchos más frutos que los acebuches o las encinas de las manchas de monte mediterráneo. Cualquier organismo capaz de desplazarse eficazmente de norte a sur o altitudinalmente en las regiones meridionales se verá favorecido por la selección natural, pues podrá aprovecharse de ambos periodos temporalmente complementarios de máxima productividad sin disminuir su actividad en los periodos de baja productividad. Muchas aves, que pueden desplazarse muy eficazmente por su adaptación al vuelo, han optado por esta estrategia, del mismo modo que lo han hecho otros organismos en otros momentos históricos y a otras escalas espaciales, incluyendo los seres humanos con sus rebaños transhumantes. Los zorzales, mirlos, estorninos, currucas, petirrojos e incluso mosquiteros cambian la dieta insectívora primaveral que tenían en los bosques norteños por una dieta frugívora otoñal e invernal en los bosques y matorrales mediterráneos, mientras que muchos fringílidos, palomas, grullas comunes (*Grus grus*) e incluso bastantes páridos (carboneros y herrerillos) pasan a alimentarse de las semillas producidas por plantas tanto herbáceas (gramíneas y compuestas de los pastizales) como leñosas (las bellotas de las quercíneas y los piñones de algunos pinos). La capacidad de rastrear cambios temporales en la productividad primaria, junto con una cierta plasticidad en la dieta, produce por tanto cambios temporales en los patrones de distribución y abundancia consistentes con la hipótesis del nicho, que sería en todo caso un 'nicho móvil' que se desplaza periódicamente de norte a sur y viceversa.

Petirrojo (*Erithacus rubecula*)

Origen de las comunidades de aves forestales mediterráneas

La hipótesis del nicho parece explicar bastante bien los patrones de distribución espacial y temporal que muestran en la actualidad las diferentes especies de aves que ocupan los bosques mediterráneos. Una de sus premisas implícitas, esto es, que los organismos rastrean la distribución espacial y temporal de los recursos de que dependen de modo rápido y eficaz, parece ajustarse además muy bien a las características básicas de las aves, organismos móviles y plásticos por excelencia. La explicación completa de los patrones de distribución de las características de las comunidades de aves forestales mediterráneas con base en esta hipótesis requiere sin embargo contestar una pregunta adicional: ¿por qué hay más especies de aves de carácter norteño en los bosques mediterráneos actuales que especies de carácter meridional?

La evolución de las comunidades:

¿superorganismos o agrupaciones temporales?

La contestación de la pregunta anterior requiere considerar las dos hipótesis alternativas que se han planteado para explicar el modo en que evolucionan las comunidades de organismos. Según la primera hipótesis, las comunidades serían conjuntos de especies que han estado interactuando estrechamente entre sí (compitiendo, depredándose unas a otras, estableciendo relaciones mutualistas, etc.) desde sus mismos orígenes, de manera que serían como una especie de 'superorganismo' en el que las especies más exitosas (mejores competidoras o mutualistas, por ejemplo) serían más comunes que las menos exitosas. Como predicción de este modelo se derivaría que las especies de carácter norteño estarían más adaptadas desde sus mismos orígenes a las condiciones de las formaciones arbóreas mediterráneas que las especies de carácter meridional y que todas estas especies han tenido áreas de distribución ampliamente solapadas desde su origen. Según la segunda hipótesis, las comunidades serían agrupaciones temporales de especies que han evolucionado de modo independiente en lugares distintos y que se encuentran juntas en la actualidad debido a cambios posteriores en sus áreas de distribución. Las dos predicciones alternativas de este modelo con respecto al anterior son que las áreas donde se originaron las especies de aves forestales mediterráneas actuales debieron ser diferentes (probablemente, áreas de origen norteñas, por un lado, y áreas de origen meridional,

Herrerillo Común (*Parus caeruleus*)

nales, por otro), y que las áreas de origen norteñas contribuyeron con más especies a los bosques mediterráneos actuales (por una mayor tasa de especiación o por una menor tasa de extinción) que las áreas meridionales. De este modo, las especies de carácter norteño estarían igual de adaptadas (o inadaptadas) a las condiciones de los bosques mediterráneos actuales que las de carácter meridional.

Origen y evolución de las especies de aves de las formaciones arbóreas mediterráneas

Comprobar las predicciones de las hipótesis anteriores requiere bucear en la historia buscando información sobre los lugares de origen de las especies de aves forestales actuales y sobre el modo en que sus áreas de distribución han ido cambiando después hasta la actualidad. El registro fósil, tan informativo para otros grupos de animales, es sin embargo escaso y fragmentario para las aves, animales de huesos huecos y frágiles y carentes de dientes como consecuencia de su proceso evolutivo de adaptación al vuelo. Las reconstrucciones paleogeográficas, paleoclimáticas y paleoecológicas de la historia de la cuenca mediterránea, como las desarrolladas en el Capítulo I, junto con análisis biogeográficos de las distribuciones actuales de las especies

de aves forestales y estimas del momento de su separación de otras especies mediante técnicas moleculares (similitud de proteínas o de fragmentos de ADN), pueden sin embargo proporcionarnos una información indirecta sobre estos cambios suficientemente detallada como para contrastar las predicciones planteadas.

Las reconstrucciones de la vegetación y el clima de la Cuenca Mediterránea durante los últimos 65 millones de años, esto es, tras la extinción masiva de la mayor parte de los dinosaurios, muestra un escenario cambiante en el que evolucionaron las aves modernas (que son un tipo muy peculiar de dinosaurios, al fin y al cabo). De este escenario cabe destacar dos aspectos que han influido de modo muy marcado en la evolución de las aves que actualmente ocupan los bosques mediterráneos: la formación temprana de una doble barrera meridional en dirección este-oeste, formada por el mar Mediterráneo y el desierto del Sahara, y los movimientos norte-sur de la vegetación, más o menos dificultados por estas barreras y por las cadenas montañosas europeas (que también se disponen en dirección este-oeste), que tuvieron lugar durante las glaciaciones cuaternarias. Como se detalla en el Capítulo I, estas circunstancias dieron lugar a movimientos norte-sur de los bosques de carácter templado, que pudieron refugiarse en los extremos de las penínsulas meridionales europeas durante los máximos glaciares y luego recolonizar (o colonizar) latitudes más norteñas en los interstadiales como en el que vivimos actualmente. La vegetación tropical originaria de la cuenca mediterránea, sin embargo, corrió peor suerte, pues las vías de escape hacia el sur estaban cortadas (o muy filtradas) por una doble barrera. De hecho, los últimos reductos de estas formaciones se encuentran en el archipiélago Macaronésico y, ya mucho más empobrecidos en especies, o incluso apenas representadas por pequeñas poblaciones de especies concretas como el Loro (*Prunus lusitánica*; a pesar de su nombre, un árbol de la misma familia que cerezos o ciruelos) o algunos helechos y hongos, en localidades muy concretas de las montañas mediterráneas.

Las aves ligadas a estos tipos de bosques debieron verse afectadas por esta asimetría en los movimientos latitudinales de los bosques templados y tropicales de un modo similar a lo que les ocurrió a las plantas, de forma que las tasas de extinción de las especies que se originaron en los bosques templados debieron ser mucho menores que las de las especies propias de los bosques tropicales. Las primeras podrían haberse refu-

Figura 7.4

Densidades reproductoras relativas de las ocho especies de currucas que crían en la península Ibérica según formaciones vegetales (bosques, cultivos arbolados como campiñas y dehesas, y matorrales). Los tamaños de los símbolos reflejan las densidades medias relativas según tipos de hábitat para cada especie. Las cinco primeras especies son típicamente mediterráneas y ocupan sobre todo formaciones de matorral, mientras que las tres últimas son de afinidades más eurosiberianas y son más abundantes en bosques y otros medios arbolados.

giado en las penínsulas mediterráneas durante los máximos glaciares del Pleistoceno, colonizando rápidamente a partir de ellas los hábitats favorables que iban apareciendo hacia el norte con el aumento de la temperatura estival y volviendo a estos refugios meridionales durante el invierno. Las segundas, sin embargo, se extinguirían completamente o no serían capaces de recolonizar latitudes templadas a partir de los bosques tropicales subsaharianos o insulares. De hecho, se observa una progresiva pérdida de familias de aves de carácter tropical en el Paleártico occidental a lo largo de todo el Cenozoico, mientras que en latitudes similares del Neártico, donde no existieron barreras transversales tan importantes a los movimientos de fauna y flora, este empobrecimiento ha sido mucho menor. Por ejemplo, los loros y afines (Familia Psittácidos) no se

distribuyen en la actualidad más allá del sur del Sahara en África, de manera que están completamente ausentes de Europa (excluyendo las especies introducidas) aunque el registro fósil demuestra que ocuparon parte de este subcontinente durante el Terciario. Esta familia, sin embargo, alcanza latitudes mucho más septentrionales tanto en América como en el este de Asia.

Especiación de aves mediterráneas durante las glaciaciones cuaternarias

Los procesos biogeográficos que originaron mayores tasas de extinción de las aves de afinidad tropical en el área mediterránea se aplican obviamente a las especies que surgieron antes del periodo Pleistoceno, que al parecer son la gran mayoría de las aves del Paleártico occidental según los datos moleculares disponibles. Sin embargo, el aislamiento de poblaciones en las penínsulas meridionales durante los máximos glaciares podría haber contribuido a la diferenciación de nuevas especies de aves en este periodo, de modo similar a como ha ocurrido en numerosos grupos de organismos que van desde árboles a reptiles y anfibios. Estos grupos presentan conjuntos de especies similares con distribuciones vicariantes, esto es, que ocupan áreas geográficas distintas –las penínsulas mediterráneas– pero de condiciones ecológicas similares. El origen de estas especies serían poblaciones inicialmente continuas por el norte del mediterráneo que se refugiarían en los extremos meridionales de las penínsulas mediterráneas durante los máximos glaciares, aislándose unas de otras. En los interestadiales, estas poblaciones, diferenciadas durante el periodo de aislamiento, se irían expandiendo hacia el norte hasta ocupar su distribución actual. Actualmente se dan patrones vicariantes de este tipo y tiempos de especiación que podrían ser pleistocénicos para grupos de aves ligadas a formaciones de matorral, asociados al hecho de que debieron existir formaciones abiertas similares a las actuales en las penínsulas mediterráneas incluso en los máximos glaciares. El ejemplo más clásico es el de las currucas pequeñas del género *Sylvia*, con un grupo de especies cuyos centros de distribución se encuentran en el mediterráneo occidental (las currucas de Tristán *S. deserticola*, sarda *S. sarda* y rabilarga *S. undata*), otro grupo ecológicamente muy similar pero con centros de distribución en el mediterráneo central (currucas cabece Negra *S. melanocephala*, carrasqueña *S. cantillans* y zarzera *S. communis*, entre otras), y un tercero centrado en el mediterráneo oriental (currucas mirloña *S. hortensis*

	BOSQUES	CULTIVOS ARBOLADOS	MATORRALES
<i>Sylvia undata</i>	33% 	2% 	100% 
<i>Sylvia conspicillata</i>	0	0	100% 
<i>Sylvia cantillans</i>	38% 	100% 	0
<i>Sylvia melanocephala</i>	30% 	18% 	100% 
<i>Sylvia hortensis</i>	100% 	100% 	0
<i>Sylvia communis</i>	4% 	100% 	96% 
<i>Sylvia borin</i>	21% 	100% 	0
<i>Sylvia atricapilla</i>	100% 	100% 	0

y zarcerilla *S. curruca*, entre otras) (Figura 7.4). Un proceso similar podría dar cuenta del patrón vicariante de las dos especies de águilas imperiales, la ibérica y la oriental *Aquila heliaca*, restringida a la Península Balcánica pero aparentemente más extendida en el pasado (Cuadro 7.2).

Sin embargo, no hubo refugios forestales de carácter mediterráneo en estas penínsulas, sino refugios de bosque templado donde sobrevivieron poblaciones de especies de afinidades centroeuropeas. Estos bosques templados fueron sustituidos por bosques de robles de hoja marcescente (quejigos y melojos) durante los interstadiales, en los que pudieron mantenerse las poblaciones de estas aves norteñas sin llegar a aislarse en ningún momento de las originales, con lo que no se dio una especiación generalizada de aves forestales mediterráneas durante el Pleistoceno. De hecho, apenas se ha descrito una decena de especies de aves forestales endémicas de la región Mediterránea, entre las que se encuentran cinco formas insulares, las palomas de laurisilva (*Columba bollii* y *C. junionae*, de Canarias, y *C. trocaz*, de Madeira), el Trepador Corso (*Sitta whiteheadi*) y el recientemente descrito Reyzeulo de Tenerife (*Regulus teneriffae*).

Los resultados expuestos apoyan por tanto la hipótesis de que las comunidades de aves forestales de los bosques mediterráneos tienen un origen reciente a partir de dos fuentes principales de especies, los bosques templados y los matorrales y medios abiertos mediterráneos. La primera fuente ha sido mayoritaria porque las tasas de extinción de estas aves de origen norteño fueron bajas o nulas durante las glaciaciones

pleistocénicas, las tasas de extinción de aves forestales tropicales fueron presumiblemente altas y las tasas de especiación de aves forestales mediterráneas durante el Pleistoceno fueron aparentemente muy bajas o nulas.

Diferenciación de poblaciones de aves norteñas en el mediterráneo y origen de la migración presahariana

La ausencia de refugios boscosos mediterráneos o tropicales durante los máximos glaciares (con la excepción de los refugios insulares) explica la ausencia de diferenciación de especies forestales netamente mediterráneas. Sin embargo, el aislamiento de poblaciones de carácter eurosiberiano durante estos periodos en los refugios de bosque templado que permanecieron en la Península Ibérica y el Mediterráneo oriental deja abierta la posibilidad de que hubiese diferenciación de poblaciones de estas aves norteñas en los distintos refugios meridionales durante el Pleistoceno. Si fue sólo una de las poblaciones diferenciadas la que reconquistó las latitudes más septentrionales durante los interstadiales, podrían haberse producido pares de especies emparentadas, una extendida por toda Europa y la otra restringida a una o varias penínsulas meridionales. Esta hipótesis podría explicar la distribución de algunos endemismos forestales como el Carbonero Lúgubre (*Parus lugubris*), restringido a la Península Balcánica, o del recientemente descrito Mosquitero Ibérico (*Phylloscopus brehmii*).

Otra hipótesis, recientemente desarrollada por José L. Tellería, Roberto Carbonell y Javier Pérez-Tris en la Universidad Complutense de Madrid, trata además de explicar cómo pueden coexistir poblaciones meridionales sedentarias y poblaciones septentrionales que invernán en simpatria con las sedentarias en especies ampliamente distribuidas en Europa como la Curruca Capirotada o el Petirrojo (*Erythacus rubecula*). Ambas especies presentan poblaciones sedentarias en los bosques húmedos de las montañas de Cádiz, poblaciones que están morfológicamente diferenciadas de las poblaciones migradoras que crían más al norte. Los individuos de las poblaciones migradoras son en promedio más ligeros y con alas de forma más apuntada, rasgos morfológicos que disminuyen los costes de vuelo durante la migración, mientras que los de las poblaciones sedentarias son más pesados y con alas redondeadas, rasgos que favorecen la competencia interespecífica por territorios de cría e invernada así como la manio-

Rabilargo (*Cyanopica cooki*)



Trepador Azul (*Sitta europaea*)

brabilidad en medios estructuralmente complejos como son los bosques. Esta diferenciación morfológica indica un aislamiento reproductivo entre ambas poblaciones, que de hecho se reproducen en zonas distintas dentro de su área de distribución y se segregan en invierno de modo que las poblaciones sedentarias permanecen en los bosques donde se reproducen mientras que las migradoras ocupan los matorrales periféricos explotando su cosecha otoñal e invernal de frutos. La segregación parece basarse en la mayor capacidad competitiva de los residentes, aparentemente mediada por su mayor tamaño y por las ventajas asociadas a la posesión de un territorio conocido.

Las poblaciones sedentarias, acantonadas en estos enclaves húmedos del sur de Europa, derivarían directamente de las poblaciones que quedaron refugiadas en estas zonas durante los máximos glaciares. La retracción de los bosques templados hacia el norte y hacia las partes altas de las montañas, más favorables para la reproducción durante el seco verano mediterráneo, y el desarrollo de la vegetación mediterránea en el sur, de óptimo productivo otoño-invernal, podría haber supuesto una presión selectiva hacia el desarrollo de la estrategia migradora característica de las poblaciones que iban recolonizando Europa hacia al norte, mientras que los costes asociados a la migración (riesgos de mortalidad, mayor gasto energético, abandono periódico del territorio, etc.) podrían haber evitado la eliminación de las poblaciones sedentarias por exclusión competitiva de las poblaciones invernantes.

Esta atractiva hipótesis supone un cambio importante

en el significado ecológico y evolutivo de estas poblaciones andaluzas de especies de óptimo eurosiberiano. Por un lado, las zonas que ocupan no serían anomalías marginales, ligada a condiciones ambientales peculiares, del área sumidero definida por la hipótesis del nicho, sino áreas corazón separadas de otras áreas corazón equivalentes. Por otro, estas poblaciones no serían recientes colonizadoras del borde meridional del área de distribución de estas especies eurosiberianas, sino las propias fuentes originales de todas las poblaciones europeas, o al menos de parte de ellas, si se produjeron procesos similares en los refugios forestales pleistocénicos del Mediterráneo oriental. Aunque no se trate de poblaciones amenazadas de espectaculares aves endémicas de los medios semiabiertos mediterráneos, sino de poblaciones relictas de aves forestales de lo más común, su significado evolutivo las hace ser tanto o más interesantes, importantes y merecedoras de estudio y esfuerzos de conservación.

Papel de las aves forestales en el funcionamiento de los bosques mediterráneos

¿Son las aves adornos en los ecosistemas o elementos clave para su funcionamiento?

Existe abundante literatura científica que relaciona los niveles de diversidad biológica con la funcionalidad de los sistemas ecológicos que la sostienen. Dado que la diversidad específica de aves forestales disminuye hacia el sur en la Península Ibérica, al menos durante la época de cría, cabría preguntarse si estos patrones de distribución de la diversidad tienen algún efecto sobre el funcionamiento de los bosques mediterráneos o si, por el contrario, las aves simplemente van rastreando sus recursos, de modo que su diversidad simplemente indica recursos abundantes o diversos por razones ajenas a la presencia de dichas aves. Los argumentos desarrollados hasta el momento, junto con la propia estrategia vital del grupo, marcada por su enorme movilidad, apoyarían en principio la segunda opción. Otro apoyo a esta opción es la comparación del papel ecológico de dos especies de dieta y posición en la cadena trófica similares, pero pertenecientes a dos grupos animales diferentes. El Águila Imperial Ibérica, un ave, y el Lince Ibérico (*Lynx pardinus*), un mamífero, son dos grandes depredadores endémicos de los bosques abiertos mediterráneos peninsulares que están altamente especializados en alimentarse de conejos (*Oryctolagus cuniculus*), también endémicos (o casi). La dinámica poblacional de las águilas imperiales parece

Totovía (*Lullula arborea*)

dependen estrechamente de la de los conejos, de manera que su presencia, abundancia, éxito reproductor, etc. tiende a reflejar fielmente las fluctuaciones poblacionales de su presa. El linco también depende de los conejos, pero su efecto negativo sobre las poblaciones de otros carnívoros generalistas que también consumen conejos parece favorecer las poblaciones de sus presas en mayor medida de lo que su presión depredadora las desfavorece. De este modo, el mamífero estaría desempeñando un papel clave en la red trófica en que se integra, mientras que el ave se añadiría de modo más o menos oportunista a esta red trófica en función de la abundancia de su presa.

Estas y otras observaciones han llevado a algunos eminentes ecólogos a postular que las aves serían meros adornos en la mayor parte de los sistemas ecológicos, con lo que sus patrones de distribución serían poco relevantes para su funcionamiento. Otros ecólogos no menos eminentes, sin embargo, han señalado que algunas especies o grupos de especies de aves desempeñan papeles muy importantes en el funcionamiento de los sistemas en que se integran. ¿Qué puede estar ocurriendo en los bosques mediterráneos?

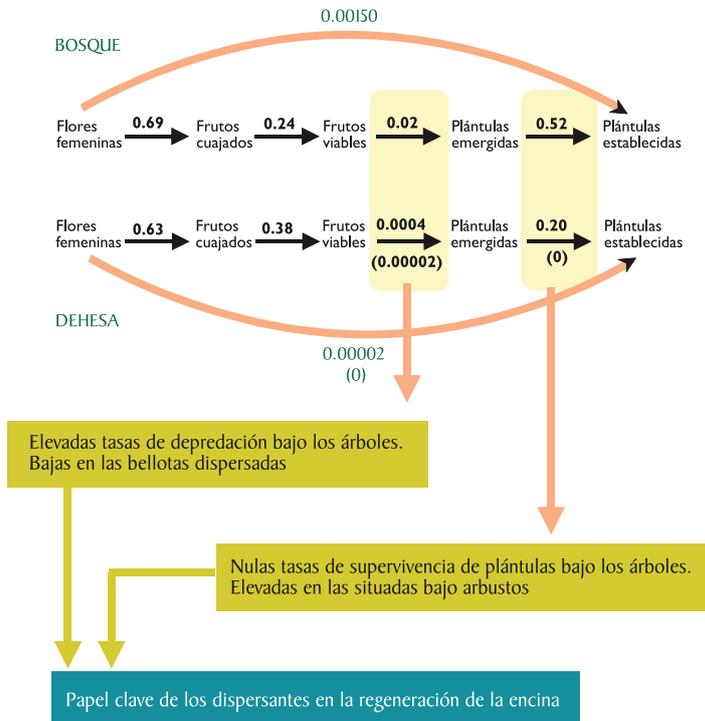
Interacciones de las aves con las plantas que forman el bosque

Los bosques de las zonas templadas, entre los que se incluyen los bosques mediterráneos, se caracterizan

por una diversidad comparativamente baja de especies arbóreas, siendo frecuentemente dominados por una sola especie. Por esta razón, la dinámica de la regeneración de estas especies vegetales dominantes condiciona en gran medida los procesos esenciales a nivel de ecosistema y la historia vital de los organismos que dependen de ellas, comportándose por tanto estos árboles dominantes como ingenieros de ecosistemas. De este modo, los procesos que determinan el éxito de la regeneración de estos árboles determinan tanto su dinámica poblacional como la funcionalidad a largo plazo del sistema que constituyen. Las aves pueden condicionar de tres modos principales el éxito reproductor de los árboles: favoreciendo su crecimiento o su fecundidad mediante el consumo de insectos herbívoros y defoliadores, reduciendo su fecundidad mediante el consumo de sus semillas, o favoreciendo su reclutamiento mediante la dispersión de estas semillas a lugares favorables para su germinación y para el establecimiento de las plantas jóvenes. De este modo, existen la menos tres vías por las que las aves pueden ser importantes para el funcionamiento de los bosques mediterráneos.

Aves insectívoras y granívoras

El potencial papel de las aves como controladoras de las poblaciones de insectos que se alimentan de las hojas de árboles y arbustos es la base de las campañas de colocación de cajas nidaderas para aves insectívoras forestales en los bosques jóvenes o explotados, deficientes en agujeros adecuados para la nidificación de estas aves. Curiosamente, se han colocado cientos de miles de estas cajas durante decenios en España sin comprobar si esta hipótesis se cumplía o no en nuestras latitudes. La primera prueba preliminar de que esta hipótesis se cumple en bosques mediterráneos la publicó Juan José Sanz, del Museo Nacional de Ciencias Naturales, a finales del año pasado. Los melojos situados en una zona con cajas nidaderas, ocupadas por papamoscas cerrojillos *Ficedula hypoleuca*, herrerillos comunes *Parus caeruleus* y carboneros comunes *P. major*, fueron ligeramente más fecundos que los situados en una zona próxima pero sin cajas. Un experimento algo más drástico realizado con encinas (*Quercus ilex*) por Fernando Pulido, de la Universidad de Extremadura, Anders Møller, de la Université Pierre et Marie Curie de París, y el autor mostró que el efecto de los insectos herbívoros sobre la fecundidad de estos árboles era pequeño, retrasado al año siguiente y



Aves frugívoras y dispersantes de bellotas

Las semillas de los árboles y arbustos mediterráneos deben de ser dispersadas a una cierta distancia de la planta madre para tener alguna posibilidad de producir un nuevo individuo reproductor. Para muchas especies, el agente dispersante es un animal, normalmente un ave o un mamífero, que consume el fruto carnoso que rodea las semillas y luego defeca o regurgita éstas, como se describe en detalle en otras secciones de este mismo volumen (Capítulo 8 y Cuadro 8.2). Otras especies de plantas muy importantes en los bosques mediterráneos, las fagáceas del género *Quercus*, no presentan frutos carnosos sino bellotas secas, pero aun así son dispersadas por animales que almacenan bellotas para su consumo posterior; dejando algunas sin consumir por su mala memoria o porque se mueren antes de consumirlas todas.

La importancia de la dispersión de las bellotas por animales para el mantenimiento a largo plazo de los bosques de quercíneas e incluso de la propia dinámica de los paisajes mediterráneos ha comenzado a ponerse de manifiesto muy recientemente, y es debida a los estrictos requerimientos de las encinas, melojos, quejigos y alcornoques a la hora de consumir su esfuerzo reproductor. Prácticamente todas las bellotas que no son dispersadas son consumidas, y las que son dispersadas deben serlo al interior de matorrales 'nodriza' que evitan la desecación de la bellota o de la plántula tras su germinación y el consumo de las plantas jóvenes por grandes herbívoros (Figura 7.5).

Al contrario de lo que ocurre con las aves y mamíferos frugívoros, existen muy pocas especies que dispersen las bellotas a través de sus almacenes. Entre los mamíferos destaca el Ratón de Campo (*Apodemus sylvaticus*), y quizás algún otro ratón o el Lirón Careto (*Eliomys quercinus*). Se trata de especies de pequeño tamaño y con áreas de campeo también pequeñas, con lo que la dispersión que pueden realizar se produciría a muy corta distancia. Estas especies están además ligadas en general a la presencia de cobertura de matorral que les proteja de sus depredadores, con lo que su papel como dispersantes estaría restringido al interior de las manchas de bosque y matorral con arbolado más o menos denso y, como mucho, a sus bordes. En cuanto a las aves, el Arrendajo es el dispersante de bellotas por excelencia, aunque existen algunas citas de dispersión de bellotas por otros córvidos, como la Urraca (*Pica pica*) y el Rabilargo (*Cyanopica cyanus*, o quizás *C. cooki*, según se ha propuesto recientemente). Los Arrendajos son aves de origen norteño que como tales parecen presentar un patrón de disminución

Figura 7.5

Pérdidas sucesivas de capacidad reproductiva en la encina *Quercus ilex*, medidos como la proporción de propágulos que sobreviven a cada una de las transiciones que constituyen el ciclo anual de regeneración del árbol. Se muestran los valores para una población de bosque, donde existe regeneración natural, y para una población de dehesa, en la que dicha regeneración es inexistente. En el caso de la dehesa, las cifras superiores de las dos últimas transiciones incluyen bellotas dispersadas artificialmente y las inferiores no las incluyen. Los cuadros señalan las transiciones que explican la nula regeneración de las poblaciones de dehesa en comparación con las de bosque y su interpretación biológica.

mediado por el efecto de la herbivoría sobre la condición física de los árboles. Los árboles de los que se eliminaron los insectos herbívoros mediante la aplicación de un insecticida presentaron una mayor estabilidad en el desarrollo de sus hojas en el año siguiente, y esta estabilidad del desarrollo se relacionó directamente con la producción de flores y bellotas en ambos años de estudio. No obstante, estos efectos encadenados, aunque significativos, sólo contribuyeron en un pequeño porcentaje a la determinación del tamaño de la cosecha final de los árboles. De este modo, la disminución de las poblaciones de insectos herbívoros debida a la depredación por aves insectívoras u otros factores (climatología, otros depredadores, parásitos, parasitoides, etc.) no es probable que tenga un efecto muy importante sobre la demografía de los árboles mediterráneos, de modo que las aves insectívoras no parecen ejercer un papel muy importante en el funcionamiento de estos bosques. Algo parecido puede decirse de las aves granívoras, cuyas tasas de depredación de bellotas y otros frutos son típicamente bajas, sobre todo en comparación con las tasas observadas para otros animales como coleópteros, que actúan como depredadores predispersivos, y mamíferos (roedores y ungulados), que actúan como depredadores postdispersivos.



Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*)

de sus densidades hacia las zonas bajas meridionales. Seleccionan zonas de cobertura forestal prácticamente continua, siendo raros en bosques aclarados y dehesas con o sin matorral. Lo poco que se sabe sobre su comportamiento de dispersión en bosques mediterráneos, estudiado en Sierra Nevada por José M. Gómez, de la Universidad de Granada, sugiere que prefieren almacenar las bellotas en plantaciones de pinos, desplazándose para ello distancias medias de unos 400 m y máximas de hasta un kilómetro. Los pinos parecen ser buenas nodrizas de las bellotas y plántulas de encina, al menos durante sus primeros años de vida, a juzgar por las densidades de plántulas encontradas tanto en Sierra Nevada como en los pinares del Parque Nacional de Cabañeros por Raúl Bonal, de la Universidad de Castilla-La Mancha (8 y 3 por 100 m², respectivamente).

Diversidad de especies de aves y sostenibilidad de sistemas forestales

Diversidad de especies de aves y sostenibilidad ecológica

Los resultados, aún muy preliminares, descritos en el apartado anterior sugieren que el Arrendajo tendría un papel importante en la dispersión a larga distancia de las bellotas y en la recolonización de manchas ocupadas por especies distintas a las quercíneas, complementado por el papel de los roedores en el mantenimiento del reclutamiento dentro de las manchas. En todo caso, se trata de muy pocas especies de aves y mamíferos que tienen sin embargo un papel clave en el funcionamiento de los bosques mediterráneos, determinando en gran medida su persistencia a largo plazo (su sus-

Curruca Carrasqueña (*Sylvia cantillans*)

tentabilidad o sostenibilidad ecológica). Curiosamente, y debido a rasgos básicos de su biología, estas especies están ligadas a zonas de bosque mediterráneo denso relativamente pobres en especies tanto de aves como de mamíferos, con lo que la relación entre diversidad y funcionalidad no parece cumplirse en estos bosques. El valor de la diversidad como indicador de sustentabilidad se deriva de teorías desarrolladas sobre todo a partir del estudio del plancton marino y de grandes lagos, así como de pastizales, en las que todas las especies presentes son más o menos equivalentes desde el punto de vista del funcionamiento del sistema. En sistemas más complejos, sin embargo, las distintas especies no son equivalentes en lo que se refiere a su funcionamiento, sino que algunas están íntimamente ligadas o incluso son responsables del funcionamiento de procesos clave para el funcionamiento del sistema, mientras que otras se asocian de modo más o menos pasivo con rasgos del hábitat derivados del funcionamiento de estos procesos clave sin intervenir en ellos. Esto es lo que parece ocurrir en los bosques mediterráneos.

Diversidad de especies de aves y sostenibilidad económica

Los bosques mediterráneos son sistemas naturales con elevados niveles de diversidad biológica. Sin embargo, estos niveles tienden a aumentar cuando son explotados y aclarados para formar dehesas arboladas, hasta el punto que estas dehesas son uno de los pocos sistemas no naturales incluidos dentro de la lista de hábitats protegidos por la Directiva Hábitats de la Unión Europea. Dentro de este sistema de explotación, que afecta a la inmensa mayoría de los bosques mediterráneos andaluces y extremeños, las riquezas de organismos varían además en función de los efectos del manejo humano sobre la estructura de la vegetación, tanto subarbórea (presencia de cultivos de cereal o manchas de matorral) como arbórea (densidad de árboles). Estas tendencias



se observan en varios grupos de organismos (aves incluidas) y para un amplio rango de escalas espaciales, y parecen deberse a la íntima coexistencia espacial en las dehesas de elementos faunísticos y florísticos forestales, asociados al arbolado y al matorral, y de elementos propios de zonas abiertas, asociados a los pastizales y cultivos sobre los que crecen los árboles. La coexistencia de distintos usos en una misma finca, así como la coexistencia regional de dehesas y otros tipos de hábitat, contribuye al mantenimiento de especies adicionales tales como las grullas comunes y palomas torcaces, que necesitan dormitorios seguros además de encinas que produzcan bellotas, y águilas imperiales, buitres negros y otras rapaces, que necesitan zonas de arbolado denso y desarrollado para nidificar y zonas de arbolado aclarado para buscar alimento.

tats, sino que se requieren perturbaciones como el fuego o el uso humano, que serían las causas últimas de esta diversidad. De este modo, la diversidad biológica de las dehesas tampoco contribuye a su sustentabilidad ecológica, pero podría contribuir a su sustentabilidad económica si esta diversidad fuese valorada adecuadamente por la sociedad. Su declaración como hábitat prioritario es una muestra de esta valoración, que podría materializarse a través de los ingentes presupuestos de la Política Agraria Comunitaria (PAC) dirigidos a financiar tipos de uso de la tierra menos productivos desde el punto de vista comercial (bienes de mercado), pero que deberían servir para mantener e incrementar la diversidad biológica a escala local, regional o continental. Aunque esta segunda suposición raramente se ha evaluado con rigor, la legislación que la sustenta introduce un valor económico y social a la diversidad biológica de sistemas agrarios como las dehesas que puede ser clave para su sustentabilidad económica a largo plazo. Las aves pueden jugar, y de hecho están jugando, un importante papel en esta valoración debido a su vistosidad y popularidad, señalada en la introducción de este capítulo.

Las comunidades de aves que ocupan en la actualidad los bosques mediterráneos son el fruto de una larga y apasionante historia evolutiva, en la que han intervenido además los seres humanos desde sus mismos orígenes. Las aves juegan además un importante papel en el funcionamiento y sustentabilidad de los bosques mediterráneos, bien a través de la actividad de especies concretas interactuando con especies vegetales clave o bien a través de los valores ambientales que genera su diversidad, rareza o importancia evolutiva. Conocerlas mejor puede por tanto ayudarnos a conocer y conservar mejor estos bosques tan peculiares e importantes por la riqueza de organismos que contienen. Esperamos que estas palabras hayan contribuido en este empeño.



Aguila Culebrera (*Circus gallicus*)

No obstante, estos elevados niveles de diversidad no contribuyen a mantener estas mezclas de usos y hábi-

Evolución del plumaje en el
Aguila Imperial. Dibujo original de
José A. Valverde.



Cuadro 7.1

El Buitre Negro

José A. Donázar

El Buitre Negro (*Aegypius monachus*) es la mayor de las aves de presa carroñeras que habitan el Viejo Mundo (Eurasia y África). Presenta una amplia distribución, desde la Península Ibérica al centro de Asia, pero sus poblaciones son siempre escasas, fundamentalmente debido al acoso que ha sufrido por la presión humana.

El Buitre Negro llega a alcanzar hasta los 12,5 kg de peso y 3 metros de envergadura. Sus adaptaciones a los hábitos carroñeros se manifiestan de un modo más evidente en su pico extremadamente robusto, capaz de romper los duros tendones y pieles de los grandes ungulados. El dimorfismo sexual es muy poco evidente, las hembras tienden a ser ligeramente mayores que los machos pero presentan un plumaje absolutamente similar: un manto de color marrón oscuro, color que también es característico de las plumas que forman el collar que cubre la parte baja del cuello. La cabeza está recubierta por plumas cortas de color blanco. Los jóvenes recién emancipados presentan un manto casi negro y una mancha, también negra, en la cara, a modo de "antifaz". Mediante mudas sucesivas el plumaje tiende hacia el diseño de adulto, alcanzándose éste a los 6 o 7 años de vida.



Distribución y tamaño de las poblaciones

El Buitre Negro ha ocupado históricamente todo el circunmediterráneo (sur de Europa y norte de África, Oriente Medio, y el Asia Central hasta Mongolia. En España ha habido históricamente poblaciones de esta especie en todo el centro y sur de la Península, faltando, al parecer, solamente de Pirineos, montañas cantábricas y Galicia. Las principales áreas de nidificación se encuentran en las sierras cacereñas, Montes de Toledo, Gredos y Sierra Morena. Existe una peculiar población insular en Mallorca. Los juveniles en la fase de dispersión pueden ser observados en toda la península. La población de Buitres Negros españoles se estimó en el año 1999-2000 en 1360 parejas. Extremadura con 560 parejas, Castilla-La Mancha (238 parejas) y Andalucía (195 parejas) albergan las mayores

concentraciones. Cuando se atiende al tamaño de la colonia destacan las de Monfragüe (240 parejas), Cabañeros (140 parejas) e Iruelas (112 parejas). En Andalucía existen cinco núcleos de reproducción, todos ellos en Sierra Morena: Sierra Pelada (75 parejas), Andújar (57 parejas), Sierra Norte de Sevilla (22 parejas), Hornachuelos (37 parejas), y Santisteban (4 parejas).

El hábitat: nidificación y alimentación

Los Buitres Negros construyen un nido muy voluminoso en árboles de cierto porte, escogiendo generalmente dentro de la masa arbórea aquellos situados en la zona alta de las laderas y con una accesibilidad apropiada para aves de este tamaño. Con el paso de los años y de sucesivas recargas de ramas el nido puede alcanzar tamaños descomunales de hasta tres metros de

altura y dos de diámetro. Este mismo volumen suele determinar que los nidos acaben derrumbándose con ocasión de tormentas y vendavales, cuando la estructura se empaqueta de agua y adquiere un peso inusual. Las colonias se componen de agrupaciones "laxas" de nidos separados entre sí por distancias variables, desde unas decenas de metros a varios kilómetros.

Los Buitres Negros buscan su alimento en áreas despejadas y semiarboladas: pastizales, dehesas, y también en extensiones de matorral si éste no es excesivamente denso. Seleccionan preferentemente áreas de alto uso ganadero y cinegético (con abundancia de conejos) y zonas donde existen muladares. Los desplazamientos pueden ser de muy amplio rango. Se ha comprobado que buitres de Sierra Pelada (Huelva) marcados con emisores se desplazan habi-

tualmente hasta 70 km de distancia del núcleo de cría, internándose en áreas vecinas de Portugal y Extremadura.

Dieta y ciclo reproductor

En Andalucía y en el conjunto de Iberia, los Buitres Negros basan su alimentación en carroñas de ganado doméstico, fundamentalmente ovejas y cabras, y en cadáveres de pequeños animales, desde conejos y liebres a aves y carnívoros domésticos como perros y gatos. Es muy notable que todos los estudios realizados sobre selección de dieta señalan que estos buitres, durante la reproducción, prefieren buscar y aprovechar cadáveres de conejos y otras pequeñas presas frente a los de ungulados, aunque estos se encuentren disponibles. Este fenómeno puede ayudar a explicar por qué el Buitre Negro tiene una distribución tan coincidente con la de la

máxima densidad de conejo en los ecosistemas mediterráneos. La reproducción representa para los Buitres Negros una ardua tarea en la que se implican ambos sexos durante nueve meses al año. La reparación de los nidos, el cortejo y las cópulas comienzan en diciembre-enero y las puestas (de un solo huevo) se suceden a lo largo de febrero y marzo. Los pollos nacen tras unos 60 días de incubación. El desarrollo de los pollos es muy lento, permanecen en el nido hasta 110 días y, tras los primeros vuelos, aún dependen de los padres durante un periodo variable. Los jóvenes en dispersión se desplazan a regiones muy alejadas de su lugar de nacimiento, como revelan los seguimientos de aves marcadas. No obstante regresan posteriormente para reproducirse a las áreas cercanas a su lugar de nacimiento.

Conservación

El Buitre Negro ha desaparecido de amplias regiones de Eurasia donde antaño fue común. La especie ya no está presente en la mayor parte del circummediterráneo, a excepción de Iberia, y ha pasado a la historia en la mayor parte de las islas donde se le podía encontrar en el siglo XIX, como Cerdeña, Sicilia y Chipre. Hoy en día sólo es relativamente abundante en determinadas partes de Iberia y en algunas regiones de Asia central como Mongolia y norte de China. En España, la especie ha desaparecido de los macizos montañosos más exteriores a su actual distribución: este de Andalucía, levante, Sistema Ibérico. Es difícil determinar la magnitud del declive de la población española, pero sin duda se perdieron millares de parejas.

Actualmente, España mantiene el 90% de la población europea; solo quedan unos pocos Buitres Negros en Francia (donde han sido reintroducidos) y en Grecia.

Las causas de este declive poblacional son conocidas sólo en parte. Es muy probable que el desplome ocurrido entre mediados de los siglos XIX y XX fuera provocado

por la persecución humana, directa e indirecta. Es bien sabido que muchos Buitres Negros fueron muertos por colectores para pasar a engrosar las listas de especímenes depositados en museos europeos, solamente desde España el número se acerca a 200. Probablemente la matanza fue mucho mayor en su momento. También, numerosas puestas fueron recogidas con los mismos fines. De todos modos, estas colectas se enmarcaban en un contexto generalizado de persecución a las aves de presa y los mamíferos carnívoros mediante métodos mortíferos: escopetas y venenos. La incidencia del uso de la estricnina como método de combate frente a los daños causados por lobos debió ser brutal. Probablemente hay que achacar al uso de venenos la desaparición del Buitre Negro de algunas zonas, como el este peninsular.

A las persecuciones se podrían añadir como factores potenciales influyentes en el declive la desaparición de los recursos explotados por la especie. Por una parte, podría pensarse que la cabaña ganadera, que sufrió un acusado descenso desde mediados del siglo XX podría haber deter-

minado una reducción de la disponibilidad de alimento de éste y otros buitres. Sin embargo, la caída del Buitre Negro comenzó mucho antes y todos los estudios que se han realizado estiman que la disponibilidad de alimento, al menos globalmente, ha sido siempre suficiente para mantener sus poblaciones. Por otro lado, desde los años 50 muchas colonias de Buitres Negros, especialmente en el sur de la Península Ibérica, sufrieron los efectos de políticas forestales tendentes a favorecer especies de crecimiento rápido como pinos y eucaliptos. En Andalucía, amplias áreas de monte mediterráneo fueron destruidas, y con ellas sus buitres negros, precisamente en un momento en que la especie alcanzaba sus mínimos poblacionales conocidos (cerca de 300 parejas en los años 70).

A partir de 1973 las aves de presa quedan protegidas por ley. En 1984 queda totalmente prohibido el uso de venenos. Estas medidas, unidas a campañas de divulgación dar lugar a un mayor respeto hacia estas aves. Consecuentemente, las poblaciones de Buitres Negros comienzan a remontar hasta alcanzar los niveles actuales.

No obstante, la destrucción de áreas de cría continua en algunos casos como en la Sierra Pelada de Huelva.

Paralelamente esta colonia detiene su crecimiento en los años 90. Estudios detallados señalan no obstante, que las molestias causadas por malas prácticas forestales no son las responsables de este declive sino que ha vuelto a hacer su aparición el fantasma de la mayor amenaza para el Buitre Negro: el uso ilegal del veneno. Con la llegada de la neumonía hemorrágica del conejo renace en España el uso generalizado de venenos contra predadores, acusados esta vez del nuevo declive de las poblaciones del pequeño mamífero. El problema no deja de crecer y entre 1990 y 2000 se recogen más de 300 buitres negros envenenados en nuestro país. Colonias con un buen seguimiento como Sierra Pelada revelan mortalidades anuales de aves adultas cercanas al 20%, cifra que, para una rapaza de larga vida como el Buitre Negro supone una inevitable caída en la población. El efecto del veneno es apreciable también en el éxito reproductor: al morir los adultos, puestas y pollos fracasan inexorablemente.

El mantenimiento de nuestras poblaciones de Buitres Negros pasa necesariamente por la conservación en buen estado de aquellas manchas de bosque y matorral mediterráneo donde se reproduce y donde encuentra su principal alimento en época de cría, el conejo. No obstante, nada de esto será útil si no se ataja el grave problema del uso ilegal de tóxicos. La facilidad del acceso a estos productos (se están usando pesticidas agrícolas) y la impunidad general reinante no hacen sino complicar la solución de este problema, común a otros grandes carroñeros ibéricos como el quebrantahuesos, el alimoche o el milano real. En consecuencia, las medidas de conservación necesarias serían por orden de importancia (1) atajar el uso de venenos mediante legislación y campañas de divulgación adecuadas; (2) gestión de masas forestales en áreas de cría de la especie compatibilizando usos tradicionales y conservación de los buitres; (3) mantenimiento y potenciación de los recursos tróficos: ganadería extensiva y conejo.



Cuadro 7.2

El Águila Imperial

Juan José Negro

El Águila Imperial Ibérica (*Aquila adalberti*) es una de las aves de presa con más alto riesgo de extinción del mundo. En la actualidad sólo hay constancia de que nidifique en el centro y sur de España, en cuyo caso se trataría de un endemismo ibérico. Esta característica es única en nuestra avifauna, pues ninguna otra especie presenta una distribución tan restringida.

Las Águilas Imperiales Ibéricas son aves imponentes, con más de dos metros de envergadura de punta a punta del ala y unos tres kilos de peso. Son las rapaces cazadoras de mayor tamaño en España detrás de su pariente cercana el Águila Real (*Aquila chrysaetos*). No hay diferencias en el plumaje de machos y hembras, aunque éstas tienden a ser de mayor tamaño. Los adultos muestran un plumaje oscuro en el que destacan las plumas escapulares (“hombros”) y las del borde anterior de las alas de color blanco puro. Las plumas de la cabeza y parte posterior del cuello presentan además un contrastado tono dorado. Al dejar el nido los jóvenes tienen un plumaje uniformemente anaranjado. En sucesivas mudas este plumaje se aclara primero y se oscurece después hasta alcanzar el plumaje de madurez a los cinco o seis años de edad. En el pasado, al Águila Imperial se la llamó “águila carmelita” porque su plumaje recordaba al hábito vestido por los religiosos del mismo nombre.



La imperial ibérica presenta un gran parecido con el Águila Imperial Oriental (*Aquila heliaca*), distribuida por bosques y estepas desde Hungría hasta Mongolia. Brehm describió a nuestra imperial ibérica para la ciencia en 1860 y le dio el nombre de *Aquila adalberti* en honor de un príncipe germano, Adalberto de Baviera. A partir de 1914, Hartert la consideró tan solo como una subespecie del Águila Imperial Oriental, denominándola por tanto *Aquila heliaca adalberti*. Este criterio prevaleció durante más de 60 años, hasta que investigadores de la Estación Biológica de Doñana realizaron estudios biométricos y de patrones de coloración en ejemplares depositados en museos europeos que habían sido colectados a lo largo y ancho de su área de distribución mundial. Las diferencias encontradas entre las águilas ibéricas y las de otras poblaciones motivaron que estos investigadores propusieran en 1976 que se trataba de especies separadas, retomando además el nombre científico inicialmente propuesto por Brehm.

Ya en los años 1990, las nuevas técnicas de secuenciación del ADN permitieron estimar la distancia genética entre individuos pertenecientes a las dos especies de Águilas Imperiales. Estos trabajos revelaron una diferencia entre ambas del 1,7-1,8 % en la secuencia del gen del citocromo b del ADN mitocondrial. Tal grado de variación es comparable al que separa otros pares de especies claramente distintas del mismo género, tales como las Águilas Moteada y Pomarina, que presentan una gran diferencia en tamaño y que no hibridan a pesar de que sus áreas de distribución se solapan. Este análisis genético sugirió además que las dos especies de Águilas Imperiales comenzaron a evolucionar de forma independiente hace unos 900.000 años. El factor desencadenante de esta separación pudo ser una gran glaciación que dejara aislada durante miles de años a una población de imperiales en la península Ibérica.

Distribución y tamaño poblacional

No hay evidencias de que en el pasado el Águila Imperial Ibérica haya mantenido poblaciones reproductoras importantes fuera de la Península Ibérica, aunque aún hoy día se

realizan avistamientos en el norte de África que podrían corresponder a jóvenes ibéricos en dispersión. En la actualidad sólo cinco Comunidades Autónomas españolas pueden presumir de tener imperiales nidificantes (Fig. 7.2.1). Se trata

de Madrid, las dos Castillas, Extremadura y Andalucía. Desde el punto de vista geográfico, puede decirse que las águilas habitan el cuadrante suroccidental de la península. Los núcleos de cría principales son, mencionados de norte a

sur, los siguientes: (1) la Sierra de Guadarrama y Monte del Pardo; (2) Valle del Tiétar; (3) Serranías Extremeñas; (4) Montes de Toledo; (5) Sierra Morena; y (6) Marismas del Guadalquivir. La población española, y con-

secuentemente mundial, de Águilas Imperiales se estimó en unas 135 parejas en el año 2001. Andalucía y Extremadura, con cerca de 40 parejas reproductoras cada una, son las dos comunidades que albergan un mayor número

ro de águilas. Los hábitats que ocupan en estas regiones son bosques y matorrales mediterráneos en los que predominan encinas, alcornoques y pinos. La población de águilas andaluzas es particularmente densa en Sierra Morena Oriental (provincia de Jaén), zona de abundante conejo, su presa básica como se explica más abajo. También cabe destacar la única población que se encuentra al nivel del mar, en el Parque Nacional de Doñana y su entorno. Las águilas de Doñana, protegidas desde hace casi 40 años, llegaron a sumar más de quince parejas en los años 1990, aunque en el 2000 esta población se ha reducido a nueve parejas, probablemente debido al renovado uso de veneno en cotos de caza situados en la periferia del área protegida.

Dieta y reproducción

La presa del águila por antonomasia es el conejo silvestre. En esto se parece al linco ibérico, un carnívoro que como ella está pagando cara su especialización dietaria. Los conejos, debido primero a la mixomatosis y después a la fiebre hemorrágica, han sufrido un tremendo declive en la segunda mitad del siglo XX. El conejo ha arrastrado en su caída a sus principales predadores, que en el caso de lince y águilas no han encontrado aún una presa que compense su pérdida. Sin embargo, a pesar de su dependencia del conejo, el espectro alimentario

de la imperial ibérica es variado. Se sabe que ha consumido más de 90 especies diferentes de vertebrados, incluyendo lagartos, liebres, zorros, palomas y, en las marismas de Doñana, también gansos, fochas y patos. En ocasiones, particularmente en invierno, pueden suplementar su dieta con carroña, hábito que facilita el que se intoxiquen por consumo de cebos envenenados. Las Águilas Imperiales construyen sus propios nidos en las copas de grandes árboles. En Andalucía los nidos se encuentran generalmente en pinos de diversas especies, aunque también es frecuente encontrarlos en alcornoques y eucaliptos. La actividad reproductiva se extiende prácticamente a lo largo de todo el año. Las parejas comienzan sus vuelos de cortejo en diciembre, reparan el nido y comienzan las cópulas en enero. La puesta de los huevos, en número de 1 a 4, se realiza entre mediados de febrero y finales de marzo. El período de incubación se prolonga durante 44 días y los pollos nacen desde principios de Abril hasta mediados de Mayo. Los pollos permanecen en el nido una media de 75 días. Después seguirán en el entorno del nido durante unas cuantas semanas en las que aún reciben comida de sus progenitores. La dispersión de los jóvenes, que pueden alejarse a decenas o centenares de kilómetros de su nido natal, comienza en el mes de septiembre.

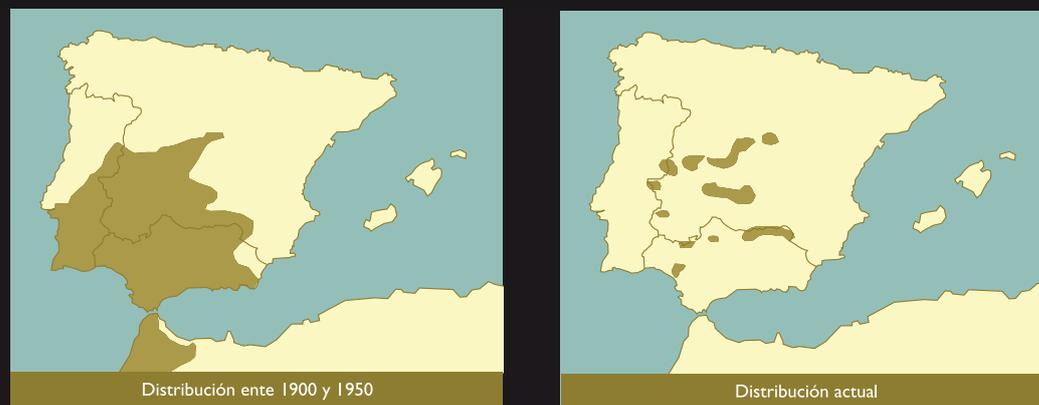
Problemas de conservación

Desde su descubrimiento para la ciencia en el siglo XIX, las Águilas Imperiales fueron piezas codiciadas por los coleccionistas. Aún se conservan decenas de pieles de la especie, o huevos expoliados de sus nidos, en museos europeos y norteamericanos. Una gran parte de este material se recolectó en las marismas del Guadalquivir a finales del siglo XIX y principios del XX, dando lugar a que en Doñana hubiera menos Águilas Imperiales en aquella época que en la actualidad. Las Águilas Imperiales están protegidas por la ley en España desde hace más de 25 años. Con anterioridad en muchos lugares se fomentaba su exterminio. Las llamadas Juntas de Extinción de Alimañas, establecidas en la posguerra española, recompensaban a todo aquel que presentara pruebas de haber abatido aves de presa, y entre ellas probablemente se incluyeron numerosas Águilas Imperiales. Pero justo cuando se reconoce el papel beneficioso de todas las aves de presa y se decreta su protección en España, hace su aparición el principal verdugo de las águilas en tiempos modernos. Se trata de las líneas eléctricas de distribución que sirven energía a casas rurales o pequeños núcleos de población y que electrocutan tanto a las Águilas Imperiales como a cual-

quier otra ave de mediano o gran tamaño que utilice los postes como atalaya de caza o simplemente para reposar. En el área de Doñana, los tendidos eléctricos comienzan a instalarse de forma significativa en el año 1974. A partir de ese momento y hasta el presente, el 60% de las Águilas Imperiales cuya causa de muerte es conocida se electrocutaron en tendidos eléctricos. Ante este tipo de enemigo no cabe que las águilas desarrollen ningún mecanismo de protección. No tienen posibilidad de aprender y mueren por igual adultos y jóvenes. No obstante, en los últimos años la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y las compañías eléctricas han aislado numerosos postes o han utilizado nuevos diseños más seguros en las líneas eléctricas que discurren por zonas frecuentadas por las Águilas Imperiales y otras rapaces. Los resultados son esperanzadores y cada vez es menor la mortalidad de águilas en tendidos eléctricos. En los años 1990 resurge el uso de veneno en los cotos de caza para el control de zorros y otros predadores. Esta actividad ilegal, que ya fue popular en el pasado, ha tenido un efecto devastador sobre las poblaciones de Águilas Imperiales, que en ocasiones son atraídas por las carroñas tóxicas dejadas por los envenenadores. El núcleo de reproductores del Valle del Tiétar, al sur de Gredos, pasó de 11 a 1

sola pareja a finales de los 90 por esta causa. Incluso se han producido muertes entre los reproductores del Parque Nacional de Doñana, que presumiblemente consumieron el veneno en excursiones de caza realizadas en la periferia del parque. El futuro de las Águilas Imperiales Ibéricas es incierto, tanto en Andalucía como en el resto de las poblaciones. Su hábitat natural, el monte mediterráneo, está siendo perturbado en muchos lugares, sufre la escasez de su presa fundamental, el conejo, y está amenazada por el veneno y los tendidos eléctricos. Debido a su reducido tamaño poblacional y a su crónica escasez sufre además problemas genéticos. Sus poblaciones presentan una baja variabilidad genética y el nivel de consanguinidad de los individuos es elevado. Se ha intentado la cría en cautividad desde hace varios años, pero no se ha tenido éxito hasta el momento. Para aumentar las posibilidades de persistencia de la especie es preciso (1) disminuir la mortalidad accidental de jóvenes y adultos, (2) fomentar las poblaciones de conejos y (3) recuperar núcleos de cría de Águilas Imperiales para establecer puentes entre poblaciones aisladas que pueden ver dificultado el intercambio genético.

Figura 7.2.1. Distribución estimada del Águila Imperial en la Península Ibérica durante la primera mitad del siglo XX y distribución actual.





8. Los mamíferos

MIGUEL DELIBES DE CASTRO



Erizo Común (*Erinaceus europaeus*)

En la página anterior, Lince Ibérico (*Lynx pardinus*)

África empieza tras el mar

Se ha repetido a menudo que las condiciones de vida mediterráneas, con sus inviernos lluviosos no muy fríos y sus veranos ardientes y secos, son intermedias entre las propias de las zonas templadas centroeuropeas y las zonas semiáridas norteafricanas. Ingenuamente se podría imaginar, por tanto, que la fauna y la flora también habrían de ser, poco más o menos, mitad de Europa, mitad de África. Sin embargo, no ocurre así. Para llegar a ocupar un espacio físico concreto, como es el caso del monte mediterráneo andaluz, animales y plantas deben haber sido capaces, cuando menos, de llegar hasta él. Tal condicionante les hace estrechamente dependientes de su capacidad de dispersión, de la geografía y de la historia.

Si hacemos excepción de los quirópteros o murciélagos, capaces de volar, los restantes mamíferos del monte mediterráneo se desplazan casi exclusivamente por tierra. Ello les plantea muy serias dificultades para saltar incluso pequeños brazos de mar. Su capacidad de dispersión y colonización, por tanto, son limitadas en este punto. Hace algo más de cinco millones de años Europa estaba unida a África a través de Gibraltar. Entonces, como ahora, la evaporación en el Mar Mediterráneo excedía con mucho a los aportes de agua que recibía de la lluvia y los ríos, de manera que, aislado del Atlántico, se hallaba casi seco. En consecuencia, en esa época no debía haber grandes diferencias entre las comunidades de mamíferos ibérica y norteafricana, puesto que se podía transitar por tierra de un lugar al otro. Pero un día, en lo que se ha llamado luego “final del periodo Messiniense”, un violento movimiento tectónico rompió el puente intercontinental, abriendo el Estrecho de Gibraltar. Nadie con capacidad de contar lo vio, evidentemente, pero los científicos (con algunas discrepancias entre ellos, hay que decirlo) han

podido reconstruir aquellos acontecimientos. Kilómetros y kilómetros cúbicos de agua, formando cataratas cincuenta veces más altas que las del Niágara, penetraron repentina y abruptamente desde el Atlántico, inundando en su totalidad el cuenco del Mediterráneo en menos de un siglo. A partir de aquel momento, para viajar entre España y África, o a la inversa, un mamífero terrestre debería dar la vuelta por Oriente Próximo (utilizando lo que han llamado los biogeógrafos el “corredor levantino” entre Egipto y Marruecos, interrumpido en la actualidad por el crecimiento del desierto del Sahara, que alcanza el mar entre Argelia y Libia), o bien hacerse transportar por alguien, en general la especie humana. Como enseguida tendremos ocasión de ver, ambos casos se han dado.

La extrema dificultad de llegar a Iberia desde África ha sido responsable de que una gran parte de los mamíferos que ocupan actualmente el monte andaluz sean de origen europeo. Dicho de otra manera, desde que se abrió el Estrecho de Gibraltar se han extinguido muchas especies de origen africano que antaño ocuparon el solar ibérico (como los leones, las civetas o las hienas), mientras que las especies nuevas que han llegado lo han hecho habitualmente desde el norte, a través de los Pirineos.

Cuestión de cuna

Si consideramos a los quirópteros, y dejando fuera también a los primates -nuestra propia especie y la Mona de Berbería (*Macaca sylvana*), también llamada de Gibraltar, cuya minúscula población actual ha sido introducida-, cabe considerar a 36 especies de mamíferos como ocupantes actuales del monte mediterráneo de Andalucía (entendido el término “monte” en un sentido amplio; por ejemplo, incluimos especies propias de los ríos y arroyos, como la Rata de Agua, *Arvicola sapi-*

Meloncillo (*Herpestes ichneumon*).

dus, y el Musgaño de Cabrera, *Neomys anomalus*, aunque no al Neverón o Topillo Nival, *Microtus nivalis*, restringido a canchales por encima de 2000 m en Sierra Nevada, ni a la Musaraña de Campo, *Crocidura suaveolens*, que en Andalucía ocupa exclusivamente las marismas atlánticas). Pues bien, de esas 36 especies, diez están asimismo presentes en gran parte de Europa y faltan en el noroeste de África. La mitad de ellas corresponden al Orden de los carnívoros, y son el Lobo (*Canis lupus*), el Turón (*Mustela putorius*), el Tejón (*Meles meles*), la Garduña (*Martes foina*) y el Gato Montés (*Felis sylvestris*), pero también se cuentan insectívoros como el Erizo Europeo (*Erinaceus europaeus*), la Musaraña Gris (*Crocidura russula*) y el ya citado Musgaño de Cabrera, roedores como la Ardilla (*Sciurus vulgaris*) y ungulados como el Corzo (*Capreolus capreolus*).

Otras nueve especies pueden considerarse, en lo que respecta a nuestro debate, cuando menos circunmediterráneas, ya que ocupan tanto la región mediterránea europea como la africana (y en bastantes casos otras áreas). Son el Zorro (*Vulpes vulpes*), la Nutria (*Lutra lutra*), la Comadreja (*Mustela nivalis*), el Ciervo o Venado (*Cervus elaphus*), el Jabalí (*Sus scrofa*), el Ratón de Campo (*Apodemus sylvaticus*), el Ratón Casero (*Mus domesticus*), el Lirón Careto (*Eliomys quercinus*), y el Musgaño Enano (*Suncus etruscus*). Todas ellas excepto, quizás, la última, son candidatas claras a haber usado el puente levantino, colonizando el norte de África desde Europa a través de Asia Menor. En algún caso está bien demostrado. Así, por ejemplo, se pueden seguir sin dificultad los pequeños cambios en los cromosomas de los lirones caretos que conducen, a través de toda Europa,

Lobo (*Canis lupus*)

Oriente Próximo y el norte de África, desde las poblaciones de Cádiz a las de Ceuta. A pesar de que estos lirones gaditanos y ceutíes estén separados tan sólo por 14 Km, sus cariotipos (y también sus morfotipos) son muy diferentes.

Ya dijimos que otra forma posible de cruzar el Estrecho de Gibraltar era hacerse llevar por los humanos. El transporte de fauna ha sido una constante en el mundo desde que nuestra especie se hizo viajera, y los intercambios entre Andalucía y África no son una excepción. Con toda probabilidad, cinco especies de mamíferos del monte mediterráneo deben su presencia a ambos lados del Mediterráneo occidental a la actividad humana, aunque hayan cruzado en distintas direcciones. El Conejo (*Oryctolagus cuniculus*) se ha originado en la Península Ibérica, desde donde habría sido llevado ya en tiempos remotos al Magreb (en forma semidoméstica sería más tarde distribuido por toda Europa por los romanos, y hoy está presente en todo el mundo; en términos demográficos es el mamífero del monte mediterráneo más exitoso). La Gineta (*Genetta genetta*) y el Meloncillo (*Herpestes ichneumon*), en cambio, son especies africanas que fueron traídas en época imprecisa a España (la primera ha conseguido ocupar parte de Francia, pero la segunda, aunque presente en toda África salvo en los desiertos extremos y las selvas tropicales, se ha mantenido en Europa limitada al monte mediterráneo ibérico). También de África ha llegado el Erizo Moruno (*Atelerix algirus*), restringido en Europa a unos pocos montes secos del sureste ibérico, por debajo de los 400 m de altitud, pero en cambio extendido por todo el noroeste del vecino continente. El Ratón Moruno (*Mus spretus*) es asimismo de origen norteafricano, desde donde ha poblado España y el suroeste de Francia. Así lo indica el hecho de que la diversidad genética de las poblaciones europeas sea muy inferior a la detectada en el norte de África, lo que sugiere que las primeras provienen de unos pocos ejemplares ("efecto fundador") de origen meridional.

Otras cinco especies deben igualmente a la mano humana su presencia en el monte mediterráneo, aunque en este caso no se les haya ayudado simplemente a cruzar el Estrecho, puesto que proceden de áreas muy diversas. Todas ellas podrían etiquetarse con justicia como especies alóctonas en el monte andaluz, si bien algunas se consideran naturalizadas. Tres especies introducidas lo han sido con toda intención, como piezas de caza o como alimento, y las tres son ungulados. Se trata, por orden de llegada, del Gamo (*Dama dama*), el Muflón (*Ovis ammon*) y el Arruí (*Ammotragus laervia*). Se supone que el Gamo, originario de Turquía, fue introducido en los países del mediterráneo occidental ya por los fenicios, y luego en toda Europa por los romanos. En los montes andaluces está bastante extendido, desde el nivel del mar, por ejemplo en Doñana, hasta las zonas altas de las sierras de Cazorla y Segura. El Muflón procede de las islas de Córcega y Cerdeña y fue introducido en Europa continental mediado el siglo XVIII. Es común en áreas montañosas y aún se le sigue introduciendo en fincas cinegéticas. Por fin, el Arruí procede del norte de África y fue introducido en la segunda mitad del siglo XX en Sierra Espuña (Murcia), desde donde ha colonizado algunos montes de Andalucía oriental. Las otras dos especies introducidas han acompañado al hombre como comensales, están presentes en gran parte del mundo y son roedores. Se trata de la Rata Negra (*Rattus rattus*) y la Rata Parda o Rata de Alcantarilla (*Rattus norvegicus*). Ambas parecen ser originarias de Asia oriental, pero en tanto la primera accedió a Europa hace milenios, acompañando a los visitantes humanos, la segunda sólo lo ha hecho a partir del siglo XVIII. Con frecuencia se considera a la Rata Negra, que en el monte mediterráneo puede vivir por completo al margen de la especie humana, como una especie nativa e incluso merecedora de esfuerzos conservacionistas, pues está siendo crecientemente amenazada por su agresivo congénere.

Ahora bien, faltan aún siete especies a las que no hemos incluido en ninguna de las categorías anteriores. No son estrictamente europeas, ni son africanas, ni han sido introducidas... ¿Qué son, entonces? Se trata de especies endémicas, exclusivas de la Península Ibérica, si bien alguna de ellas ha conseguido extender su área de distribución a parte de Francia. En España y Portugal viven más especies endémicas de mamíferos que en cualquier otra región de Europa, y la culpa de ello la tienen las glaciaciones.

Refugio glacial y cuna de endemismos

En los últimos dos millones y medio de años Europa ha sido repetidamente sepultada bajo masas de hielo. Aunque quizás sea más acertado decirlo al revés: en el plazo mencionado, Europa ha sido casi permanentemente un continente cubierto por los hielos, de los que se ha librado tan sólo en breves periodos interglaciales como el actual. Popularmente se ha llamado a las fases frías de estas oscilaciones climáticas del Pleistoceno glaciaciones o edades del hielo. Ellas tienen mucho que ver con el hecho de que la fauna y la flora del monte mediterráneo sean lo que son hoy (para sus efectos sobre la flora y vegetación, véase el Capítulo I de este mismo libro).

En las épocas glaciales los casquetes polares cubrían gran parte del continente, de manera que en el noroeste de España, por ejemplo, los hielos eran perpetuos por encima de 1200 m de altitud. Al sur de esos bloques de hielo imperaba la tundra y aún más al sur aparecía la taiga. Sólo en lo que es hoy zona de influencia mediterránea había bosques caducifolios y en algunos pequeños rincones pegados al mar, en las penínsulas del sur de Europa y en el norte de África, existían montes esclerófilos con vegetación mediterránea similar a la actual. Y la fauna, siguiendo a la vegetación, se extendía por todo el continente en los periodos interglaciales y se desplazaba hacia el sur durante las glaciaciones.

Aquellas especies que, como los mamíferos terrestres, no eran capaces de saltar el Estrecho de Gibraltar (y menos aún otros brazos de mar más anchos, como en el sur de Italia o Grecia), se veían encerradas en cada periodo glacial en unos pocos enclaves meridionales, literalmente entre el hielo y el mar, en las tres penínsulas mediterráneas. Muchas especies no fueron capaces de sobrevivir en estos refugios glaciales (donde sus poblaciones, al menos en las especies de gran talla, contaban con escasos efectivos; además, en los últimos cientos de miles de años debían coexistir con los cazadores humanos) y se extinguieron. En el Pleistoceno han vivido en latitudes mediterráneas europeas leopardos, leones de las cavernas, elefantes y rinocerontes, por ejemplo, de los que hoy no quedan sino restos subfósiles. Otras especies cambiaron, evolucionaron en su refugio glacial, adaptándose de tal manera a las condiciones de éste que no fueron capaces más tarde de recolonizar ambientes diferentes. En su gran mayoría son hoy especies endémicas peninsulares. Tal vez entre los mamíferos del monte mediterráneo andaluz sea el Lince Ibérico (*Lynx pardinus*) el mejor ejemplo de esta situación.

Las mediciones del reloj molecular, basadas en la magnitud del cambio en el ADN mitocondrial, sugieren que los antepasados directos del actual Lince Ibérico se separaron de los del Lince Euroasiático (*Lynx lynx*) hace más o menos un millón y medio de años, seguramente a causa de una glaciación. No podemos estar seguros de que la cuna del Lince de las Cavernas (*Lynx pardinus spaeleus*), antepasado directo del actual lince ibérico, fuera andaluza, ni siquiera ibérica, pues durante cientos de miles de años este Lince de las Cavernas, bastante mayor que el Lince Ibérico de nuestros días, fue la única especie de lince que ocupó el centro y el oeste de Europa. En algún otro momento, sin embargo, los lince de las cavernas, empujados de nuevo hacia el sur, coincidieron en un refugio glacial mediterráneo de la Península Ibérica con el Conejo, y lo apostaron todo a la nueva situación. Redujeron su talla y se tornaron especialistas tanto en la captura de ese lagomorfo como en la vida en el monte mediterráneo. A partir de entonces su capacidad de colonización quedó muy disminuida. Ya no salieron de Iberia (hay dudas sobre su presencia histórica y prehistórica, que en todo caso habría sido minoritaria, en el sur de Francia). Ello les ha convertido no sólo en una especie endémica de la Península, sino también en uno de los félidos mundiales con un área de distribución más reducida. Como el Lince Ibérico, otras especies de mamíferos quedaron encerradas en los refugios glaciales ibéricos y no han sido capaces más tarde de reconquistar el continente, bien por haberse adaptado a las condiciones de

vida mediterráneas hasta el punto de precisarlas para vivir, bien por haber encontrado, al intentar extender su distribución, sólidos competidores que les han impedido hacerlo. Se han convertido de este modo en especies endémicas. Lo es el Topo Ibérico (*Talpa occidentalis*), por ejemplo, que sustituye en el oeste y el sur de la Península al Topo Europeo (*Talpa europaea*). También la Cabra Montés (*Capra pyrenaica*), recientemente extinguida en los Pirineos y contrapartida ibérica del Íbice o Cabra de los Alpes (*Capra ibex*). Tres especies de roedores son endemismos ibéricos en el monte mediterráneo y corresponden al grupo de los topillos, en donde la especiación en los refugios glaciales ha sido sobresaliente (hay especies endémicas en todas las penínsulas). El Topillo de Cabrera (*Microtus cabreræ*) está restringido a la Península Ibérica, mientras que la Rata de Agua y el Topillo Mediterráneo (*Microtus duodecimcostatus*) han podido colonizar con éxito parte de Francia (no serían, por tanto, endemismos ibéricos en sentido estricto). Por fin, la séptima y última especie de mamífero del monte mediterráneo que es endémica de la Península Ibérica es la Liebre Ibérica (*Lepus granatensis*), que no ha llegado a colonizar la cornisa cantábrica y es sustituida más allá del río Ebro por la Liebre Europea (*Lepus europæus*).

Cuestión de tamaños

En general, los mamíferos del monte mediterráneo son más pequeños que sus contrapartidas del resto de Europa. Ello puede aplicarse tanto a las especies endémicas mediterráneas en relación a las más parecidas en Europa, como a las poblaciones de una misma especie que viven en uno y otro lugar. Por ejemplo, comparando especies distintas pero "hermanas", el Lince Ibérico es casi la mitad de tamaño que el Lince Euroasiático, y también son más pequeños el Topo o la Liebre de la Península que los correspondientes europeos. Si lo que ponemos en la balanza son poblaciones de la misma especie, resulta evidente que los jabalíes andaluces, que pocas veces superan el centenar de kilos, están muy lejos de las dimensiones de los jabalíes rumanos, que alcanzan holgadamente el doble de peso, e incluso el triple. Otro tanto puede decirse de los venados y de los corzos, de ahí la lamentable y poco reconocida costumbre de importar ejemplares centroeuropeos para mejorar los trofeos españoles. También los lobos, las nutrias y los tejones de áreas mediterráneas, entre otras especies, son menores que sus conespecíficos del centro y el norte del continente.

Tejón (*Meles meles*)



Lirón Careto (*Eliomys quercinus*)



Los naturalistas percibieron hace mucho tiempo esa tendencia de numerosas especies de sangre caliente, en el Hemisferio Norte, a ser más pequeñas a medida que se progresaba hacia el sur de su área de distribución. Llamaron al fenómeno Regla de Bergmann, en honor a uno de los primeros naturalistas que, mediado el siglo XIX, había estudiado el caso, y lo atribuyeron a las presuntas ventajas selectivas de una reducción, en ambientes fríos, de la relación entre la superficie corporal y el volumen (que es proporcional a la pérdida de calor). Hoy día se reconocen las observaciones empíricas que confirman esta tendencia, pero con tantos incumplimientos que no merece la pena catalogarla como regla. Los mamíferos del monte mediterráneo se ajustan a la norma general, como hemos visto, pero reúnen también buenos ejemplos de cuán poco excepcionales son las excepciones.

Una de las desviaciones más notables de la antigua Regla de Bergmann la personaliza el Lirón Careto de Andalucía occidental, que es un auténtico gigante entre los de su especie. Mientras los lirones caretos del norte de España y los del resto de Europa pesan alrededor de 50 g, los de Doñana y los lentiscares de Cádiz pueden alcanzar e incluso superar los 100 g. Tal vez ello se deba a que los lirones de climas cálidos disponen de más meses “útiles” a lo largo del año, que pueden aprovechar para crecer. También los gatos monteses mediterráneos tienden a ser mayores que sus conoespecíficos norteños, quizás porque un tamaño más grande resulta ventajoso a la hora de cazar conejos. Es el caso, asimismo, de las comadrejas, que son mayores en el sur donde parecen ocupar, al menos en parte, el nicho ecológico del Armiño (*Mustela erminea*). Las ardillas y los ratones de campo de los montes mediterráneos también suelen ser algo mayores que los de los bosques atlánticos ibéricos y centroeuropeos. El caso del Zorro, sin embargo, es singular, pues se han detectado variaciones de tamaño, denominadas microgeográficas, en apenas unos kiló-

metros de distancia. Los zorros de las zonas más productivas de Doñana, por ejemplo, son significativamente mayores que los de Gran Bretaña, y en cambio los de las zonas más pobres son menores. Probablemente es una consecuencia de comportamientos individuales, ya que los zorros más grandes actuarían como “déspotas” que expulsan de las zonas con más alimento a los zorros pequeños, menos fuertes.

De todos modos, cuando se habla del tamaño de los mamíferos del monte mediterráneo hay que dedicar un apartado especial al Musgaño Enano, por cuanto se trata de todo un récord: ¡es el mamífero más pequeño del mundo! También llamado Musarañita, el Musgaño Enano mide apenas cuatro centímetros (excluida la cola) y pesa dos gramos. En tan diminuto continente reúne todos los órganos y todas las facultades propias de un mamífero. Por ejemplo, debe mantener estable su temperatura corporal, no sólo en los meses fríos (ocupa exclusivamente ambientes resguardados en zonas termo y mesomediterráneas) sino también en los más cálidos. Para conseguirlo, su tasa metabólica es muy elevada y sus índices fisiológicos espectaculares: durante los periodos de actividad el animalito inhala y exhala aire entre diez y quince veces por segundo y su corazón late mil veces por minuto. En reposo, su nivel medio de consumo de oxígeno (una medida del gasto de energía) es en proporción 60 veces más elevado que el de los humanos. ¡Es todo un atleta!

Generalistas y especialistas

Los ambientes mediterráneos se caracterizan por ser extremadamente variables e impredecibles. Los hombres y mujeres de campo saben bien que a una variación cíclica conocida, prevista (en verano suele faltar el agua que en invierno sobra), se superpone otra que difícilmente puede predecirse y que para ellos alcanza a veces tintes de calamidad. Incluye, por ejemplo, la alternancia de años muy húmedos con otros extremadamente secos, los cambios bruscos de temperatura en cuestión de horas, las tormentas que descargan en minutos la mitad de la lluvia de todo un año, las nieves y heladas tardías... En tales condiciones la disponibilidad de recursos para los mamíferos es también heterogénea e impredecible, en el espacio y en el tiempo. Eso facilita que la mayor parte de ellos tengan hábitos generalistas, que les permiten aprovechar las oportunidades (en forma de alimento, por ejemplo) a medida que surgen. Musgaños y musarañas se alimentan sobre el suelo o en zonas inundadas (en el caso del Musgaño de Cabrera),

donde capturan una gran diversidad de presas, desde insectos y sus larvas a arácnidos, lombrices, caracoles, e incluso pequeños vertebrados. También casi todos los carnívoros son generalistas, dentro de sus posibilidades, en el monte mediterráneo. Es conocido el caso de los lobos, que en latitudes septentrionales son casi exclusivamente carnívoros, mientras que en el sur no le hacen ascos a las uvas o los higos. Gran parte de las restantes especies, del Zorro a la Gineta, la Garduña o el Tejón, comerán desde frutos a conejos, pasando por casi todos los grupos zoológicos. Incluso las nutrias, que en los ríos europeos consumen casi exclusivamente peces, se tornan aquí menos exquisitas y capturan muchos cangrejos, anfibios y hasta insectos. Claro que sus motivos tienen, ya que muchas nutrias del monte mediterráneo pasan varios meses al año en ríos sin caudal, reducidos a pequeñas pozas aisladas, donde no debe sobrar el alimento.

Si orientamos nuestra ojeada a los fitófagos, la situación no cambia demasiado. El Conejo, por ejemplo, parece preferir las gramíneas y compuestas verdes, pero también consumirá tallos leñosos y semileñosos, la corteza de algunos árboles, raíces, frutos, semillas, hongos... ¿Qué podemos decir de la Cabra Montés? Como su pariente doméstico, es capaz de comer todo lo que pilla, sacando provecho incluso del papel. En Cazorla se han detectado más de 300 especies distintas de plantas en poco más de un centenar de estómagos de cabras monteses. También los venados están adaptados a consumir tanto pasto como hojas, ramitas, bellotas, flores, etc. En cuanto a los roedores, en el monte mediterráneo predominan las especies de ratas y ratones, más generalistas que sus parientes los topillos.

Hablando de topillos... por pocos que sean, también en el monte mediterráneo hay notables especialistas. Como ya hemos sugerido, tal vez el más característico sea el Lince Ibérico, que no puede vivir sin el monte y sin los conejos (ver recuadro). Pero también el Topo Ibérico podría deber su fragmentada y reducida área de distribución en Andalucía a unos requerimientos de hábitat muy estrictos. Necesita suelos profundos y con cierta humedad durante todo el año, por eso en áreas mediterráneas suele estar confinado a rincones muy concretos de montaña. Salvo localmente, es una especie escasa y rara en el sur de España, y aún más en el monte, aunque pueda encontrársela en algunos claros y en formaciones adhesionadas de encinas, alcornos, fresnos y acebuches. Podemos considerar asimismo especialistas a la Rata de Agua y el Topillo de Cabrera,

pues necesitan vegetación verde incluso en verano, y ese lujo es difícil de conseguir en el monte mediterráneo. La Rata de Agua, como indica su nombre, vive permanentemente ligada a las zonas húmedas, si bien en Doñana hemos encontrado que esta dependencia no es tan estricta como se pensaba anteriormente, ya que en años secos pueden sucederse generaciones de ratas de agua que no tienen oportunidad de nadar. Tal vez en esas situaciones la dieta de la especie no sea tan estricta como se ha descrito, pues se le atribuye consumir tan sólo unas pocas especies de gramíneas, juncáceas y ciperáceas. Por fin, el Topillo de Cabrera tiene unos requerimientos de hábitat muy estrictos y en consecuencia una distribución muy restringida en las sierras andaluzas. Requiere humedad y vegetación verde incluso en verano, pero evita en lo posible las riberas de los ríos y otras zonas inundadas, quizás porque en ellas compite desfavorablemente con la Rata de Agua; ello le fuerza a ocupar junqueras y herbazales aledaños a fuentes y otros pequeños afloramientos, por lo general muy dependientes de las aguas subterráneas (con creciente frecuencia sobreexplotadas). En los limitados sitios que les son favorables, los topillos de Cabrera forman colonias generalmente pequeñas y a menudo aisladas, lo que les torna muy vulnerables.



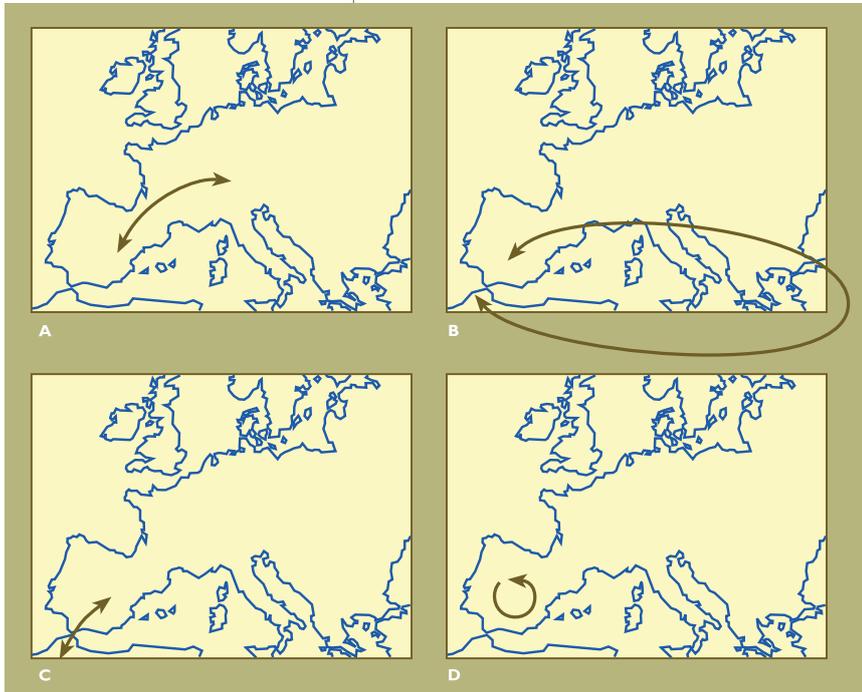


Figura 8.1

La mayor parte de los mamíferos del monte mediterráneo son de origen europeo. Algunos de ellos, como el Erizo Europeo, el Gato Montés, la Ardilla y el Corzo, no ocupan el norte de África, alcanzando en Andalucía el límite suroeste de su distribución (A). Otros, en cambio, como el Zorro, la Nutria, el Jabalí y el Ratón de Campo, han aprovechado el corredor levantino para colonizar el norte de África (B). Unas pocas especies han sido transportadas por los humanos de un lado a otro de Gibraltar (C), bien hacia el norte (Gineta, Meloncillo) bien hacia el sur (Conejo). Una buena porción de mamíferos son endemismo exclusivos o casi exclusivos de la Península Ibérica (D), como el Topo Ibérico, la Cabra Montés, el Topillo de Cabrera y el Lince Ibérico.

Cuestión de adaptarse

Los mamíferos del monte mediterráneo deben hacer frente no sólo a unos veranos tórridos con un importante déficit hídrico, sino también a la ya mencionada impredecibilidad que caracteriza al clima de esta región. Las pocas especies que son estrictamente mediterráneas, cuya historia evolutiva se ha desarrollado en gran medida en estos lares, están capacitadas para sacar provecho de esta situación. Por lo regular, adoptan un régimen de vida muy oportunista, aprovechando para tener su máxima actividad y para traer los hijos al mundo las épocas más favorables, que suelen coincidir con el otoño, la primavera y tal vez el invierno, pero desde luego no con el verano.

Un ejemplo típico es el Conejo, capaz de comenzar a criar en cuanto caen las primeras aguas, creciendo muy deprisa y sacando adelante varias camadas en la misma estación reproductora. Además, si las circunstancias son propicias (es decir, mientras tengan alimento nutritivo disponible, que es tanto como decir mientras el suelo tenga humedad), las jóvenes conejas quedarán preñadas aún antes de completar su crecimiento, de manera que varias generaciones llegan a criar simultáneamente. El Conejo tiene muchos enemigos (ver recuadro), pero su estrategia es maximizar su éxito reproductor, lo que incluye aprovechar todos los momentos oportunos para llevar a cabo la cría.

La mayor parte de los mamíferos del monte mediterráneo, sin embargo, no se han originado aquí sino que, como sabemos, tienen sus raíces en el continente europeo, donde las condiciones ambientales son notablemente diferentes. Por esa razón, aun dentro de las limitaciones que imponen su historia evolutiva y la consiguiente herencia filogenética, deben modificar sus comportamientos y estrategias vitales para adaptarse a las exigencias de la mediterraneidad. Repasemos varios ejemplos.

El Ratón de Campo es una especie muy plástica, y probablemente el más abundante de los micromamíferos del monte mediterráneo, donde está presente en todas las formaciones vegetales y todos los pisos de altitud. Pero su ciclo anual varía sustancialmente de unos lugares a otros. En los bosques de montaña, como hace en Centroeuropa, se reproduce entre marzo o abril y finales de septiembre; en los montes mediterráneos secos, en cambio, lo hace de octubre o noviembre a mayo. Deja claro que, mientras el invierno es la estación desfavorable en la montaña y la Europa templado-atlántica, en el monte mediterráneo lo difícil es pasar el verano. Algo parecido ocurre con la Rata de Agua, al menos en algunas localidades donde no dispone del líquido elemento durante parte del estío. Por regla general las ratas de agua crían desde febrero o marzo hasta octubre, interrumpiendo su actividad sexual durante el invierno. En las charcas temporales de Doñana, sin embargo, entran en celo tan pronto cae el primer chaparrón de otoño, como los conejos, y también como éstos dejan de criar durante el verano.

Al menos tan llamativo, si no más, es el caso de las especies que en las latitudes templadas y frías experimentan letargo invernal. La hibernación es un mecanismo fisiológico para ahorrar energía en la estación fría, cuando es difícil conseguir alimento. Los mamíferos hibernantes entran entonces en un profundo sueño, su temperatura corporal desciende hasta valores próximos a los ambientales y su actividad metabólica se reduce al 10% de la habitual. Al menos dos de las especies de mamíferos del monte mediterráneo son hibernantes habituales en gran parte de su área de distribución. Se trata del Erizo Común y el Lirón Careto (tanto el Tejón como el Oso, que durante milenios ha poblado el monte mediterráneo andaluz, suelen experimentar también un periodo de inactividad en invierno, aunque no lleguen a hibernar). Los lirones caretos de Suiza, por ejemplo, pasan más de la mitad del año aletargados. En gran parte del monte andaluz, sin

Comadreja (*Mustela nivalis*)

embargo, no es correcto acusar a nadie de dormir como un lirón, pues los lirones apenas duermen. Lo hacen durante varios meses en las laderas de Sierra Nevada, pero en Doñana pueden mantenerse activos durante todo el invierno, o en todo caso adormecerse en los días más crudos de finales de diciembre y principios de enero. Lo más curioso, y menos conocido, es que ese semiletargo suele repetirse en los días más abrasadores de julio y agosto (es interesante subrayar que los jóvenes lirones de Doñana interrumpen su crecimiento en verano, para reanudarlo en cuanto las temperaturas descienden). Algo parecido ocurre con los erizos europeos, que en gran parte del continente permanecen aletargados entre octubre y marzo, mientras que, desgraciadamente, es fácil observar ejemplares atropellados en las carreteras andaluzas de baja cota en pleno invierno (y menos, tal vez, en pleno verano). Volvemos, pues, a lo de antes: en el monte mediterráneo la estación desfavorable es el estío, no el invierno. Curiosamente, cuando escasea el alimento, hace demasiado frío o aprieta el calor, el minúsculo Musgaño Enano también se adormila para reducir su gasto energético, aunque lo haga tan sólo durante breves periodos de horas intercalados en medio del día.

Muchas especies del monte mediterráneo son menos plásticas que algunas de las que hemos mencionado y experimentan muchas dificultades para cambiar sus hábitos de origen "europeo". En ocasiones, como le ocurre al Zorro, la época de cría tiende a adelantarse. Los pequeños zorros centroeuropeos suelen nacer a final de marzo o en abril y son destetados en junio; así

la hembra se ve obligada a encontrar abundante comida (para sí misma durante la lactancia y para sus cachorros después) al final de la primavera y en pleno verano. Como ya sabemos, en el monte mediterráneo no es muy fácil hacerlo en esa época, pero la situación puede mejorar si la cría se adelanta. Los zorreznos nacen en Doñana ya a finales de enero o en febrero, de manera que los máximos requerimientos de la madre tienen lugar antes de los meses de más calor.

Por supuesto, otras especies están aún más limitadas por su fisiología e historia evolutiva y poco pueden cambiar. Los gabatos, por ejemplo, las crías de los venados, nacen en mayo y maman durante todo el verano, experimentando una elevada mortalidad los años secos, cuando las ciervas no consiguen alimento de suficiente calidad para producir la leche que demandan sus retoños.

Cuestión de papeles

Los mamíferos cumplen multitud de tareas en el complicado funcionamiento del ecosistema del monte mediterráneo. Tal vez sean pocas especies en relación con las de otros grupos animales, y sin duda son pocos individuos, pero tienen un elevado tamaño relativo y representan por tanto mucha biomasa. Como consecuencia, el efecto de los mamíferos en el ecosistema es, por lo general, desproporcionado, muy superior al que podría esperarse de tan escaso número de ejemplares. Probablemente la especie de mamífero con un papel más determinante en la dinámica ecológica del monte mediterráneo es el Conejo, hasta el punto de que en ocasiones se habla de este monte como del "Ecosistema del Conejo", como los americanos se refieren a sus extensas llanuras centrales como el "Ecosistema del Perrito de las Praderas". Los conejos son importantes consumidores de vegetación (allí donde son abundantes precisan por encima de 20 Kg por hectárea y día) y productores de excrementos, presas fundamentales para gran cantidad de aves y mamíferos, dispersantes de semillas, constructores de huras y vivares que utilizan numerosas otras especies de vertebrados e invertebrados, etc. No insistiremos en estos y otros aspectos porque los conejos gozan con todo merecimiento de un recuadro especial en este libro.

En la actualidad los conejos, víctimas de enfermedades y cambios en el hábitat, se han vuelto escasos en muchos montes. Sin embargo, la presión de herbivoría no ha disminuido, sino más bien todo lo contrario. La

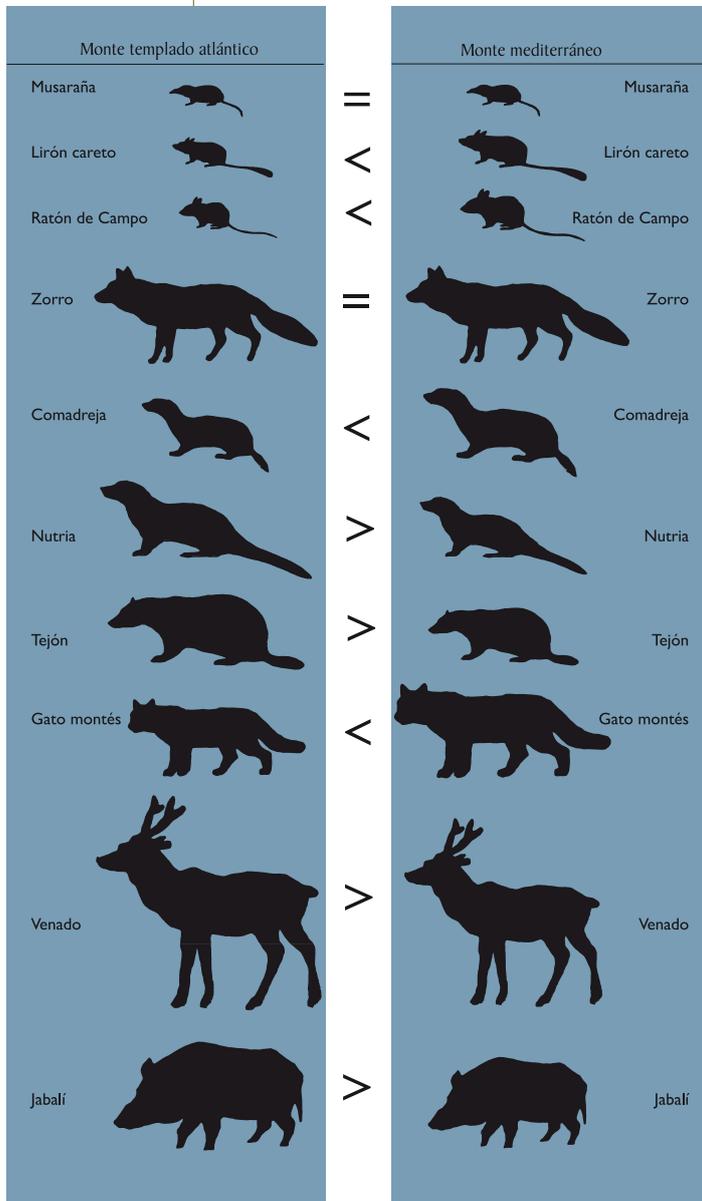


Figura 8.2

Algunas especies de mamíferos de origen europeo modifican su tamaño para adecuarlo a las condiciones de vida mediterráneas, mientras que otras apenas cambian. Por lo regular los mamíferos del bosque templado son mayores que sus conespecíficos del monte mediterráneo, y así ocurre con la Nutria, el Tejón, el Venado y el Jabalí. No son raras, sin embargo, las excepciones, y el Lirón Careto, el Ratón de Campo, la Comadreja y el Gato Montés tienden a ser menores en latitudes septentrionales. En algunas especies, por fin, como la Musaraña Gris y el Zorro, apenas se aprecian diferencias.

totalidad de los montes andaluces que la presión de los ungulados es el factor que más condiciona el éxito reproductor de muchas plantas, incluso por encima de la mudable meteorología. Pero ésta también influye, como es lógico, de manera que los años secos las cabras monteses, los venados y las cabras domésticas, entre otras especies, faltos de hierba se comerán incluso los árboles.

Además del efecto directo sobre las plantas adultas, los fitófagos afectan a la vegetación levantando el suelo (caso de los jabalíes) y consumiendo semillas y brotes. El ejemplo más claro son las dehesas, montes aclarados y envejecidos en los que no hay renovación del arbolado porque ningún pie nuevo sobrevive. En los pequeños montes aislados en una matriz agrícola, los ratones de campo, que se concentran allí en el otoño-invierno, pueden llegar a devorar todas las bellotas producidas en un año determinado. Pero hay que reconocer también algún efecto positivo para las plantas en la depredación de sus semillas. Las ardillas, por ejemplo, acumulan bellotas y piñones en escondrijos que muchas veces olvidan, y donde luego podrán nacer futuros arbolillos. También los ratones de campo transportan, y pueden dispersar eficazmente, semillas, y probablemente lo hagan los lirones caretos (similar es el caso de los topillos, aunque lo que dispersan y acumulan son bulbos).

De todos modos, los mamíferos dispersan las semillas con más frecuencia y más eficazmente en su interior, consumiéndolas y luego defecándolas (endozoocoria). Se sabe que lo hacen, a veces inadvertidamente, los ungulados, los conejos y las liebres, pero el papel más notable a este respecto corresponde a los mamíferos

razón es que los ungulados silvestres (algunos introducidos, como ya hemos dicho) y domésticos son, en general, extremadamente abundantes. En algunas fincas de Sierra Morena hay más de un ciervo por hectárea, densidad que sólo puede mantenerse con alimentación suplementaria y a costa, con frecuencia, de un deterioro notable de la vegetación (se habla de "montes huecos" para denominar aquellos en los que no hay plantas verdes por debajo de la altura que los venados pueden alcanzar). Numerosos estudios han probado en casi la

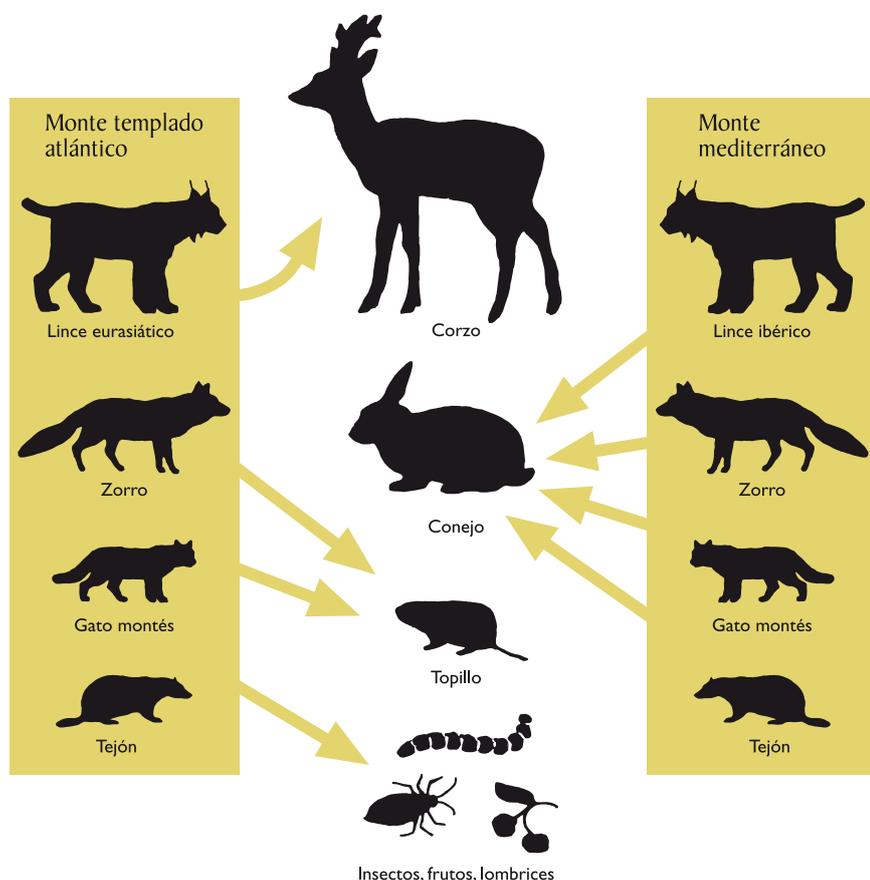


Figura 8.3

Al menos hasta que la mixomatosis y la enfermedad hemorrágica redujeron la abundancia del Conejo, era frecuente que muchos de los carnívoros medianos, que en los bosques templados tienen otra dieta, concentraran su actividad depredadora sobre esta presa en el monte mediterráneo.

frugívoros, que en el monte mediterráneo se incluyen, aunque semánticamente parezca contradictorio, en el Orden de los Carnívoros. Casi todos los carnívoros mediterráneos, pero especialmente el Zorro, la Garduña y el Tejón, se alimentan en gran medida de frutos durante el otoño y el invierno. Con gran frecuencia, también, las semillas que defecan conservan su capacidad de germinación, incluso incrementada. Ello transforma a las especies citadas en eficaces dispersantes de semillas, colaborando con la planta que les alimenta en una relación mutualista.

Los grandes depredadores pueden tener otro papel distinguido en el ecosistema limitando la abundancia de sus competidores, predadores de menor tamaño, y afectando por tanto de una manera indirecta ("cascada trófica") a la densidad de presas. Así se ha demostrado con el Lince Ibérico, que excluye de las áreas donde vive a meloncillos, ginetas e incluso zorros y consigue de ese modo, paradójicamente, que la abundancia de conejos (víctimas de todos) se dispare.

Aun cuando en modo alguno hayamos pretendido ser exhaustivos al repasar las funciones de los mamíferos

del monte mediterráneo, no podemos dejar sin mencionar su papel como potenciales reservorios de enfermedades para los animales domésticos y el hombre. Es particularmente importante a este respecto la tuberculosis bovina, que afecta sobre todo a las poblaciones excesivamente densas de jabalíes, ciervos, gamos y otros ungulados, y que pueden transmitir los tejones y padecer los lince.

Mamíferos olvidados

Hasta ahora nos hemos referido exclusivamente a los mamíferos terrestres, pero en el monte mediterráneo viven también otros mamíferos, los murciélagos o quirópteros, a los que debemos dedicar cuando menos una pequeña atención. Debido a su capacidad de vuelo, los murciélagos pueden viajar largas distancias y algunos son migradores. Al Nóctulo menor (*Nyctalus leisleri*), cuya presencia en la Península no fue descubierta hasta mediados los años ochenta, se le han controlado desplazamientos de más de mil quinientos kilómetros entre Alemania y España; se trata de una especie eminentemente forestal que en nuestro país alcanza su mayor abundancia en los bosques de alcornos y quejigos de Cádiz y Málaga. Los murciélagos pueden asimismo saltar barreras que resultan del todo infranqueables para otros mamíferos. Por ello su distribución tiende a ser por un lado muy amplia (no hay endemismos ibéricos y en general apenas tienen interés zoogeográfico), pero por otro menos contagiosa y más local que la de otros grupos, al asociarse a particulares condiciones favorables del medio (como la existencia de refugios). También por eso, y por su capacidad para buscar alimento por encima de la vegetación, resulta complicado asociar a especies concretas con el monte mediterráneo. No obstante, hay murciélagos con una distribución típicamente mediterránea que precisan cobertura arbórea para refugiarse o cazar.

El Murciélago de Herradura Mediterráneo (*Rhinolophus euryale*), por ejemplo, aunque estrictamente cavernícola, requiere vegetación arbustiva o arbórea en sus territorios de caza y se mueve con facilidad en la espesura. Aún más restringido a zonas mediterráneas de monte y matorral se encuentra el Murciélago Mediano de Herradura (*Rhinolophus mehelyi*), cuyos hábitos son todavía mal conocidos. El Murciélago Ratonero de Bechstein (*Myotis bechsteini*) es uno de los más escasos y raros de Europa (aunque está presente en casi todo el continente) y precisa bosques con árboles viejos para criar y refugiarse, que en Andalucía encuentra al

Nóctulo gigante (*Nyctalus lasiopterus*)



menos en Cazorla y Segura y en las sierras de Cádiz. El Murciélago Ratonero Mediano (*Myotis blythii*), difícil de identificar, es propio de zonas mediterráneas, pero parece más frecuente en pastizales y cultivos que en el monte. Algo relativamente similar le ocurre al Murciélago de Montaña (*Hypsugo savii*), por cuanto es básicamente mediterráneo pero más común en roquedos y terrenos humanizados que en el monte. El Murciélago Orejudo Gris (*Plecotus austriacus*), cazador de polillas, es más común en las regiones mediterráneas que en las del resto de Europa, pero tampoco está estrictamente ligado al bosque. Parecidas características reúne el Murciélago Rabudo (*Tadarida taeniotis*), especie caracterizada por su gran tamaño y por el hecho de tener gran parte de la cola libre del uropatagio. De todos modos, el mayor de los murciélagos europeos es el Nóctulo Gigante (*Nyctalus lasiopterus*), al que se acaba de descubrir como un hábil y eficiente cazador al vuelo de pajarillos que migran durante la noche; más frecuente en áreas mediterráneas que en otras, el Nóctulo Gigante requiere de árboles viejos, por lo que suele detectarse en bosques bien conservados; no obstante, aparece con cierta frecuencia en parques y zonas ajardinadas.

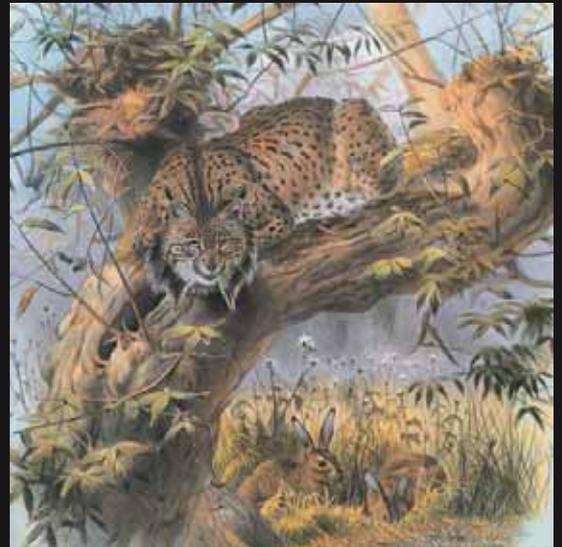
Cuadro 8.1

El Lince Ibérico

Francisco Palomares

El Lince Ibérico (*Lynx pardinus*) es una de las 36 especies de felinos vivientes, y una de las 4 especies de lince en el mundo, dos en Eurasia —el Lince Ibérico y el Lince Europeo (*Lynx lynx*), y otras dos en Norteamérica— el Lince Rojo (*Lynx rufus*) y el Lince Canadiense (*Lynx canadensis*). El antecesor directo del Lince Ibérico, el Lince de las Cavernas (*Lynx pardinus spaeleus*), era de mayor tamaño que el actual y ocupaba gran parte de Europa. Hace aproximadamente un millón de años una población de lince de las cavernas quedó aislada en el suroeste del continente y dio origen al Lince Ibérico actual.

El pelaje del Lince Ibérico es variable, con diseños de grandes manchas y rayas sobre fondo amarillo claro, como es el caso de los ejemplares de Doñana, y otros de pequeñas motitas mal definidas sobre fondo más o menos grisáceo, que es frecuente en los individuos de Sierra Morena. Los machos son algo mayores que las hembras, pesando en Doñana 12-14 kg y 9-10 kg, respectivamente.



Distribución y abundancia

A finales del siglo XIX el Lince Ibérico ya se hallaba en regresión. En 1914, Ángel Cabrera escribía que en el norte y este de la Península parecía haberse extinguido. Hacia 1960 el Lince Ibérico ya estaba prácticamente restringido al cuadrante suroccidental de la Península, donde ocupaba alrededor de 60.000 km² en Sierra Morena, los Montes de Toledo, las Sierras de Extremadura, parte del Sistema Central, los montes del sur de Portugal, parte de Granada, y la comarca de Doñana.

Probablemente aún se mantenían algunos reductos aislados en Aragón, Murcia, y quizás entre Castilla y Galicia. A finales de la década de los 80 se estimó que el lince había desaparecido de más del 80% de la superficie que ocupaba en 1960 (Fig. 8.1.1). Cálculos muy aproximados permitieron estimar a finales de los años 80 que había entre 800 y 1100 ejemplares, distribuidos en 9 subpoblaciones aisladas entre sí. En la actualidad esta cifra puede haberse reducido a tan sólo 200-300 ejemplares que se encontrarían en Sierra Morena Oriental y Doñana (Fig. 8.1.1).

Dentro de cada población, el Lince Ibérico se distribuye formando lo que se conoce como una metapoblación, es decir, un conjunto de núcleos espacialmente aislados entre sí que se mantienen conectados a través de la dispersión de ejemplares. La mejor conocida de las metapoblaciones es la de Doñana, que está compuesta por 9 núcleos con superficies que oscilan entre apenas 260 ha y más de 5900 ha, y que abarcan en su conjunto una superficie total de 18230 ha. Tres de esos núcleos están situados dentro del Parque Nacional de Doñana, 4 total o parcialmente dentro del Parque Natural de Doñana, y 2 en áreas no protegidas. Hasta 2002, se habían identificado un total de 19 territorios potenciales de reproducción, distribuidos entre los nueve núcleos. Dos núcleos incluían 5 territorios, otros dos núcleos tenían dos territorios cada uno, y el resto de núcleos tenían un solo territorio. En promedio, los territorios tenían una extensión de 867 ha (intervalo de variación = 210-3168 ha). No todos los territorios (y núcleos) han estado ocupados siempre, lo que es

de esperar de acuerdo con la dinámica normal de una metapoblación.

Hábitos alimenticios

El Conejo Silvestre (*Oryctolagus cuniculus*) es la presa fundamental del Lince Ibérico, y aparece entre el 85 y el 99% de los excrementos analizados en diferentes puntos del centro y sur de la Península Ibérica donde se ha estudiado su dieta. A lo largo del año consumen la clase de edad de conejos que en cada momento es la más abundante en la población.

Ocasionalmente también pueden consumir ánsares, patos, ratas, liebres, perdices, urracas, palomas, e incluso ciervos y gamos jóvenes.

Características del hábitat

El tipo de hábitat básico dentro de las áreas de campeo, el más usado y el único preferido por los lince es el matorral mediterráneo. Las zonas más adecuadas son aquellas formadas por un 75% de matorral mediterráneo, y entre un 15 y un 20% de franjas de terreno entre el matorral y hábitats abiertos como los proporcio-

nados por el borde de la marisma o áreas adhesionadas.

Otros tipos de vegetación natural, como la asociada a pequeños arroyos y zonas húmedas, e incluso pinares naturales o seminaturales con buen desarrollo del estrato arbustivo, podrían sustituir al matorral mediterráneo en determinadas circunstancias.

La cobertura media del matorral en las áreas usadas por lince residentes en las áreas de campeo es del 55%. Sin embargo, hay en Doñana una relación directa entre el tamaño de las áreas de campeo y la cantidad de cobertura de matorral, por lo que porcentajes menores aumentan la capacidad de acogida del hábitat.

Por otro lado, se ha encontrado una relación inversa entre el tamaño del área de campeo y la abundancia de conejo.

Densidades de 1-5 conejos/ha (durante las épocas de menor y mayor abundancia anual, respectivamente) pueden mantener una población de lince estable y poco estresada tróficamente (es decir, con capacidad de reproducirse y sin cambiar substancialmente sus patrones de uso del espacio). Sin embargo, áreas cuyas den-

sidades de conejos fluctúan a lo largo del año entre 0,3 y 2,5 individuos/ha no pueden mantener poblaciones estables de lince.

A diferencia de lo que ocurre con los individuos residentes, los lince que se encuentran en fase de dispersión usan cualquier tipo de hábitat forestal. Concretamente, en el área de Doñana usan tanto el matorral mediterráneo como pinares y eucaliptales. Al igual que sucede con los individuos residentes, rara vez utilizan los hábitats abiertos. La vegetación de las áreas usadas por los lince en dispersión se caracteriza por presentar mayor cobertura arbórea que los lugares usados por los lince residentes. Con respecto a la disponibilidad dentro de los hábitats forestales, los lince en dispersión tienden a utilizar pequeñas manchas de vegetación con mayor cobertura de matorral y ligeramente mayores densidades de conejos. Estas pequeñas manchas se caracterizan por tener en promedio un 50% de cobertura del matorral. En Doñana, el Lentisco (*Pistacia lentiscus*) es la planta que mejor puede usarse para predecir la poten-



Hábitats típicos del Lince Ibérico en Doñana (izquierda) y Sierra Morena (derecha)

cialidad de una mancha de vegetación para albergar lince en dispersión.

Reproducción y organización social

En Doñana, el período de celo tiene lugar principalmente en Diciembre-Enero y los partos en Marzo-Abril, aunque pueden haber celos y partos tardíos producto de fallos durante la concepción, gestación o supervivencia de los cachorros durante los primeros días de vida. El número de cachorros por camada es de 2-4, aunque lo más frecuente son 3 cachorros, de los que

normalmente sólo sobreviven 2 hasta los 3 meses de vida. En Doñana el parto tiene lugar en huecos de árboles con un diámetro del tronco principal de al menos 90 cm, mientras que en Sierra Morena parecen utilizar oquedades entre rocas. A las 3-4 semanas de vida la madre cambia a los cachorros a otras cubiles auxiliares donde los mantiene con cambios frecuentes hasta los 2 meses de edad aproximadamente. Estos cubiles suelen ser marañanes muy densos de vegetación (en Doñana, normalmente lentiscos asociados a otras plantas como zarzas y

tarajes), de extensión amplia (200 m² en promedio), y con baja visibilidad de su interior y gran número de elementos potenciales protectores, tales como troncos y ramas secas de árboles, y madrigueras de conejos. A partir de entonces los cachorros van prácticamente cambiando a diario de cubil hasta los 4 meses, cuando ya acompañan casi siempre a la madre.

Los lince son solitarios y de actividad mayormente crepuscular. Sólo en el 4% de las ocasiones en la que varios lince de Doñana fueron radio-localizados simultáneamente estaban acompañados por otros individuos. Normalmente estos casos eran hembras con jóvenes de menos de un año. Los machos no colaboran en la crianza de los cachorros. Las áreas de campeo de los individuos adultos varían entre 4 y 30 km². Como ha sido mencionado anteriormente, la densidad de conejos influye en el tamaño del área de campeo. En Doñana, el tamaño medio en las hembras es de casi 13 km² en áreas de baja abundancia de conejos, mientras que apenas es de 5 km² en áreas de alta abundancia del lagomorfo. Los territorios (o zonas de mayor uso del área de

campeo) de los individuos adultos residentes se solapan ampliamente con los de otros individuos de diferente sexo, pero no con territorios de individuos del mismo sexo. No son raras las disputas por los territorios entre individuos del mismo sexo, que terminan con el desplazamiento y expulsión del territorio de uno de ellos. Los lince tienden a ser monógamos, aunque algunos machos pueden solapar sus territorios con los de más de una hembra. En Doñana los individuos de ambos sexos se dispersan con frecuencia. La mayor parte de los lince se dispersan entre los 12 y los 24 meses de edad, siendo los machos más precoces que las hembras. La dispersión generalmente comienza entre Enero y Junio, época que, en Doñana, coincide con los períodos de celo y partos. La distancia máxima de dispersión que alcanzan los lince está condicionada por la estructura de los hábitats, y en Doñana se han alejado hasta 42 km desde el lugar de nacimiento. Una gran proporción de las muertes de lince en el área de Doñana (al menos el 62%) son ocasionadas por actividades humanas. Durante el radioseguimiento de 63 lince las

causas de mortalidad detectadas fueron: los disparos (21% de las muertes), el trampeo ilegal (lazos y cepos) y la caza con perros (21%), los atropellos por automóviles (17%) o el ahogamiento en pozos (4%). En los últimos tiempos, podría haber aumentado el porcentaje de muertes debidas a atropellos y disminuido el del ahogamiento en pozos y muertes por cepos y lazos.

Interacciones con otros carnívoros y efectos sobre las presas

En Doñana, el lince mata con frecuencia, pero no se come, a otros carnívoros más pequeños como zorros, gatos, meloncillos y ginetas. Estas interacciones hacen que las densidades de al menos los carnívoros más pequeños (meloncillos y ginetas) puedan ser del orden de entre 10 y 20 veces menores en las áreas con lince que en áreas similares de vegetación sin lince (Figura 8.1.2).

A su vez, la presencia del lince beneficia al conejo que a pesar de ser depredado por los primeros, alcanza mayores densidades en las áreas donde el felino abunda debido al efecto de control que el lince ejerce sobre otros carnívoros que también consumen conejos.

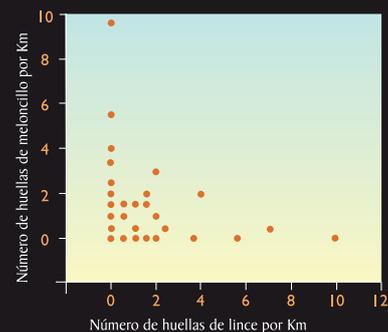


Figura 8.1.1. Área de distribución del Lince Ibérico en España en 1988, según estima de A. Rodríguez y M. Delibes, de la Estación Biológica de Doñana. Las subpoblaciones están delimitadas por líneas y los diferentes núcleos en cada una de ellas son las áreas sombreadas. Con los recuadros se indica los únicos lugares donde en la actualidad está confirmada la presencia y reproducción del Lince Ibérico, y con interrogaciones donde podrían quedar aún algunos ejemplares.

Figura 8.1.2. En el área de Doñana, las abundancias de lince y meloncillos (*Herpestes ichneumon*) en localidades concretas están inversamente relacionadas, como muestra esta figura donde se representa el número de huellas de ambas especies registrado en recorridos efectuados durante otoño-invierno de 1990-1996 en el Parque Nacional de Doñana.

Cuadro 8.2

El Conejo

Elena Angulo

El Conejo Silvestre Europeo (*Oryctolagus cuniculus*) se originó como especie biológica hace cerca de un millón de años en el sur de la Península Ibérica. Actualmente existen dos subespecies: *O. c. algirus*, en el oeste y sudoeste de la Península, y *O. c. cuniculus* en el resto del área de distribución (de forma natural o introducida). De esta última provienen las razas domésticas. El Conejo Silvestre se expandió de forma natural por Europa y, posteriormente, fue introducido en muchas regiones del planeta, para caza y carne. Hoy se encuentra en 800 islas oceánicas, en Australia y en algunas regiones del continente americano (Fig. 8.2.1). En muchos de estos lugares compite con gran éxito frente a las especies autóctonas y, por falta de depredadores, se ha convertido en una plaga de gran impacto económico y ambiental.

¿Qué hace que el Conejo llegue a ser una plaga? Su enorme capacidad reproductiva (Fig. 8.2.2). Puede alcanzar la madurez sexual a los cuatro meses, y la hembra es receptiva todo el año (en condiciones óptimas puede tener hasta 12 partos por año, con 3-6 gazapos por parto). En los ambientes mediterráneos se distingue un período reproductor preferente: empieza en otoño, cuando hay suficiente alimento para que las hembras adquieran una condición física adecuada, puede interrumpirse en invierno, pero se incrementa durante la primavera y finaliza con la llegada de la sequía estival. Las abundancias poblacionales que puede alcanzar el Conejo son muy variables: aunque oscilan estacionalmente, aumentando tras la reproducción (Fig. 8.2.3), también dependen del tipo de hábitat. En verano, en dehesas y en zonas de mosaicos de matorral mediterráneo con pastizal o cultivos, se han estimado hasta 40 individuos/ha. Esta densidad se hace menor cuando disminuye la calidad del hábitat, como sucede en zonas de monte o bosque cerrado, pinares o eucaliptales.

En el área de distribución geográfica original de la especie, la alta tasa reproductiva está compensada por una elevada mortalidad. El Conejo es la especie presa por excelencia de muchos vertebrados depredadores de los ecosistemas mediterráneos. Los juveniles son expulsados del territorio por los adultos e, inexpertos, tienen que aventurarse en busca de nuevos territorios. El 75% de ellos mueren antes de la madurez sexual (tienen un tamaño ideal para gran número de depredadores que el resto del año no se alimentan de conejos). Los que llegan a adultos tienen una mayor tasa de supervivencia; al ser más experimentados y tener mayor tamaño, son una presa más difícil para depredadores generalistas. Sin embargo, son la presa básica de dos depredadores especializados y emblemáticos del monte mediterráneo: el Lince Ibérico (*Lynx pardinus*) y el Aguila Imperial Ibérica (*Aquila adalberti*).



El matorral, refugio del Conejo

El matorral mediterráneo es de vital importancia para la supervivencia del Conejo frente a los depredadores. El Conejo se mueve entre las zonas abiertas de pastizal, donde se alimenta, y el matorral, donde encuentra refugio. Basa su dieta en plantas herbáceas, principalmente gramíneas y compuestas, aunque en cier-

tas épocas también puede consumir tallos, hojas y frutos de diferentes especies del matorral mediterráneo. Su uso del hábitat está determinado por la calidad y cantidad de alimento (experimentalmente se ha visto que los conejos tienen que alimentarse al menos cada cuatro horas), así como por la distribución espacial de las zonas de refugio y de alimentación. Cuanto más

escaso o de peor calidad sea el alimento, más van a tener que aventurarse por zonas abiertas, exponiéndose a un mayor riesgo de depredación. La distancia a la que los conejos se alejan no depende solamente del alimento, sino también de las características del matorral y de la densidad de individuos. Los conejos se alejan más del matorral cuando van acompañados de un

mayor número de individuos, mientras que se alejan menos si van solos o en pareja. Hay un “efecto de grupo”, cada animal reduce su riesgo de ser depredado al aumentar el tamaño del grupo. Por otra parte, parece existir una comunicación visual entre los individuos: un Conejo que corretea en una zona abierta, enseña intermitentemente la parte inferior de su cola y de

las patas, de color blanco, que contrastan con su pelaje grisáceo; esto actúa como un semáforo que avisa a sus compañeros de que ése es un lugar seguro para alimentarse. También el tipo de matorral influye sobre la distancia a la que los conejos se alejan de él para alimentarse. Cuando el matorral es espeso y alto (como el denominado “monte negro” de Doñana, los brezos



Figura 8.2.1. Mapa de distribución mundial del Conejo Silvestre (*Oryctolagus cuniculus*). Se diferencian en naranja los lugares donde es autóctono y en rojo donde se ha introducido. Las flechas indican lugares pequeños o islas donde se ha introducido.

o las sabinas), es decir, es un buen refugio, los conejos se alejan más que cuando el matorral es disperso y bajo (como el "monte blanco" de Doñana, las jaras, los romeros o las lavandas). Aunque la calidad del refugio también puede variar según momento del día: por la noche los conejos se alejan más del matorral que durante el día. Los depredadores más activos de día son las rapaces diurnas, que cazan en zonas abiertas, mientras que de noche son los carnívoros, que utilizan el matorral para desplazarse y acechar a sus presas, entonces éste deja de ser tan buen refugio.

El matorral y la madriguera

Para el Conejo, mejor refugio que el matorral es la madriguera, donde pasa la mayor parte del día, y donde las hembras paren y amamantan a sus crías. La construcción de una madriguera depende de la dureza del suelo, si es demasiado duro no se puede excavar, mientras que si es demasiado blando (en sustrato arenoso) las madrigueras pueden desmoronarse fácilmente por lluvias o el pisoteo del ganado u otros grandes mamíferos. El matorral puede ser beneficioso para el mantenimiento de las madrigueras construidas en sustratos arenosos, así por ejemplo, las raíces de los lentiscos permiten

la creación de madrigueras más estables. La estructura del hábitat que rodea a la madriguera, especialmente la cobertura de matorral, pueden condicionar el tamaño de la misma. Madrigueras más grandes se construyen en espacios abiertos, en los que la falta de refugio puede subsanarse con grandes galerías bajo tierra que permitan moverse a los conejos a grandes distancias a salvo de los depredadores. Cuando el matorral es abundante y tiene una buena calidad como refugio, las madrigueras suelen ser más pequeñas, y se utilizan como cámaras de cría más que como refugio. El mantenimiento de las madrigueras es costoso en

términos de tiempo y esfuerzo, por lo que cuando la población de conejos es poco abundante, las madrigueras son de menor tamaño o incluso pueden no existir. En estas situaciones de baja abundancia, y si la población dispone de una cobertura arbustiva suficiente, los conejos viven dispersos en el matorral. Estas poblaciones han sido denominadas por algunos autores *scrub-rabbits*, o "conejos de matorral". Estos conejos suelen presentar una baja condición física, porque deben estar activos y alerta la mayor parte del día. Las altas abundancias poblacionales son beneficiosas tanto para el mantenimiento de las madrigueras, como para optimizar la alimentación en

zonas abiertas (efecto de grupo). Sin embargo, durante las últimas décadas las poblaciones ibéricas de conejos han experimentado un fuerte declive, la mayor parte de las poblaciones tienen densidades bajas y, por desgracia, los "conejos de matorral" son cada vez más abundantes en nuestro paisaje.

Problemática y amenazas de las poblaciones ibéricas de Conejo

¿Cómo se ha llegado a la situación actual de declive en una especie tan prolífica? La disminución o desaparición de hábitat adecuado, la excesiva abundancia de depredadores, la sobreexplotación por la caza, o una gestión inadecuada,

son algunos de los factores que siempre se señalan. Pero, sin ninguna duda, dos enfermedades son las que más gravemente han hecho disminuir las abundancias de conejo: la mixomatosis y la enfermedad hemorrágica vírica. El primer declive importante de las poblaciones ibéricas fue causado por la aparición de la mixomatosis, enfermedad causada por un virus procedente de conejos americanos del género *Sylvilagus* (a los que no produce la muerte). Desde su descubrimiento, a finales del siglo XIX, el virus de la mixo-

matosis se ensayó como método de control biológico del Conejo. Fue introducido en los años 50 en Australia, causando una mortalidad de hasta el 99%. En 1953 un agricultor francés liberó el virus porque los conejos le producían daños en sus cultivos, iniciando de ese modo su diseminación por toda Europa. Más recientemente, en 1984, aparece la enfermedad hemorrágica vírica (EHV). A través del conejo doméstico llega desde China a Europa y entra en las poblaciones naturales ibéricas de Conejo Silvestre

en 1989, produciendo mortalidades del 50 al 80%. La EHV se ensayaba en una isla experimental como método de control en Australia, cuando en 1995 se escapó y se extendió por todo el continente. Una vez que las enfermedades entran en una población de conejos se hacen recurrentes. La mixomatosis es más frecuente en verano mientras que la EHV es más invernal (Fig. 8.2.4). Esto se debe a que la mixomatosis afecta fundamentalmente a los juveniles y es transmitida por pulgas y mosquitos, mientras que la

EHV afecta principalmente a los adultos, y se transmite por contacto directo. Las nuevas técnicas moleculares, que permiten crear organismos genéticamente modificados, se están utilizando para gestionar las poblaciones de Conejo, tanto para su conservación como para su control, en distintas partes del mundo. En Europa se investiga modificando genéticamente el virus de la mixomatosis para obtener un virus vacunal que conferiría inmunidad tanto para esa enfermedad como para la EHV. En

Australia, por el contrario, lo modifican genéticamente para crear un virus que produciría esterilidad en las hembras (inmunocostracción mediada por virus). Teniendo en cuenta la facilidad con que históricamente se han extendido por todo el mundo los virus de Conejo, el uso de estos virus modificados constituye una grave amenaza para las poblaciones de Conejo silvestre y las especies que de él dependen.

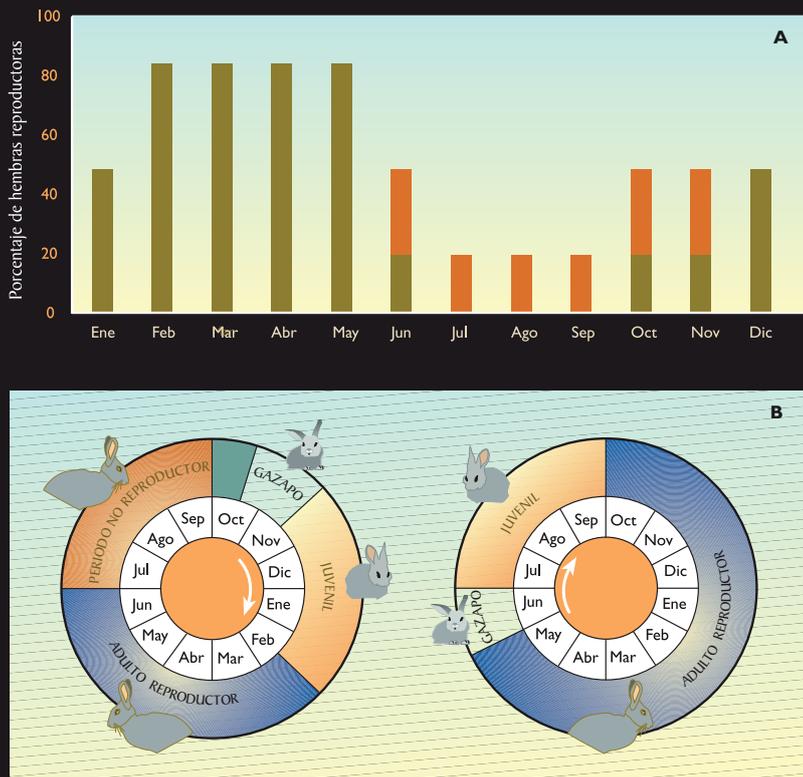


Figura 8.2.2.

Ciclo reproductivo anual del conejo. (A) Porcentaje de hembras reproductoras en una población de conejos andaluza. El periodo reproductor preferente (barras negras) comprende los meses de octubre a junio con un máximo desde febrero a mayo, mientras que durante los meses de verano la reproducción es prácticamente inexistente. En función de la intensidad y distribución anual de la pluviosidad así como de la intensidad de la sequía estival pueden existir variaciones en este esquema general (barras grises); el porcentaje de hembras reproductoras puede incrementarse durante los meses marcados. (B) Representación esquemática del ciclo vital del conejo en Andalucía: ciclo vital si el gazapo nace al principio (izquierda) o si nace al final (derecha) del periodo reproductor. Los gazapos son individuos menores a un mes de edad, que se crían en gazaperas o cámaras de cría y dependen de la madre para sobrevivir. Los juveniles tienen menos de 4 meses y los adultos mayores a esta edad ya son reproductores potenciales.



Figura 8.2.3

Evolución estacional de la abundancia de conejos en Andalucía entre los años 1998 y 2002. Se representan las medias de los índices de abundancia para 27 áreas andaluzas durante los meses de marzo (M), junio (J), agosto (A) y octubre (O). Se observa como la abundancia poblacional alcanza el máximo en el mes de junio cuando termina el período reproductor por la incorporación de los juveniles a la población. Con el cese de la reproducción la población disminuye durante el verano debido a la alta mortalidad de los juveniles, alcanzando el mínimo de abundancia poblacional en octubre justo antes de volver a iniciarse la reproducción, cuando la mayoría de los conejos son adultos. Fuente de los datos: Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía – EGMASA.

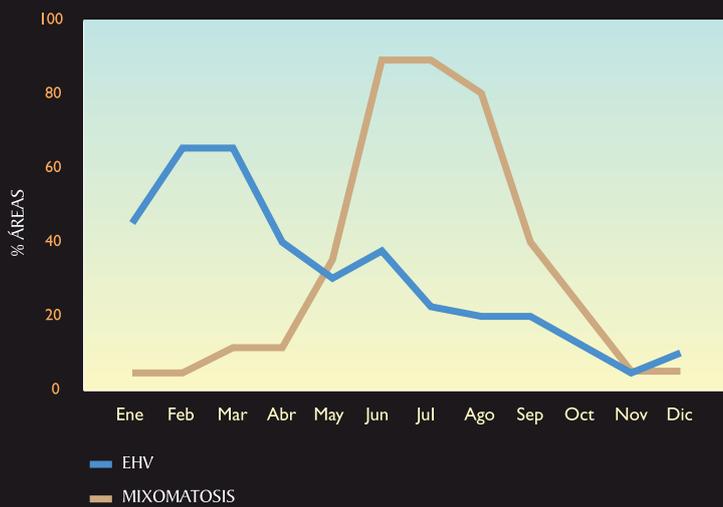


Figura 8.2.4

La mixomatosis y la EHV tienen una recurrencia anual en las poblaciones de Conejo Silvestre. Sin embargo, cada una tiende a aparecer en una estación diferente. El riesgo de que una población sea afectada por la mixomatosis es mucho mayor en verano, mientras que la EHV afecta principalmente en invierno.



Actuaciones de mejora de hábitat para el Conejo, mediante construcción de vivares (majanos) y refuerzo de poblaciones, en Sierra Morena.





Parte III.

Regeneración de la vegetación





9. Biología de la reproducción de las plantas del monte mediterráneo

JAVIER HERRERA



Eristalis tenax en flor de *Senecio jacobaea*

En la página anterior, Hierba de la criadilla (*Xolantha guttata*)

Introducción

Es probable que, para muchas personas, la diferencia básica entre animales y plantas sea que los animales se mueven y las plantas no. Y la verdad es que esa diferencia no es trivial, por superficial que parezca y aunque esté a la vista de todo el mundo. La condición sésil (inmóvil) ha condicionado muchas características en las plantas, entre otras las reproductivas. Así, en la mayoría de los animales la reproducción se produce gracias a conductas activas de búsqueda de pareja, mientras que en las plantas los individuos fértiles no pueden ponerse en contacto físico directo y (salvo excepciones) dependen de un intermediario. Este intermediario que transporta los gametos masculinos desde unas plantas a otras puede ser un agente físico (como el viento) o biológico (un animal), y se le denomina vector de polinización. También podríamos encontrar un fenómeno parecido en el mundo animal si nos fijáramos en seres inmóviles, como los corales, en los que los gametos son liberados a una corriente marina (el vector) que los transporta a distancia impredecible.

El problema más grave de reproducirse así es que la densidad de partículas viajeras disminuye exponencialmente con la distancia a la fuente que las produjo. Dicho de otra forma, si el polen viaja sin dirección y siguiendo solo las reglas del azar hay que producir cantidades enormes de él para que al menos algunos gametos lleguen a buen puerto. En un contexto como ese, cualquier modificación del proceso que haga más eficaz el transporte (que mejore la 'puntería', por así decir) será ventajosa para el individuo que lo posea, ya que además de engendrar mayor número de descendientes podrá dedicar más energía y recursos materiales a otras funciones, como por ejemplo crecer. Las modificaciones o refinamientos que la evolución ha inducido en las plantas para mejorar su puntería inclu-

yen el condicionar la conducta de un animal para que busque activamente el objetivo, mediante el truco de presentar el polen asociado con una recompensa alimenticia y con un reclamo visual u olfativo. La gama de formas, colores y olores que encontramos en las flores (al menos en las polinizadas por animales) corresponden a diversas soluciones evolutivas para contrarrestar el carácter incierto que, en seres incapaces de moverse, tiene la reproducción.

Cuando se habla de polinización es práctica común resaltar los ejemplos llamativos, los casos extremadamente elaborados, espectaculares y asombrosos. Lo malo de esta visión sesgada (el equivalente científico del periodismo sensacionalista) es que podemos llegar a creer equivocadamente que el proceso de polinización se caracteriza en general por una gran exactitud cuando, en realidad, la mayoría de las especies de plantas no presentan niveles destacables de sofisticación. Muy al contrario, los procesos de polinización suelen dejar bastante que desear en cuanto a precisión (mucho polen se desperdicia, algunas flores quedan sin fertilizar, aparecen animales que roban la recompensa pero no polinizan, etc.), y esto ocurre incluso en los casos en que las estructuras florales son muy elaboradas morfológicamente. A alguien que quiera escuchar una bonita historia de plantas 'perfectas' que se reproducen de forma optimizada y exacta esta característica quizás le parezca decepcionante, pero por otra parte también es muy instructiva: nos indica que las soluciones desarrolladas por las plantas para polinizarse no son más que aproximaciones aceptables (léase eficaces) teniendo en cuenta el 'material' de que disponían. Dicho material es simplemente la variabilidad entre individuos de una especie, y esa variabilidad está muy lejos de ser infinita. Tampoco hay que olvidar que la sencillez de funcionamiento implica tolerancia, flexibili-

Figura 9.1

En *Cistus ladanifer*, gracias a la morfología de la corola (común a todas las Cistáceas) el polen y el néctar son fácilmente accesibles para un espectro diverso de insectos, incluyendo moscas (Califóridos y Sirfidos, entre otros), escarabajos (Escarabeidos y Maláquidos por ejemplo) y por supuesto abejas (Andrénidos, Halictidos, Ápidos). Las Cistáceas no suelen segregar néctar, pero en el caso de *Cistus ladanifer* éste sí se produce durante toda la vida de la flor, mientras que el polen suele desaparecer en pocas horas si el tiempo soleado y la temperatura alta han favorecido la actividad de los insectos.



dad, la cual puede ayudar muchas veces a asegurar la reproducción en un abanico amplio de circunstancias ambientales. Por ejemplo, es probable que las plantas con sistemas de polinización de tipo generalista sobreleven relativamente bien las alteraciones ambientales drásticas, mientras que las que poseen sistemas de polinización más sofisticados pueden verse en graves aprietos. El argumento anterior es válido especialmente para floras que, como en el caso de la Mediterránea, han experimentado oscilaciones climáticas severas por causas naturales durante milenios, a las que habría que añadir además las modificaciones inducidas por el hombre. Pero además de la búsqueda de pareja, el carácter inmóvil de las plantas les acarrea todavía más problemas. Porque el resultado natural y deseable de la fecundación es que se formen pequeñas plantas embrionarias (semillas), y éstas son tan incapaces de moverse por sí mismas como lo eran sus progenitores. Producir cientos o miles de descendientes que simplemente se quedaran adheridos a la planta madre acumulándose (quizás año tras año) como una inútil carga no tendría sentido. Una planta así, que retuviera sus semillas sobre sí misma, a lo más que podría aspirar es a que algún descendiente ocupara su sitio cuando ella muriera de vieja. Y eso suponiendo que ninguna catástrofe impredecible en su entorno (fuegos, vendavales, desprendimientos, heladas, sequías, predadores, etc.) la destruyera antes a ella y a todos sus hijos. La realidad es que en el mundo natural estos riesgos impredecibles son considerables, y casi todas las plantas se las arreglan para que sus descen-

dientes se alejen y colonicen nuevos fragmentos de hábitat, cubriéndose las espaldas frente al peligro de extinción local. En eso consiste el fenómeno de la dispersión, donde gracias a modificaciones morfológicas de las propias semillas o de los tejidos asociados a ellas (frutos), los descendientes emprenden un viaje de centímetros, metros o kilómetros (según la especie) que los aleja de la planta madre transportados por un vector. Las modificaciones morfológicas a que nos referimos son muy variadas, e incluyen estructuras que aumentan la flotabilidad en el aire o el agua, tejidos carnosos que atraen a los animales, y un largo etcétera, pero sean del tipo que sean nunca garantizan completamente el éxito (al igual que ocurría en la polinización, donde hablábamos de 'aproximaciones aceptables'). Como la supervivencia de las semillas durante la dispersión es a cara o cruz (aunque quizás fuera más justo comparar dicha aventura con una ruleta rusa), las plantas tienen que formar muchas más semillas de las que finalmente pueden germinar y llegar a individuos adultos. Así pues, el proceso de dispersión y el de polinización son complementarios: los dos se encaminan a compensar la falta de movilidad (respectivamente, de los adultos y sus descendientes), y los dos se basan en la producción de cantidades ingentes de partículas relativamente pequeñas. La diferencia es que en la polinización lo que se mueven son gametos masculinos (polen), mientras que en la dispersión de semillas lo que viajan son plantas embrionarias en estado latente. El precio de la polinización normalmente es polen o néctar; el de la dispersión de semillas es, sobre todo, alta mortalidad infantil. Comentario inevitable antes de enumerar los sistemas de polinización y dispersión existentes en Andalucía es el del componente taxonómico. Como ocurre en cualquier región del mundo, las especies o géneros de plantas que están emparentados poseen siempre sistemas reproductivos similares o incluso iguales. Esto es debido a que las 'mejoras' del proceso de transporte de polen o semillas se realizan a base de modificar estructuras anatómicas heredadas de ancestros, y ello conduce a que las especies de una familia compartan cierto número de atributos reproductivos, las de un género todavía comparten más, etc. (Es algo análogo a lo que pasa en el mundo del diseño de coches, donde una marca determinada —el equivalente industrial de un linaje biológico— produce una gama de modelos —especies— que, aunque diferentes unos de otros, comparten suficientes rasgos internos y externos como para poderlos distinguir de modelos de otras marcas). Este *condicionante filogenético*, cuando

hablamos de polinización, nos obligará a referirnos a familias y géneros de plantas, ya que la mayoría de los atributos reproductivos básicos (como el tipo de corola, androceo u ovario, por ejemplo) tienen un grado alto de atavismo, y por tanto van asociados a los linajes más que a las especies. Señalar también que los helechos, musgos y algas no tienen cabida en este capítulo porque se reproducen mediante esporas y, en ausencia de flores, el concepto de polinización no sería aplicable.

Animales polinizadores

Antes de continuar sería bueno dar alguna idea sobre qué animales actúan como polinizadores en el monte mediterráneo andaluz, y la primera puntualización necesaria es que siempre son insectos. La polinización por aves, murciélagos, roedores o reptiles es desconocida aquí, aunque eso no significa que sea imposible ver de vez en cuando en nuestra región a un pájaro alimentándose de flores o en las flores (por ejemplo, el Mosquitero Común, *Phylloscopus collybita*, o la Curruca Capirotada, *Sylvia atricapilla*). Sin embargo es bastante dudoso que esa actividad tenga efectos positivos sobre la fecundidad de las plantas (a causa del manifiesto desajuste de tamaño entre aves y flores), y en estos casos más que de polinización habría que hablar de aprovechamiento oportunista de un recurso alimenticio (polen, néctar, insectos).

También dentro de los insectos existen grados de oportunismo (o su inverso, la dependencia) en la rela-

ción con las flores. Son cuatro los órdenes o grupos de insectos que vemos frecuentemente acudir a las flores en nuestra región: los Himenópteros (abejas, principalmente), los Lepidópteros (mariposas), los Dípteros (moscas) y los Coleópteros (escarabajos). En el caso de las abejas la dependencia de las flores es total, ya que tanto el insecto adulto como sus larvas se nutren exclusivamente de productos florales como el néctar y el polen. Por supuesto las larvas de las abejas no acuden nunca a las flores, pero el que necesiten néctar y polen para desarrollarse es crucial porque transforma a las abejas adultas en vectores muy 'motivados'. En las mariposas y moscas la dependencia varía mucho según la familia de que se trate: hay grupos que son dependientes durante la fase adulta y otros que no lo son, pero las larvas jamás dependen directamente del polen o el néctar (pueden ser herbívoras, carnívoras, etc.). En cuanto a los escarabajos, y a pesar de la enorme diversidad de especies que existen en el entorno Mediterráneo, la proporción detectable sobre las flores es increíblemente pequeña. El que pocos escarabajos hayan fundado una relación estable con las flores puede estar relacionado con su aparato bucal (siempre de tipo masticador), que los incapacita para trabajar las flores con eficacia, al mismo tiempo que los hace propensos a la destrucción o depredación floral.

La diversidad de abejas, mariposas y moscas que polinizan las flores del monte mediterráneo es tal que incluso una enumeración muy somera requeriría más espacio del disponible, pero es imprescindible señalar algo. Contra lo que mucha gente cree, la abeja de las colmenas (*Apis mellifera*) es tan sólo una de los muchos cientos, posiblemente miles de especies de abejas que acuden a las flores en el entorno Mediterráneo. La inmensa mayoría de ellas son abejas solitarias (no crean colonias formadas por muchos individuos) que construyen sus nidos en el suelo o la vegetación y vuelan solo durante un período concreto del año, a veces unas pocas semanas. En Andalucía las abejas solitarias aparecen en todos los hábitats, desde las dunas costeras a las cumbres de las sierras o las zonas agrícolas, y siempre dependen del polen y el néctar de las flores para sobrevivir. Solitarias o no, algunas abejas son relativamente flexibles en su alimentación y cualquier planta con flores puede servirles como fuente de polen y néctar (a éstas se las llama *poliléticas*; el mejor ejemplo es precisamente *Apis mellifera*), mientras que otras están más especializadas y dependen estrechamente de unas cuantas especies de plantas nutricias (abejas *oligolécticas*).

Orquídea silvestre (*Ophrys speculum*) y abeja polinizadora.



Figura 9.2

Cytisus grandiflorus. La mecánica de la polinización en las Genisteas se basa en que, al visitar las flores, las abejas entreabren los pétalos lo suficiente para que el conjunto de estambres, mantenido a presión dentro de ellos, se dispare violentamente golpeando al insecto y provocando una pequeña 'explosión' de polen en torno suyo. Visitas posteriores a la flor ya no serán tan efectivas en la dispersión de polen como la primera, aunque todavía puedan ser útiles en la fertilización del ovario.



Árboles

Salvo alguna excepción, las especies arbóreas que habitan el bosque mediterráneo se sirven del viento para transportar el polen de unas flores a otras (son *anemófilas*). Este sistema de polinización se basa en la producción de polen muy abundante, con granos secos, lisos y pequeños que se difunden por el aire con facilidad. Es muy eficaz si las plantas forman poblaciones densas como son (o podrían serlo en condiciones naturales) los bosques, si bien la humedad elevada y la lluvia le perjudican al lavar el aire y provocar la precipitación del polen. Además, al ser el viento un vector 'ciego' las flores anemófilas han convergido evolutivamente (lo que quiere decir que se parecen externamente, incluso perteneciendo a linajes diferentes) en el sentido de eliminar todo gasto inútil en recompensa o reclamo. El resultado es que los árboles anemófilos producen miles de flores muy pequeñas poco o nada coloridas, ya que no necesitan atraer a un vector cuya presencia está siempre más o menos garantizada. Por supuesto tampoco segregan néctar, y como el polen es difícil de recolectar a causa de su sequedad los insectos no se interesan mucho por sus flores. La convergencia de forma y función hace que encontremos flores de aspecto parecido en árboles tan alejados filogenéticamente como un pino (Pináceas), un alcornoque (Fagáceas), un olivo (Oleáceas), o un aliso (Betuláceas).

Seguramente la especie más característica del bosque y matorral mediterráneo es la encina (*Quercus ilex*). Las encinas son *monoicas*, lo que significa que cada árbol produce dos tipos de flores, unas masculinas y otras femeninas. A pesar de su escaso tamaño las masculinas son bien visibles al agruparse en inflorescencias colgantes de unos 5 cm de longitud (*amentos*). Éstos son tan abundantes que cuando llega la floración pueden llegar a cubrir todo el árbol, y cada amento libera millones de granos de polen. En contraste, las flores femeninas son pequeños abultamientos de unos pocos milímetros de diámetro, escasos y aislados unos de otros a lo largo de las ramas finas, lo que las hace francamente difíciles de ver. Indudablemente cualquier encina se esfuerza mucho (en términos de proteínas y nutrientes) por producir flores masculinas que liberen polen al aire, y en cambio dedica muy poco a formar flores femeninas, pero obsérvese que a partir de una pequeñísima flor femenina deberá formarse una bellota relativamente grande (i.e., el coste de la función masculina y el de la femenina quizás no sean tan dispares en estos árboles como podría parecer en un principio). La floración de las encinas tiene lugar al comienzo de la primavera y coincidiendo con la época de mayor actividad vegetativa, aunque el momento se retrasa algo en las zonas

altas de las sierras. Para finales de otoño el crecimiento de las bellotas es completo. Normalmente la floración no se repite con la misma intensidad dos años consecutivos, y a un año con fuerte floración suele seguirle otro en que ésta es escasa o nula. Ello tiene por efecto que las cosechas buenas de bellota se produzcan en años alternos, un fenómeno conocido como vecería que también aparece en otros árboles no emparentados con la encina, como los olivos o los pin-sapos. Todas estas especies veceras suelen ser de vida larga y producir frutos relativamente grandes y costosos, lo que ha llevado a pensar que la alternancia de cosechas buenas y malas les ayuda a defenderse de las plagas de insectos predadores de semillas (quienes, al no disponer de una fuente constante de alimento todos los años, experimentarían una especie de control demográfico). Con sólo pequeñas variaciones, lo descrito es aplicable a las otras especies Mediterráneas del género *Quercus*, como alcornoques (*Q. suber*) o quejigos (*Q. faginea*). A diferencia de algunas especies americanas de *Quercus* en que las bellotas tardan dos años en completar su desarrollo, los frutos de todas las especies andaluzas de *Quercus* se desarrollan siempre a partir de las flores de la primavera anterior. El siguiente otoño, cuando están maduras y bien cargadas de almidón, las bellotas caen por su peso justo al pié del árbol que las produce y allí son aniquiladas por un diverso cortejo de animales grandes y pequeños que se ceban en ellas. Por suerte algunos de esos animales (arrendajos y ratones de campo) tienen por costumbre acaparar tantas bellotas como pueden en escondrijos subterráneos, y aunque su intención es usarlas como alimento, un cierto porcentaje de bellotas escapa a la destrucción porque nunca llega a ser comido. Suele decirse que las especies de *Quercus* tienen dispersión

'por olvido', ya que son precisamente estas bellotas olvidadas (normalmente enterradas, y en número relativamente pequeño) las que meses después se transforman en plantitas de encina, alcornoque, o quejigo. Entre los árboles del monte mediterráneo, el algarrobo (*Ceratonia siliqua*) es excepcional en cuanto a su forma de polinizarse, ya que el polen lo transportan insectos en vez del viento. Esta especie tiene un área de distribución amplia que abarca todos los contornos del mar Mediterráneo, y su sexualidad puede variar algo de unas zonas a otras: hay algunas poblaciones en las que los árboles tienen flores hermafroditas (con función masculina y femenina en la misma flor), otras en las que la sexualidad es como la de las encinas (aparecen flores masculinas separadas de las femeninas, pero sobre el mismo árbol), y finalmente otras en que los árboles son o totalmente masculinos o totalmente femeninos (*dioecia*). En Andalucía esto es lo más normal, aunque aparecen de vez en cuando poblaciones en que se han fabricado artificialmente plantas 'hermafroditas' injertado ramas masculinas sobre árboles femeninos. (El efecto buscado es aumentar la producción de fruto —las semillas de algarrobo tienen valor comercial—, ya que un árbol hembra injertado con ramas masculinas dispondría siempre de polen cercano y abundante).

El aspecto de las flores del algarrobo puede inducir a confusión sobre su sistema de polinización ya que, con independencia de su sexualidad, carecen de pétalos. Esto podría hacernos pensar que son flores anemófilas, pero en realidad son muy aromáticas, segregan abundante néctar rico en azúcar, y ello las hace ser buscadas por los insectos a pesar de carecer de vistosidad. Tanto las masculinas como las femeninas se agrupan en racimos erectos, *caulógenos* (que se forman en las ramas ya viejas, no en las finas), y aparecen en una época bastan-

Figura 9.3

Rosmarinus officinalis. Una peculiaridad del romero y otras Labiadas es que el polen se libera de los estambres cuando todavía el estigma no es receptivo, pasando cada flor por una fase masculina relativamente breve (un día) y una femenina más larga (tres días o más). A esta separación temporal de funciones se le llama protandria, y en el romero se aprecia especialmente bien por el cambio de forma que experimenta el estilo, recto el primer día (izquierda) y curvado a partir del segundo (derecha).



Figura 9.4

Nerium oleander. Las poblaciones naturales de adelfas siempre tienen flores rosadas (las de otros colores corresponden a variedades de jardinería) de 40 a 50 mm de diámetro, con cinco pétalos y un tubo que es ancho en la boca de la flor pero se estrecha a medida que se acerca a la base. El ovario mide sólo un par de milímetros pero se continúa en un estilo bastante largo que coloca al estigma justo en la boca del tubo floral. Hay cinco estambres, agrupados formando un cono en la boca del tubo, que se rematan con prolongaciones filamentosas de aspecto plumoso. El polen queda acumulado sobre el extremo del estilo formando una pequeña masa viscosa que es difícil de detectar a simple vista. Protegido del sol, el viento, y por supuesto los insectos, la única manera de que un animal averigüe lo que esconde la flor es que pruebe a introducir su probóscide por alguno de los estrechos pasillos que quedan entre unas anteras y otras, pero al hacerlo inevitablemente tocará la masa de polen y el estigma.



te inusual: el otoño. El crecimiento y maduración de los frutos tiene lugar durante el invierno, primavera y verano siguientes. Los insectos más frecuentes que podemos ver acudir a las flores de los algarrobos incluyen pequeñas avispas, moscas de diversos tipos, y por supuesto también el insecto más omnipresente en nuestra región, la abeja de la miel o *Apis mellifera*. Los frutos del algarrobo son legumbres de consistencia coriácea y color oscuro (algarrobos) con gran valor alimenticio. Sus paredes contienen mucho azúcar y son comidas, entre otros, por vacas y caballos, quienes actúan como vectores de dispersión. Las duras semillas contenidas en las algarrobos resisten bien la masticación y la digestión por estos grandes animales, quienes algún tiempo después de ingerirlas las arrojan junto con las heces.

Matorrales

Como ya se describió en detalle en el capítulo 2 de este volumen, los tipos de matorral que podemos encontrar en Andalucía van desde las comunidades cerradas tipo 'maquis', con arbustos a veces bastante altos como *Pistacia lentiscus* o *Phillyrea latifolia*, hasta formaciones bajas tipo tomillar, pasando por los frecuentísimos jarales y matorrales de Labiadas y Leguminosas. Los sistemas de polinización que encontramos en ellos están bastante mediatizadas por el componente taxonómico (véase lo dicho más arriba sobre el condicionante filogenético).

Matorral alto

Si la pluviosidad del lugar lo permite y la destrucción de la vegetación climática no data de muy antiguo, en Andalucía la vegetación dominante es con frecuencia el matorral alto, o 'monte noble'. Esta formación representa el estadio inmediatamente posterior a la desaparición del bosque, y muchas de las especies que la integran tienen afinidades ecológicas evidentes con el bosque propiamente dicho. Desde el punto de vista reproductivo se caracteriza porque las flores suelen ser poco vistosas, es frecuente la separación de sexos en individuos diferentes (*dioecia*), y la polinización la realizan o el viento o insectos pequeños relativamente oportunistas (e.g., moscas). Las abejas tienen muy poca presencia como polinizadores en esta clase de vegetación. Pero la característica reproductiva más extendida en esta clase de matorral no se refiere a la polinización, sino a la dispersión de semillas: la mayoría de las especies tienen frutos carnosos (drupas y bayas) que sirven de alimento a las aves.

Al hablar de la fracción arbórea de la flora hemos comentado que su sistema de polinización es bastante monótono ya que, salvo raras excepciones, se polinizan gracias al viento. El matorral alto no es tan monótono, pero sólo parece haber dos alternativas: o viento o entomofilia poco sofisticada (insectos generalistas, pequeños, etc.). Una explicación de corte 'adaptacionista' para este hecho es que las plantas del matorral alto forman (o formarían, en condiciones naturales) comunidades densas en las que las plantas están bastante cerca unas de otras, y en ese contexto las flores coloreadas y llamativas probablemente no supondrían gran ventaja: vectores de polen poco selectivos como el viento o los insectos generalistas podrían ser lo suficientemente eficaces. Sin excluir ni contradecir este razonamiento de orientación adaptativa, lo cierto es que en familias como Anacardiáceas, Oleáceas o Rhamnáceas (a las que pertenecen buena parte de las especies del monte alto) los sistemas poco sofisticados de polinización son lo más frecuente.

El lentisco (*Pistacia lentiscus*) es un elemento clave dentro del matorral alto, tanto por lo abundante que es —o solía ser— como por su carácter de planta nutricia para muchos animales (e.g., aves migradoras; véase Cuadro 9.2). Los lentiscos son dioicos y anemófilos, y sus flores muestran el conjunto de características asociadas a esta forma de reproducción que ya hemos citado al hablar de los árboles. Las femeninas son pequeñísimas (alrededor de 1 mm), se reducen a un ovario y un esti-

Anémona (*Anemone palmata*)

lo rojizos y desnudos, y serían muy difíciles de ver si no fuera porque se agrupan en pequeños racimos. Su período receptivo dura pocos días, durante los cuales el estigma (zona que captura el polen) tiene un aspecto suave y plumoso. Las masculinas son algo mayores (3-5 mm), tienen 8-10 estambres amarillos muy grandes relativamente y también están agrupadas en racimos. Cada flor masculina produce unos 50000 granos de polen, de manera que las plantas macho liberan auténticas nubes amarillas de polen. Además en los lentiscos es frecuente el dimorfismo de tamaño entre sexos: casi siempre las plantas más grandes de una población son las masculinas, mientras que las femeninas son menores. La floración tiene lugar durante unas pocas semanas de Abril o Mayo y los frutos que originan son drupas negras de unos 5 mm. Totalmente maduras el siguiente otoño e invierno, su riqueza en grasa (comparable a la que tiene la aceituna) las hace ser buscadas por muchas aves, como Currucas, Mirlos, Petirrojos, etc.

También son importantes en el matorral alto andaluz dos especies del género *Phillyrea* (Oleáceas). *Phillyrea angustifolia* (olivilla) abunda en las zonas más templadas y secas de Andalucía, normalmente a poca altura sobre el nivel del mar, mientras que *P. latifolia* (agracejo o

labiérnago) la encontramos en sitios más frescos y lluviosos. Ambas son polinizadas por el viento y funcionalmente dioicas. En realidad las flores de *Phillyrea* son casi iguales a las del olivo o acebuche (*Olea europaea*), con una pequeña corola blanca, estambres relativamente grandes y un pequeño ovario. Pero mientras en el acebuche todas las plantas liberan polen y producen fruto (hermafroditismo), en las *Phillyrea* sólo algunas plantas producen frutos (si bien el sexo de un arbusto no podrá detectarse por el aspecto sus flores). En las *Phillyrea* los frutos evocan el linaje al que pertenecen, la familia de las Oleáceas: se trata de drupas negras casi esféricas (5 a 7 mm de diámetro) parecidas a pequeñas aceitunas (ver Cuadro 9.2). La dispersión de semillas la realizan aves frugívoras similares a las que comen los frutos del lentisco.

El otro modo de polinización frecuente en el monte alto (la entomofilia) puede ser ilustrado por Rhamnáceas como *Rhamnus lycioides* o *Frangula alnus*, Rubiáceas como *Rubia peregrina*, Palmáceas como *Chamaerops humilis*, Ericáceas como *Arbutus unedo*, Caprifoliáceas como *Lonicera implexa* o Liliáceas como *Asparagus aphyllus*. Como se ve, hay demasiadas familias de Angiospermas representadas en este grupo para que se pueda generalizar sobre sus sistemas de polinización. Así por ejemplo en el madroño la polinización la hacen sobre todo abejas relativamente grandes como *Apis mellifera* y abejorros del género *Bombus*. En *Frangula alnus* veremos moscas de diversas familias (Sírfidos, Califóridos, etc.), en el palmito (*Chamaerops humilis*) lo más común son algunos tipos de escarabajos (Curculiónidos), mientras que las especies de *Lonicera* son polinizadas por grandes polillas crepusculares y nocturnas (Esfingidos). En resumen, el matorral alto es muy heterogéneo taxonómicamente y sus especies tienen poco en común desde el punto de vista de la polinización. Más bien es la preferencia por hábitats boscosos y la posesión de semillas dispersadas por animales (casi siempre aves de tamaño mediano o pequeño) lo que da coherencia a este grupo de especies.

Matorrales abiertos

Los matorrales abiertos o bajos son muy ricos en especies, al tiempo que casi omnipresentes en Andalucía. Y habría que añadir que lamentablemente porque, aunque veamos variar de un sitio a otro las especies que lo componen, la propia existencia del monte bajo siempre indica una historia de perturbaciones recurrentes e intensas (incendios, sobrepastoreo, etc.) así como un

Cantueso (*Lavandula stoechas*)

incremento de la aridez. Poco relacionado ecológica y filogenéticamente con el bosque o el maquis al que reemplaza, está integrado por especies que se ven poco afectadas (cuando no directamente favorecidas) por las perturbaciones, y no ha parado de expandirse a costa de áreas cubiertas antes por bosque o matorral alto. Incluye plantas de crecimiento rápido, vida corta, buena tolerancia de la aridez, y que son poco apetecibles para los herbívoros por estar muy defendidas químicamente o ser espinosas. Las familias que encontramos en el matorral bajo (Cistáceas, Labiadas, Fabáceas) son absolutamente distintas de las que aparecen en el monte alto, y también desde el punto de vista reproductivo es clara la diferencia. Por ejemplo la dispersión de las semillas tiene poco que ver con los animales y normalmente se realiza autónomamente. Además, y como suele ocurrir en plantas que viven en ambientes bien iluminados y secos, las semillas casi siempre son pequeñas y se liberan en cantidades ingentes. Salvo raras excepciones las flores son polinizadas por insectos, y lo más frecuente es que éstos sean abejas.

Cistáceas. Esta familia alcanza la máxima diversidad precisamente en el área Mediterránea e incluye las jaras (*Cistus*) y los jaguarzos (*Halimium*). Son arbustos de flores muy vistosas, y tan frecuentes que es prácticamente imposible transitar por el monte mediterráneo durante la primavera sin verlos. Algunas Cistáceas toleran la sombra y viven bien en el sotobosque de encinares, alcornoques o pinares (e.g., *Cistus salvifolius*), pero la mayoría forman poblaciones espectaculares

sólo si el bosque o el maquis son eliminados o alterados por roza y quema. Por el número enorme de semillas que liberan, su crecimiento vegetativo rápido, y porque alcanzan la edad reproductora en poco tiempo la expansión de sus poblaciones es rapidísima. De presencias anecdóticas con unos cuantos ejemplares en las zonas más soleadas y secas de cualquier hábitat (claros, cunetas) se puede pasar a poblaciones densas en el transcurso de unos cuantos años. Como las semillas de Cistáceas pueden permanecer viables varios años en el suelo, una rápida invasión casi está garantizada cuando perturbamos la vegetación. Este carácter invasivo depende en parte de su conducta reproductiva, y como ejemplo de la misma puede servirnos la jara pringosa (*Cistus ladanifer*), una de las especies más frecuentes y que forma poblaciones más extensas en Andalucía.

Las jaras pringosas producen sus grandes flores blancas (6-7 cm de diámetro, las mayores de nuestra flora) en plena primavera, desde mediados de Marzo hasta Mayo (Figura 9.1). Cada flor dura entre uno y dos días, dependiendo de que el tiempo sea seco y cálido o más bien fresco. Todavía algo arrugados tras su encierro en el botón floral, los pétalos comienzan a extenderse por la mañana temprano, y poco tiempo después la corola adquiere su característico contorno circular y algo cóncavo. A veces los pétalos poseen manchas oscuras cerca de la base, pero otras veces la corola es totalmente blanca. En el centro de la flor aparece un grupo numeroso de estambres (de 200 a 250) que liberan abundante polen amarillo (entre 500 000 y 800 000 granos por flor). Mucho menos aparente que el polen es el néctar, viscoso y rico en azúcar, que impregna la base de los estambres y del ovario. La concentración en azúcares del néctar es muy variable, y si hace calor puede llegar incluso a cristalizar.

Se ha comprobado experimentalmente que al poner polen en el estigma de las flores de *Cistus ladanifer* no se originan frutos a menos que dicho polen proceda de una planta distinta, ya que un sistema de incompatibilidad impide la autofertilización. (Este mecanismo, denominado autoincompatibilidad, existe en muchas otras especies de plantas, y tiene por efecto el garantizar la fecundación cruzada mediante algo parecido a una reacción autoinmune). A pesar de eso la fecundidad de la jara pringosa es muy alta: si las plantas no están demasiado aisladas unas de otras originan fruto alrededor del 90 % de las flores. Como cada cápsula contiene unas 900 semillas es normal que una planta de tamaño mediano libere cerca de 30 000 semillas en una

sola primavera (individuos de tamaño grande pueden llegar a producir hasta 200.000 semillas en una sola temporada). La dispersión de semillas se produce a lo largo del verano y otoño siguientes, a medida que el viento, la lluvia, y las vibraciones hacen salir a las semillas de las cápsulas abiertas. No se requiere el concurso de ningún agente o vector biológico, aunque en ocasiones las hormigas pueden contribuir a la dispersión.

La morfología de las flores (que admite polinizadores grandes o pequeños de cualquier clase), la rica recompensa de polen y néctar ofrecida, el momento en que se produce la floración (coincidente con la actividad de muchas especies de insectos), y el gigantesco número de primordios seminales del ovario forman un equipo imbatible de características reproductivas que contribuyen a la alta fertilidad. Por si esto fuera poco las plantas alcanzan la madurez sexual con solo dos o tres años de edad, lo que favorece un "reclutamiento" rápido e incrementa la capacidad invasora. Las otras especies de jaras y jaguarzos se parecen mucho a *C. ladanifer* en la abundante producción de polen, gran diversidad de polinizadores, autoincompatibilidad, pequeño tamaño de las semillas, etc.

Genisteas. Constituyen otro componente básico de los matorrales de Andalucía, e incluyen las aulagas (*Ulex*), genistas (*Genista*) y retamas (*Retama*) entre otras. Todas pertenecen a la enorme familia Fabáceas o Leguminosas. A diferencia de las Cistáceas las Genisteas ocupan una diversidad de hábitats grande, y además esos lugares suelen ser muy característicos de cada especie: áreas encharcables (*Ulex minor*), arenales marítimos (*Retama monosperma*), zonas secas y sobrepastoreadas (*Retama sphaerocarpa*) o más húmedas y frías (*Erinacea anthyllis*). Normalmente son arbustos espinosos sin hojas - o con hojas poco aparentes - y flores casi siempre amarillas con morfología papilionada. (La morfología papilionada implica fuerte bilateralidad en la corola y una diferenciación morfológica clara de unos pétalos respecto a otros, pero en realidad este tipo floral se presenta en todas las Fabáceas, no solo en las Genisteas). El matorral de Genisteas no tiene una demografía tan agresivamente colonizadora como el de Cistáceas, ya que entre otras cosas las Genisteas toleran peor la aridez y producen menor lluvia de semillas. Es frecuente que se regeneren rebrotando desde las raíces tras una perturbación severa, cosa que nunca hacen las Cistáceas. Todas las Genisteas requieren el concurso de abejas para poder polinizarse, y salvo raras

excepciones (*Retama*, *Erinacea*) ofrecen únicamente polen como recompensa. Las diferencias más obvias entre unas especies y otras se dan en el tamaño de las flores y en la época de floración.

Desde las especies de *Ulex*, que florecen sobre todo durante el invierno, hasta la *Retama sphaerocarpa*, que lo hace a comienzos del verano, podemos encontrar Genisteas con flores durante toda la primavera. En cuanto al tamaño de las flores, las de *Genista triacanthos* son de las más pequeñas (unos 6 mm), mientras que en *Cytisus grandiflorus* superan los 20 mm (Figura 9.2). Las flores son en ambas especies amarillas y con una morfología y mecanismo de funcionamiento tan similares como los tendrían dos copias a distinta escala del mismo modelo, si bien los tamaños dispares determinan distintos espectros de polinizadores (abejas normalmente pequeñas en *G. triacanthos*, y abejas mayores en *C. grandiflorus*). La existencia de autoincompatibilidad no es fácil de ver a primera vista en las Genisteas porque el polen propio es capaz de germinar en el estigma, crecer por el estilo e incluso penetrar los primordios seminales fecundándolos. Sin embargo los embriones así formados se malogran tempranamente, cuando tienen apenas unas pocas células, y no dan lugar a semillas. Este fenómeno se conoce como *incompatibilidad de acción tardía* y, aunque lo presentan muchas plantas leñosas de todo el mundo, en las Genisteas no se había descrito hasta hace un par de años. Con tasas de transformación de flores en frutos casi siempre inferiores al 50 %, y un escaso número de semillas contenido en cada legumbre (normalmente menos de 10), la fertilidad absoluta de las Genisteas es relativamente modesta. En una planta de *Cytisus grandiflorus*, *Genista hirsuta* o *Ulex australis* por ejemplo, la producción anual de semillas raramente superará las 1000, cantidad 30 veces inferior a la que produciría una planta de *Cistus ladanifer* de tamaño similar. En muchas especies de Genisteas la dispersión de las semillas se produce cuando las legumbres maduras se abren bruscamente, con un pequeño estallido que dispara a la semilla a alguna distancia (uno o dos metros). Secundariamente pueden ser recogidas por hormigas, sobre todo en aquellas especies que poseen un cuerpo nutritivo (*carúncula*) unido a la semilla.

Labiadas. En el monte bajo esta familia está representada por especies como el romero (*Rosmarinus officinalis*), los tomillos (*Thymus*) o el cantueso (*Lavandula stoechas*). En comparación con Cistáceas o Genisteas, las

Labiadas son diversas en colores y sistemas de polinización. Sus pétalos están soldados unos con otros, y eso ha abierto el camino a una gama amplia de arquitecturas de la corola (que abarcan desde las fuertemente bilabiadas de *Rosmarinus officinalis* a las tubulares de *Lavandula stoechas*). La recompensa principal que ofrecen a sus polinizadores es néctar, pero al estar oculto en el fondo de un tubo más o menos largo los insectos deben poseer una probóscide de longitud adecuada. Este requisito reduce el espectro de polinizadores potenciales a ciertas abejas, más unas pocas clases de moscas y mariposas (al menos en teoría, ya que los tubos son tan cortos a veces - por ser las flores muy pequeñas - que su capacidad para restringir el acceso al néctar parece un poco dudosa).

Rosmarinus officinalis es frecuente en Andalucía desde zonas cálidas a nivel del mar hasta enclaves a más de 1000 m de altura en solanas templadas y relativamente secas de las sierras. Florece en pleno invierno en las zonas bajas y algo más metido en la primavera en las montañas, pero cualquiera que sea su hábitat las condiciones meteorológicas no son entonces muy favorables para la mayoría de los insectos. Por ese motivo los principales polinizadores del romero son abejas medianas y grandes (*Apis mellifera*, *Bombus* spp) que permanecen activas en el período invernal y recolectan ávidamente el néctar acumulado en el corto tubo de las flores (Figura 9.3). A pesar de la apariencia sofisticada de sus flores las plantas son auto-compatibles, y como en cada arbusto coexisten flores en fase masculina con otras en fase femenina es más que probable que haya

polinización entre flores de un mismo individuo. Resultado de la compatibilidad y del interés con que las abejas buscan el néctar, los romeros producen semillas incluso si los insectos escasean o las plantas están muy lejos unas de otras. Por otro lado el número de primordios seminales del ovario es fijo (cada fruto puede contener un máximo de cuatro semillas), pero el gran número de flores que llegan a abrirse tiene un efecto compensatorio: un arbusto de romero de tamaño mediano genera alrededor de 1.000 semillas cada primavera. En otra Labiada frecuente en el matorral como es *Lavandula stoechas* la producción es cercana a 8.000 por arbusto y año. Los frutos y semillas no presentan modificaciones morfológicas aparentes que faciliten su dispersión, la cual se produce gracias a agentes inanimados como el viento o la lluvia.

Matorrales y bosques de ribera

La vegetación adyacente a arroyos y ríos tiene poco que ver ecológica y taxonómicamente con el monte alto o los matorrales de degradación, ya que en esas ubicaciones la vegetación disfruta de humedad abundante incluso durante el verano. Los fresnos (*Fraxinus angustifolia*) o los alisos (*Alnus glutinosa*), por ejemplo, son incapaces de subsistir si el suelo se seca totalmente, y en ese sentido son distintos de los demás árboles mediterráneos. La polinización y la dispersión de semillas en estas especies se realiza gracias al viento.

También son características de las formaciones ribereñas en Andalucía las adelfas (*Nerium oleander*). Ausentes de los tramos cercanos al mar y de las zonas más altas de los ríos, suelen ocupar el tramo medio de los arroyos por toda la región, desde Almería a Huelva. Pertenecen a una familia cuyos representantes viven sobre todo en regiones tropicales (Apocináceas) y, aunque típicamente Mediterráneas por distribución geográfica, son un tanto 'exóticas' en sus características reproductivas. Para empezar producen las vistosas flores durante el verano, cuando han florecido ya la mayoría de las especies del matorral mediterráneo. Eso las hace destacar mucho pero, como puede comprobar cualquiera que se entretenga cerca de una adelfa, los insectos acuden muy poco a las flores. El motivo es que a pesar del impresionante despliegue visual y olfativo las flores no producen néctar, e incluso el polen está tan escondido que no se puede recolectar (Figura 9.4). Coloquialmente podríamos decir que son publicidad engañosa, un verdadero fraude, ya que los insectos que acuden a visitarlas no son recompensados. Por supues-

Jaral en flor



Pastizal con Correhuela Tricolor
(*Convolvulus tricolor*)



to los animales aprenden con rapidez y normalmente las ignoran, pero siempre hay algún inexperto que 'pica'. Por si tuviéramos alguna duda sobre la eficacia de este sistema (ejemplos en las sociedades humanas no faltan), los abundantes frutos que exhibe cualquier adelfa son la mejor demostración de que el procedimiento funciona. Los insectos que caen víctimas de las falsas expectativas suelen ser mariposas nocturnas, diurnas y abejas. Además las adelfas son autocompatibles, y los frutos se producen incluso si el polen va a parar a otra flor en la misma planta. Repletos de cientos de semillas, los largos folículos se abren durante el invierno, y como las semillas son prácticamente insubmersibles gracias al mechón de pelos hidrófugos que las rodea, las que caen en el agua pueden flotar durante semanas para ir colonizando las orillas de los arroyos.

Comunidades de herbáceas

Un relato sobre los modos de polinización del bosque y matorral mediterráneos no debería finalizar sin mencionar al menos las hierbas que viven bajo el dosel de

arbustos. En el estrato herbáceo los modos de polinización son más diversos que en la fracción leñosa del monte, aunque sólo sea porque hay más especies de hierbas que de arbustos y árboles, y además pertenecen a un mayor número de familias y géneros. Los procedimientos de polinización entre las hierbas incluyen todo lo enumerado antes (desde las flores anemófilas a las que dependen de abejas especializadas) más algunas otras modalidades que nunca se dan en leñosas de vida relativamente larga. Por ejemplo existen 'flores trampa', como las de *Arum italicum* o *Arisarum simorhinum*, que retienen pequeñas moscas durante horas y después las ponen en libertad. En ciertas Orquidáceas (*Ophrys*) las flores son parecidas en olor, tacto y color a abejas, y la polinización se realiza cuando una abeja macho intenta copular con las flores. En muchas otras hierbas, finalmente, la producción de semillas está siempre garantizada porque las flores se autopolinizan de forma espontánea sin que intervenga ningún vector de polinización (*autogamia*) o incluso sin abrirse siquiera (*cleistogamia*). Pero esa, como suele decirse, es otra historia.

Cuadro 9.1

Flores y polinización

Javier Herrera

1) Árboles

1a *Quercus*. Las flores masculinas de encinas, robles y quejigos se agrupan en inflorescencias colgantes llamadas amentos. Estas inflorescencias son visitadas por insectos sólo en raras ocasiones, pero gracias a lo seco y suelto que es el polen el viento lo dispersa con facilidad. Las flores femeninas, que formarán las bellotas, son mucho más escasas que las

masculinas y aparecen dispersas a lo largo de las ramas finas.

1b *Ceratonia siliqua*. Aunque carecen de pétalos, las flores de algarrobo son atractivas para los insectos gracias al néctar que producen y al olor dulzón que desprenden. Los algarrobos son dioicos, de manera que existen plantas que sólo liberan polen (masculinas) y otras que producen frutos (femeninas).



2) Matorral alto

2a *Pistacia lentiscus*. Algunas de las especies más frecuentes en el maquis son polinizadas por el viento, como por ejemplo el lentisco. Las flores masculinas carecen de corola y en ellas lo único que destaca es el grupo de estambres. Las femeninas se reducen al ovario con un estigma rojizo que se divide en varias ramas. Cada planta de lentisco produce flores de un solo tipo.

2b *Phillyrea angustifolia*. Las flores de *Phillyrea* (olivilla) son muy semejantes a las del olivo y dependen del viento para dispersar y captar el polen. El gran tamaño relativo de las anteras, el polen seco y abundante que producen, y la amplia superficie del estigma facilitan la anemofilia.

2c *Chamaerops humilis*. En el palmito las flores se agrupan en racimos que, como las plantas suelen ser bajas, están

casi al nivel del suelo. El polen puede ser transportado por el viento y también por escarabajos (Curculiónidos).

2d *Lonicera implexa*. Las flores aromáticas y tubulares de las madreselvas son visitadas sobre todo por mariposas crepusculares (Esfíngidos), que emplean su larga probóscide para retirar el néctar. Es muy frecuente observar flores en las que el acceso al néctar ha sido 'forzado' cortando el tubo floral cerca de la base para llegar al néctar. Los responsables de esto suelen ser principalmente abejas.

2e *Arbutus unedo*. En el madroño las flores tienen una corola en forma de farolillo cuya apertura está orientada hacia abajo. Esto obliga a los insectos (en su mayoría abejas) a colgarse de las flores para introducir su probóscide en la flor y poder así extraer el néctar.



3a

3) Matorral bajo

3a Cistáceas. Las flores de las Cistáceas son prácticamente planas y en ellas podemos encontrar casi cualquier tipo de insecto, aunque los más frecuentes son abejas y escarabajos. Son flores efímeras que abren a primera hora de la mañana y arrojan sus pétalos al suelo cuando cae la tarde.

3b Genisteas. Son flores de morfología papilionada, casi

siempre amarillas. De todos los tipos de insectos, sólo las abejas son capaces de visitarlas con efectividad para recolectar su polen que, en la mayoría de los casos, es la única recompensa ofrecida. La estructura y funcionamiento mecánico de estas flores es similar en todas, a pesar de las grandes variaciones de tamaño que existen de unas especies a otras (e.g., *Cytisus grandiflorus*).

3c Labiadas. La morfología de

la corola en las Labiadas es extremadamente variable de unas especies a otras, pero para su polinización todas dependen del abundante y rico néctar que segregan en el fondo del tubo floral. Cuando las flores son relativamente grandes (*Phlomis purpurea*) los polinizadores efectivos normalmente sólo son abejas de tamaño mediano o grande



3b



3c

4) Matorrales ribereños

4a Nerium oleander. Las adelfas dependen del engaño a los insectos para su polinización. Las vistosas flores rosadas no segregan néctar, mientras que el polen es escaso y difícilmente accesible. Las víctimas de este engaño suelen ser insectos inexpertos con probóscide relativamente larga (mariposas diurnas o nocturnas, y abejas)



4a

5) Comunidades de herbáceas

5a Arisarum simorrhinum se poliniza gracias a pequeños insectos (frecuentemente Dípteros) que quedan recluidos en el interior de sus inflorescencias sin conseguir salir durante algún tiempo ("flores trampa").

5b Ophrys lutea. En este género de Orquídeas las flores

poseen aspecto, tacto, e incluso olor similares a los de las hembras de ciertas especies de abejas. La polinización se realiza cuando las abejas macho pretenden copular con las flores. En las abejas, la emergencia y vuelo de los machos antes que el de las hembras favorece esta clase de 'lapsus'.



5a



5b

Cuadro 9.2

El monte mediterráneo y los pájaros frugívoros invernantes

Carlos M. Herrera

Herencias de la Era Terciaria

Hace aproximadamente 10 millones de años, buena parte del continente europeo estaba cubierto por una vegetación dominada por elementos florísticos que hoy consideramos tropicales. Temperaturas relativamente cálidas y unas precipitaciones concentradas en el período estival, hacían posible la existencia de un bosque subtropical húmedo. A partir de entonces, un enfriamiento progresivo, junto con un marcado cambio en la distribución estacional de las lluvias, dieron lugar a la aparición de lo que hoy conocemos como clima mediterráneo, caracterizado por veranos secos y calurosos e inviernos benignos y lluviosos. Este cambio climático desencadenó un largo proceso de extinción de especies vegetales en la mayor parte de Europa central y occidental, viéndose afectadas más adversamente aquellas que poseían requerimientos térmicos e hídricos más estrictos. En la Cuenca del Mar Mediterráneo, temperaturas más benignas hicieron posible la persistencia hasta nuestros días de numerosas especies del bosque subtropical original que hace tiempo que desaparecieron del resto del continente. En este refugio se conserva hoy día la única palmera europea (*Chamaerops humilis*, palmito), junto a otras muchas especies de árboles y arbustos con claras afinidades tropicales, como es el caso de las pertenecientes a las familias Lauraceae (*Laurus nobilis*, laurel), Myrtaceae (*Myrtus communis*, arra-yán), Santalaceae (*Osyris* spp.), Oleaceae (*Olea europaea* var. *sylvestris*, acebuche; *Phillyrea* spp.) y Anacardiaceae (*Pistacia lentiscus*, lentisco; *Pistacia terebinthus*, cornicabra). Alrededor de este conjunto bien diferenciado de especies gira un conjunto de relaciones de mutualismo entre plantas y aves, basadas en el consumo de frutos y la dispersión de semillas. Estas relaciones juegan un papel fundamental en la regeneración de muchas formaciones vegetales mediterráneas en Andalucía y en la supervivencia de muchas poblaciones de aves del centro y norte de Europa.

Los pájaros frugívoros invernantes

La mayoría de estos "fósiles vivientes", como podríamos denominar a la fracción de la flora mediterránea que hemos heredado de la Era Terciaria, se caracterizan porque durante otoño e invierno producen bayas, drupas u otras formas de frutos carnosos funcionalmente equivalentes (como por ejemplo los estróbilos de enebros y sabinas). Estos frutos son consumidos por una amplia gama de aves frugívoras y, por esta razón, aquellos tipos de monte mediterráneo donde predominan estas especies (por ejemplo, encinares bien conservados, acebuchales, lentiscares, sabinares), juegan un papel de capital importancia en el mantenimiento de una abundante avifauna durante otoño e invierno. Estas aves, originadas en Europa central y septentrional, han desarrollado unos hábitos migratorios y alimenticios que les permiten explotar los pulsos de productividad estacional que se producen en el monte mediterráneo andaluz basados en una abundante producción de frutos de otoño e invierno.

Durante el período otoño-invernal, los frutos representan un recurso cuantitativo y cualitativamente importante en muchos tipos de monte mediterráneo, que sirve de sustento a importantes poblaciones de aves invernantes. Las máximas densidades de aves invernantes en la Península Ibérica se han registrado precisamente en formaciones de monte mediterráneo andaluz, donde se llegan a alcanzar promedios de alrededor de 100 individuos/10 ha, más de la mitad de los cuales corresponden a especies frugívoras. Las aves frugívoras invernantes en el monte mediterráneo andaluz son principalmente zorzales y mirlos (género *Turdus*), estorninos (género *Sturnus*), Petirrojo (*Erithacus rubecula*), Curruca Capirotada (*Sylvia atricapilla*) y Curruca Cabecinegra (*Sylvia melanocephala*). Estas especies se comportan como insectívoros durante el período de nidificación, pero su dieta durante el período otoño-invernal está dominada por los frutos (en algunas especies, como la Curruca Capirotada, de forma casi absoluta).

Los frutos como recurso para aves invernantes

Las plantas leñosas que configuran los bosques y formaciones arbóreas del monte mediterráneo andaluz (véase Capítulo 2 en este volumen) difieren en varios aspectos importantes de las especies de hábitats más septentrionales. En primer lugar, por la elevada importancia numérica de las especies que producen frutos carnosos. En las formaciones mediterráneas, las especies productoras de frutos carnosos representan un 45-65% del total de especies leñosas, y un 50-75% de la cobertura total. En segundo lugar, por la posición que ocupan las especies productoras de frutos en la sucesión ecológica. Mientras que en los hábitats templados las plantas con frutos carnosos suelen pertenecer a las etapas pioneras de la sucesión (claros y bordes del bosque) y generalmente son raras en el interior de los bosques maduros, la situación en el monte mediterráneo es muy diferente. En este caso, las especies que producen frutos carnosos ocupan sobre todo etapas intermedias (p.ej., *Viburnum tinus*, *Pistacia len-*

tiscus) y finales (p. ej. *Olea europaea*, *Arbutus unedo*, *Phillyrea latifolia*) de la sucesión. Como consecuencia de este hecho, en el monte mediterráneo la producción de frutos tiene lugar de forma extensiva a lo largo de toda la superficie del hábitat. Como resultado de lo anterior, la producción de frutos en los montes mediterráneos bien conservados es muy elevada (10-100 kg peso seco/ha/año, en números redondos), siendo intermedia entre los bosques templados (1-10 kg peso seco/ha/año) y los tropicales (100-1000 kg peso seco/ha/año). Si tenemos en cuenta que el volumen de la vegetación en el monte mediterráneo es, por su menor altura, mucho menor que en el bosque tropical, la producción por unidad de volumen de vegetación viene a ser equivalente en ambos tipos de formación. En algunas localidades de Andalucía, la producción alcanza la cifra de 1.500.000 frutos/ha/año, lo que supone un promedio de 150 frutos/m². Los frutos que se producen en el monte mediterráneo de Andalucía no sólo son abundantes como acabamos de ver

(el punto de vista cuantitativo). Los de muchas especies tienen además un elevado valor nutritivo para sus consumidores (el punto de vista cualitativo). La gran mayoría de las aves frugívoras que invernan en el matorral mediterráneo ingieren los frutos enteros y digieren sólo la pulpa, obteniendo de ella energía y nutrientes. Podemos pues evaluar la calidad del recurso para las aves examinando el contenido en nutrientes de la pulpa. Algunas especies (p. ej. *Pistacia lentiscus*, *P. terebinthus*, *Viburnum tinus*, *Olea europaea*) producen frutos cuya pulpa tiene un contenido en lípidos superior al 50% en peso seco. Si recordamos que los lípidos (grasas) son los compuestos nutritivos de mayor valor energético, estas cifras indican que ciertas especies de plantas proporcionan a las aves un recurso especialmente rentable. Evidentemente, no todas las especies del matorral y bosque mediterráneos producen frutos con un contenido calórico tan elevado. De hecho, la mayoría de ellas producen frutos con contenidos nutritivos bastante modestos (p. ej.,



Figura 9.2.1. Los bosques y formaciones arbóreas del monte mediterráneo andaluz se caracterizan por la abundante presencia de especies de plantas leñosas (árboles, arbustos y trepadoras) productoras de bayas, drupas y otros frutos carnosos que durante otoño-invierno proporcionan abundante alimento a una rica avifauna de currucas, zorzales, mirlos y otras especies. La pulpa de los frutos de algunas de estas especies es extraordinariamente rica en lípidos, como es el caso del lentisco (*Pistacia lentiscus*, a), el durillo (*Viburnum tinus*, b) y la cornicabra (*Pistacia terebinthus*, c). En otros muchos casos, como la retama loca (*Osyris alba*, d), el agracejo (*Phillyrea latifolia*, e) y el madroño (*Arbutus unedo*, f), los frutos proporcionan sobre todo azúcares, vitaminas y minerales a las aves frugívoras.

Phillyrea, *Arbutus*, *Myrtus*, *Osyris*, *Rhamnus*, *Smilax*, *Lonicera*). Si examinamos el valor calórico de la pulpa de los frutos de las distintas especies del matorral en función de su época de maduración encontramos que las especies que fructifican en invierno, un período en el que las aves tienen unas demandas energéticas particularmente elevadas, son precisamente las que tienden a tener un contenido energético más elevado. No sólo pues estamos ante un recurso muy abundante al que contribuyen algunas especies con frutos especialmente nutritivos, sino que además el valor nutritivo (calórico) tiende a ser más elevado precisamente en el período invernal.

Relaciones de mutualismo

La relación entre los pájaros frugívoros y las plantas productoras de frutos no se limita a una simple relación consumidor-productor en la que el consumidor obtiene una ventaja del productor. Los nutrientes y calorías que los pájaros obtienen de la pulpa de los frutos son parte de un intercambio de "bienes por servicios" entre aves y plantas que tiene lugar en otoño-invierno en el monte medite-

rráneo. El "bien" es el recurso alimenticio que las plantas ponen a disposición de los pájaros. El "servicio" es la diseminación de semillas que llevan a cabo los pájaros. Tras digerir la pulpa, los frugívoros invernantes regurgitan o defecan intactas las semillas contenidas en los frutos, en condiciones adecuadas para su germinación y a una distancia variable de la planta madre. Se trata pues de una relación de mutualismo entre aves y plantas, en las que ambas partes obtienen un beneficio. Desde el punto de vista de las plantas, la diseminación de las semillas representa el último eslabón en su ciclo reproductivo. De nada valdría a una planta producir un elevado número de semillas si todas ellas cayeran tras su maduración debajo del progenitor o se quedaran en la propia planta. La diseminación es un proceso que permite alejar a la progenie de la concentración de predadores potenciales que representa una planta adulta, que facilita la colonización de nuevos hábitats y que disminuye la competencia entre progenitores y progenie. Es pues un aspecto vital en la reproducción y por consiguiente en el mantenimiento de una dinámica de regeneración nor-

mal en las formaciones vegetales. Desde el punto de vista de los pájaros frugívoros invernantes, la abundante disponibilidad de un recurso alimenticio de elevada calidad nutritiva seguramente representa una garantía de supervivencia a lo largo del invierno.

Pasado, presente y futuro del sistema planta-frugívoro

La acción humana sobre el bosque mediterráneo ha sido tan prolongada e intensa que hoy en día probablemente no quedan en toda la Cuenca del Mediterráneo formaciones vegetales de este tipo que puedan ser consideradas vírgenes. En Andalucía, una parte de los bosques han quedado transformados en encinares adherados, sin apenas cobertura arbustiva. Estas formaciones, aunque valiosas para otros componentes de la fauna, son verdaderos desiertos alimenticios para las aves frugívoras. Las decenas de miles de hectáreas de encinar adherado que aún conservamos en Andalucía apenas producen frutos carnosos, simplemente porque el sector de la flora que los producía fue extirpado hace siglos. Otra parte importante de los bosques y matorrales

andaluces originales, sobre todo en las llanuras fértiles y regiones más cálidas, se han convertido en cultivos de olivar. A diferencia del encinar adherado, sin embargo, el olivar es un medio monoespecífico en el que la especie presente es productora de frutos en otoño-invierno (no es casualidad; el acebuche, antecesor silvestre del olivo, era un componente importante dentro del conjunto de plantas productoras de frutos en los hábitats naturales). En cierto modo, el olivar ha representado la sustitución de una disponibilidad pluriespecífica de frutos por una disponibilidad monoespecífica. Como la acción humana que transformó los acebuchales originales en olivares fue en la dirección de incrementar la producción de frutos, este hecho ha beneficiado a un buen número de frugívoros. Hoy en día, muchos de los frugívoros que invernaban en Andalucía lo hacen en olivares, alcanzando a menudo densidades poblacionales sencillamente espectaculares. Las formaciones arbóreas más o menos naturales están generalmente reducidas a pequeños retazos inmersos en grandes extensiones de cultivos o matorrales de degradación. A pesar

de su pequeña extensión total, de su estado de fragmentación, y de que los monocultivos productores de fruto que son los olivares concentran a buena parte de los invernantes, los montes de este tipo aún son capaces de acoger densidades muy elevadas de pájaros frugívoros durante otoño-invierno. La relación que, en esos tipos de hábitat, todavía mantienen las plantas productoras de frutos con la avifauna frugívora invernante es un ejemplo extraordinario de integración ecológica compleja que posee un valor intrínseco, como fuente de conocimiento de la naturaleza y de sus mecanismos y procesos más intrincados. El carácter migratorio de los pájaros frugívoros que han establecido la relación de mutualismo con las plantas productoras de frutos hace que el sistema matorral-pájaros se integre geográficamente a un nivel continental. La sutil relación ecológica que se establece entre los bosques del centro y norte de Europa donde los frugívoros invernantes nidifican y los matorrales mediterráneos donde pasan el otoño-invierno, es seguramente uno de los pocos vínculos ecológicos a tan gran escala que todavía quedan vigentes en nuestro continente.



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 quemaduras 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

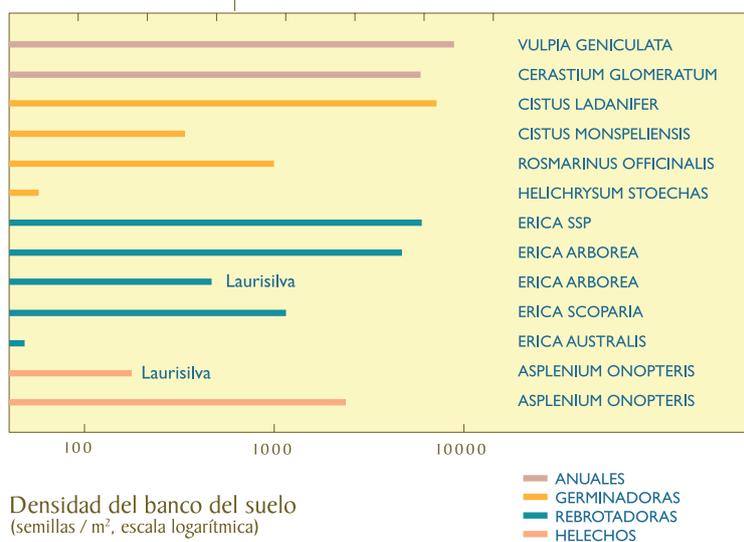
Existen todavía pocos estudios que hayan documentado la composición y la dinámica de los bancos de semilla en los bosques y matorrales de Andalucía. A continuación se presenta un resumen de la información disponible; sería deseable que esta sinopsis sirviera de estímulo para nuevas investigaciones sobre 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)

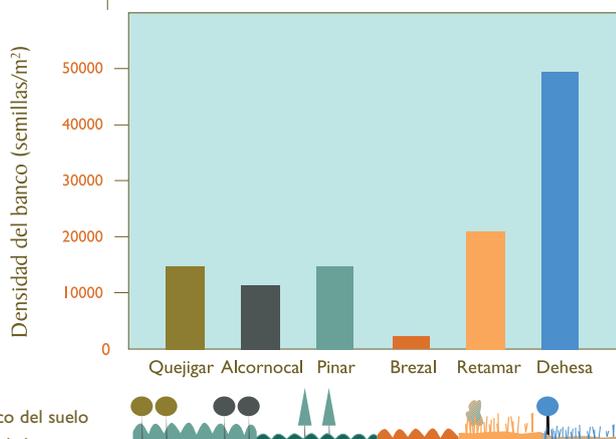


Figura 10.3

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).

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*).

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

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 pingosa (*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, Maraón 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.



II. Respuesta de las plantas al fuego

FERNANDO OJEDA



En la página anterior y sobre estas líneas, incendio en un pinar

Los incendios forestales son considerados por la sociedad en general como sucesos catastróficos que provocan la muerte y conducen a la degradación y pérdida de la vegetación natural. El fuego, ciertamente, quema la parte aérea de las plantas, calcinando ramas y hojas. Ello implica no sólo una mutilación severa, sino también la interrupción brusca de la actividad fotosintética, proceso esencial en la vida de las plantas. Sin embargo, una de las características más notables del monte mediterráneo es su capacidad de regeneración tras perturbaciones de esta índole. Los individuos de muchas de las especies leñosas que forman el monte poseen mecanismos de respuesta muy efectivos frente a perturbaciones severas que eliminan por completo su biomasa fotosintética. Pocas semanas después de un incendio forestal, ya pueden observarse brotes nuevos y pequeñas plántulas de diferentes especies leñosas surgiendo de entre el gris y negro de las cenizas y ramas calcinadas. En pocos años, y en ausencia de un pronto segundo fuego u otro tipo de perturbación, la vegetación vuelve a una situación bastante semejante a la que tenía antes del incendio, tanto en composición de especies como en estructura.

Modos de respuesta al fuego

Tradicionalmente, los ecólogos han agrupado las especies de plantas leñosas en dos grandes categorías según su comportamiento o tipo de respuesta tras el fuego: especies rebrotadoras y especies germinadoras. Las rebrotadoras tienen la capacidad de regenerar la parte aérea y sobreviven a los incendios. Las germinadoras, por contra, no son capaces de resistir la acción del fuego y mueren. En estas últimas, las poblaciones se regeneran exclusivamente por la germinación y establecimiento de nuevas plántulas. En ambos casos existe una resistencia de las poblaciones a la extinción tras el

paso del fuego. Sin embargo, mientras que en las poblaciones de especies rebrotadoras se mantiene la identidad de al menos parte de los individuos, las poblaciones de especies germinadoras están formadas en su totalidad por una nueva generación de individuos.

Modo rebrotador

Las plantas de especies rebrotadoras sobreviven a los incendios gracias a la existencia de (1) un número elevado de yemas durmientes (“banco de yemas”) en lugares protegidos de la acción del fuego; y (2) a la acumulación de almidón como reserva energética en el tejido xilemático de raíces o tallos subterráneos. El suelo es un buen aislante térmico, por lo que estas partes de la planta no sufren normalmente los efectos drásticos del fuego. Tras la eliminación de la parte aérea, el almidón almacenado se degrada en azúcares sencillos que se movilizan y proporcionan la energía necesaria para abastecer la activación y crecimiento de las yemas durmientes, es decir, el rebrote. Según la localización de estas yemas y la existencia o no de modificaciones estructurales para albergarlas, se reconocen cuatro tipos morfológicos de rebrote en plantas leñosas del monte mediterráneo:

Rebrote *epicórmico* (Fig. 11.1a); las yemas durmientes se sitúan a lo largo de tallos y ramas, protegidas por una gruesa corteza suberosa; el Alcornoque (*Quercus suber*) es el único ejemplo de especie leñosa de la Cuenca Mediterránea que posee este modo de rebrotar.

Rebrote a partir de un *lignotúber* (Fig. 11.1b); el banco de yemas se localiza en la parte superior de un engrosamiento basal y subterráneo del tallo; esta ubicación de las yemas a ras de suelo las protege de la acción del fuego; especies como el Madroño (*Arbutus unedo*), el Brezo de Escoba (*Erica scoparia*) o la Olivilla (*Phillyrea angustifolia*) poseen lignotúber.

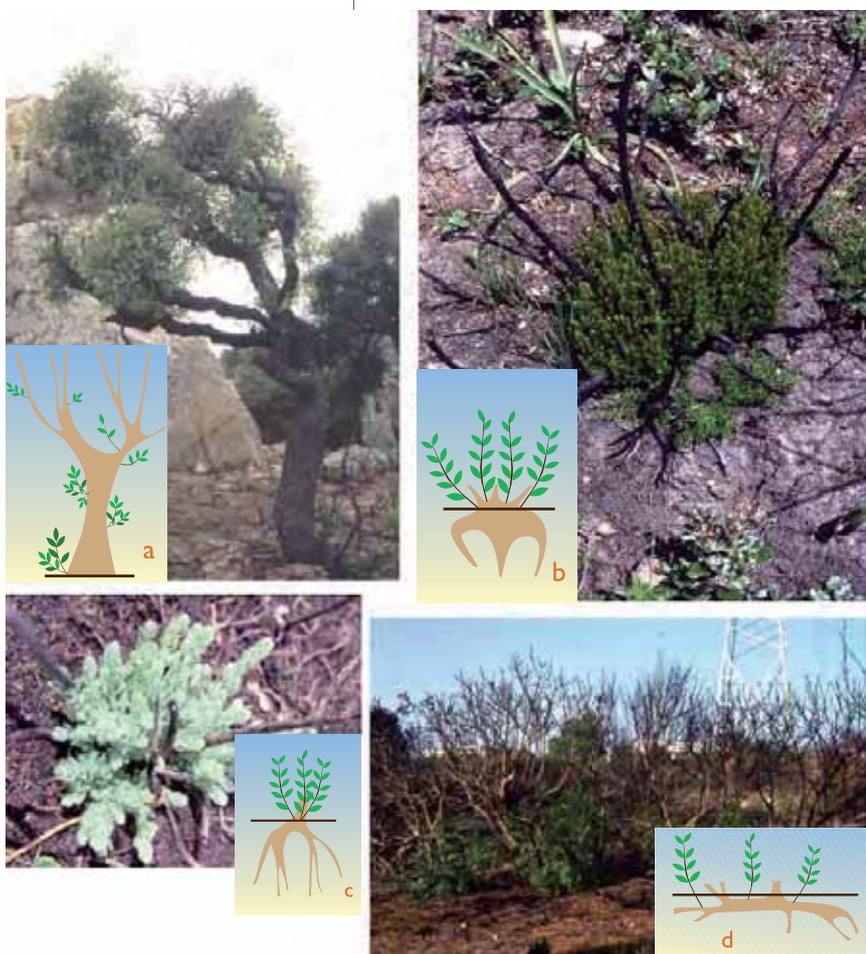


Figura 11.1

Formas de rebrotar en las plantas leñosas del monte mediterráneo según la localización de las yemas durmientes y la existencia o no de modificaciones estructurales para albergarlas. Entre paréntesis se indica el nombre de la especie que aparece en la fotografía como ejemplo; a: rebrotes epicórmicos a lo largo del tallo (*Quercus suber*); b: rebrotes a partir de un lignotúber (*Erica scoparia*); c: rebrotes a partir del cuello de la raíz (*Thymelaea villosa*); d: "chupones" o rebrotes a lo largo de un rizoma o de raíces robustas que se extienden superficialmente (*Pistacia lentiscus*).

Rebrote a partir del *cuello de la raíz* (Fig. 11.1c); el banco de yemas se concentra en dicha región de la planta sin que exista ningún tipo de modificación estructural aparente de la raíz o de la zona basal del tallo; muchas especies leñosas de brezal, como la Corra (*Thymelaea villosa*), la Carquesa o Engordatoro (*Pterospartum tridentatum*) y la Aulaga de Tres Espinas (*Genista tridens*) regeneran su biomasa aérea de este modo tras una perturbación severa.

Rebrote por "chupones" (Fig. 11.1d); las yemas se sitúan a lo largo de un rizoma superficial o de raíces robustas que se extienden superficialmente; la Coscoja (*Quercus coccifera*) y el Lentisco (*Pistacia lentiscus*), dos de las especies rebrotadoras paradigmáticas del monte mediterráneo, poseen esta forma de rebrotar.

Modo germinador

Las plantas de especies germinadoras no sobreviven al fuego. Sin embargo, las poblaciones de estas especies se

restablecen gracias a la existencia de una reserva de semillas viables en estado de latencia ("banco de semillas"). Así pues, el comportamiento germinador en sentido estricto implica no sólo la muerte de la planta tras el incendio, sino también la germinación efectiva de las semillas del banco. El calor —en la mayoría de los casos— o los compuestos químicos liberados por la combustión del material vegetal rompen la latencia de estas semillas. Esta inducción de la germinación por el fuego se denomina *pirofitismo*. La Jara Pringosa (*Cistus ladanifer*) es seguramente el ejemplo mejor conocido de especie pirófito del monte mediterráneo de Andalucía. La práctica totalidad de las especies pirófitas del monte mediterráneo abren sus frutos tras la madurez y liberan las semillas. De este modo, las semillas forman el banco en las capas superficiales del suelo, donde quedan a la espera de que el fuego rompa su latencia. Por contra, en las regiones de clima mediterráneo de Sudáfrica y Australia existen muchas especies que pueden retrasar la dehiscencia o apertura de sus frutos maduros varios años, manteniendo la viabilidad de las semillas. Es decir, forman su banco de semillas sobre la propia planta. La dehiscencia de estos frutos se induce por el calor de las llamas, liberándose entonces. Este mecanismo de retardo de la dehiscencia hasta la llegada del fuego se conoce como *serotinismo*. El serotinismo es también un ejemplo de pirofitismo, ya que las semillas germinan una vez liberadas por el fuego. Los únicos ejemplos de plantas serótinas en el monte mediterráneo andaluz son algunas especies de pinos (Pino Negral, *Pinus pinaster*, y Pino Carrasco, *P. halepensis*), y aun éstas son parcialmente serótinas, es decir, sólo parte de cada cosecha anual de piñas retarda su dehiscencia.

Fuego y evolución del monte mediterráneo

Una determinada estructura o carácter ha de interpretarse como una adaptación a un factor ecológico si: (1) dicho factor ecológico constituye una presión selectiva durante un número suficiente de generaciones; (2) el carácter es variable y hereditario; y (3) la posesión del carácter confiere al individuo una mayor capacidad de supervivencia y/o de dejar descendencia que otros individuos en la población.

Los incendios forestales se asocian a los veranos secos y calurosos, propios del clima mediterráneo. Durante esta época del año, la vegetación pierde humedad y se hace más inflamable, incrementándose de forma exponencial su riesgo de arder. Es decir, el monte mediterráneo habría coexistido con el fuego desde la

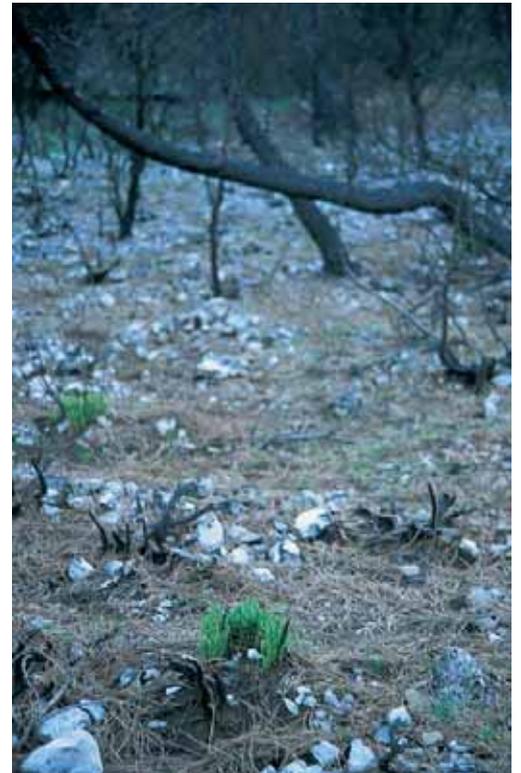
instauración misma del clima mediterráneo, hace cerca de tres millones de años. De ser así, los caracteres ligados a la regeneración en las plantas podrían explicarse como adaptaciones a la presencia reiterada de incendios. No obstante, en los últimos años ha surgido un gran escepticismo en los foros científicos a la hora de considerar el fuego como elemento ecológico intrínseco al monte mediterráneo y, por ende, como factor ecológico determinante en la evolución de los modos de regeneración de las plantas. El principal argumento esgrimido es que, a pesar de que el clima mediterráneo se instauró hace casi tres millones de años, la presencia reiterada de incendios forestales en la Cuenca Mediterránea parece ser un fenómeno reciente, de sólo unos 6.000 años de antigüedad, y asociado principalmente a la actividad humana. Dicho periodo de tiempo es insuficiente para considerar al fuego como factor de selección relevante en la historia evolutiva de las plantas leñosas. Se han propuesto hipótesis alternativas sólidas que prescinden del fuego para explicar la adquisición de mecanismos de regeneración en las plantas del monte mediterráneo.

¿Desde cuándo arde el monte mediterráneo?

El hombre es responsable de más del 96 % de los incendios forestales ocurridos en la Península Ibérica en los últimos treinta años. Sólo algo más del 3 % restante de incendios ocurre por causas completamente ajenas al hombre, como la caída de un rayo o las chispas producidas por un desprendimiento de rocas. No obstante, este escaso riesgo de incendio por causas naturales no debe ser en absoluto despreciado. Suponiendo que el riesgo era aproximadamente el mismo en épocas anteriores al hombre, cabría esperar que el monte mediterráneo sufriera incendios forestales de forma reiterada, ya que (1) la superficie de vegetación natural sería presumiblemente mucho mayor que la actual, por lo que la probabilidad de incidencia de un rayo u otro foco de ignición sobre la vegetación sería mayor que la que ocurre en la actualidad; y (2) no existiría extinción activa de incendios. Los fuegos avanzarían mucho más de lo que lo hacen en la actualidad, de modo que una mancha de monte mediterráneo podría arder como consecuencia de un incendio iniciado a cientos de kilómetros de distancia.

Sin embargo, varios estudios de polen fósil en sedimentos realizados en el este de la Península Ibérica y sur de Francia aportan evidencias de que los incendios forestales constituyen un fenómeno reciente y asocia-

do al hombre. Aunque la práctica totalidad de los taxones del monte mediterráneo aparecen en los registros fósiles anteriores al Pleistoceno, la vegetación de estas regiones estuvo dominada por bosques de Pino Albar (*Pinus sylvestris*) y Pino Laricio (*P. nigra*) hasta prácticamente mediados del Holoceno, hace tan sólo 6.000 años. Las poblaciones de estas dos especies son muy sensibles a los fuegos recurrentes, por lo que su abundancia se asocia a la ausencia o escasez de incendios. La disminución drástica del polen de estas dos especies de pinos en los sedimentos encaja casi a la perfección con un aumento también drástico de micropartículas de carbón, cuya presencia en los sedimentos era vestigial hasta entonces. Este aumento de partículas de carbón se interpreta sin dificultad como evidencia del comienzo de los incendios forestales, coincidente con un incremento de la población humana en la región. Los bosques y matorrales dominados por especies perennifolias esclerófilas se hacen entonces dominantes. Las especies leñosas que conforman el monte mediterráneo se ven, sin duda, favorecidas por la ocurrencia de incendios forestales. No obstante, 6.000 años es un tiempo francamente insuficiente para considerar al fuego como un factor de selección en la historia evolutiva de plantas leñosas.



Rebrote de cepa.

Modos de regeneración: ¿cómo surgieron?

La mayoría de las especies rebrotadoras del monte mediterráneo, pertenecientes a géneros como *Quercus*, *Olea*, *Myrtus*, *Rhamnus*, *Pistacia* o *Phillyrea*, rebrotan vigorosamente después del fuego, pero también lo hacen tras la roza y la herbivoría o incluso en ausencia de perturbación alguna. Estas especies aparecen ya en el registro fósil pre-pliocénico –hace más de diez millones de años– mucho antes del establecimiento del clima mediterráneo, por lo que, aun admitiendo la existencia de los incendios desde la aparición del clima mediterráneo, la capacidad de rebrotar estaría instaurada previamente, posiblemente como adaptación a otro tipo de perturbación o simplemente como una forma particular de crecimiento vegetativo. En este último caso, cabe señalar que la mayoría de estas especies pre-mediterráneas rebrotan a partir de rizomas o raíces robustas que se extienden superficialmente (Fig. 11.1d).

Respecto al pirofitismo o estimulación de la germinación por el fuego, que confiere resistencia al fuego a poblaciones de plantas germinadoras, ¿puede explicarse su presencia en el monte mediterráneo si se des-

carta el fuego como presión selectiva?. Al parecer, sí. Las cápsulas maduras de la Jara Pringosa, el paradigma de planta pirófito del monte mediterráneo, constituyen una parte importante de la dieta de los ciervos durante el verano. Un estudio reciente muestra que el porcentaje de germinación de semillas extraídas de las heces de estos animales es claramente superior al de semillas maduras recolectadas en cápsulas no ingeridas. Es decir, la gruesa y dura testa de las semillas, que se resquebraja por la acción del calor, podría haber surgido originalmente como respuesta a la presión selectiva que supone el daño químico producido durante el paso de las semillas a través del tracto digestivo de los grandes herbívoros. El fuego tendría un efecto semejante - e incluso superior - al de la escarificación química de las semillas, por lo que estas especies se habrían beneficiado de forma secundaria de la aparición de los incendios forestales con la llegada del hombre.

El brezal y el fuego

Los argumentos y evidencias que cuestionan el papel del fuego en la evolución del monte mediterráneo provienen del noroeste de la Cuenca Mediterránea (noreste de la Península Ibérica, sur de Francia y Córcega) y, casi exclusivamente, de un tipo particular de vegetación: la *garriga* o matorral de Coscoja (*Quercus coccifera*), Lentisco (*Pistacia lentiscus*) y Romero (*Rosmarinus officinalis*). Este tipo de vegetación, característico de sustratos calizos o margosos, es uno de los más abundantes en el conjunto de la Cuenca Mediterránea y constituye el ejemplo paradigmático de monte bajo mediterráneo. Sin embargo, en el extremo occidental de la Cuenca Mediterránea, la *garriga* coexiste con el *brezal mediterráneo*, un tipo de vegetación muy distinto tanto florística como estructuralmente (Fig. 11.2). El brezal mediterráneo es especialmente abundante en la región del Estrecho de Gibraltar, suroeste de la Península Ibérica y norte de Marruecos, asociado a la presencia de suelos ácidos y a la influencia oceánica. Las manchas de brezal más sobresalientes en cuanto a extensión y estado de conservación se encuentran en el suroeste de Andalucía, principalmente en el Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz, Málaga) y, en menor medida, en el Parque Nacional de Doñana y en la Comarca Natural del Andévalo (Huelva). También son relativamente frecuentes sobre los suelos ácidos de la mitad occidental de la Península Ibérica. El brezal mediterráneo no sólo muestra una clara capacidad de regeneración tras

Figura 11.2

En la *garriga* (a) abundan las especies leñosas rebrotadoras, como *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera* o *Rhamnus lycioides*, de hoja ancha, perenne y esclerófila, flores poco vistosas y fruto carnoso. En el brezal (b), en cambio coexisten especies germinadoras, como *Cistus populifolius* o *Genista triacanthos*, y rebrotadoras, como *Erica australis* o *Pterospartum tridentatum*. A diferencia de la *garriga*, las plantas rebrotadoras del brezal tienen hoja pequeña, flores más o menos vistosas y fruto seco.



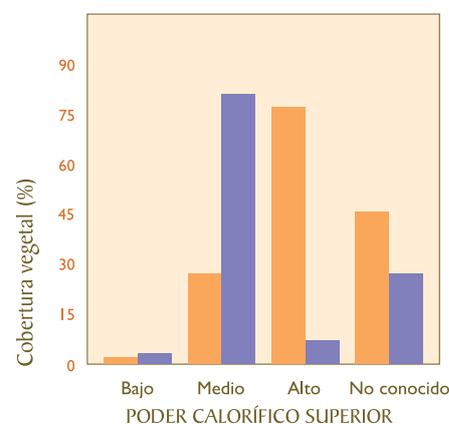
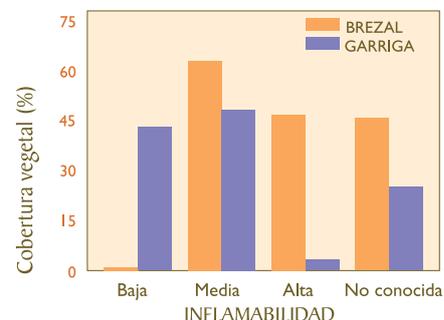
Figura 11.3

Valores medios de cobertura de especies leñosas, según su nivel de inflamabilidad y poder calorífico o energía desprendida en la combustión, en comunidades de brezal y de garriga de las Sierras del Aljibe (Parque Natural Los Alcornocales, Cádiz).

los incendios, al igual que la garriga, sino que incluye especies cuya estrecha asociación con el fuego invita a reconsiderar el posible papel de los incendios en su historia evolutiva.

El riesgo de que ocurra un incendio forestal no sólo depende de las condiciones climáticas y de la existencia de una chispa, natural o intencionada, sino también del grado de inflamabilidad y poder calorífico de la vegetación. La inflamabilidad incrementa la probabilidad de arder mientras que el poder calorífico o calor de combustión aumenta la probabilidad de que el fuego se extienda a plantas vecinas. En este sentido, cabe destacar que el brezal mediterráneo presenta una mayor abundancia en plantas inflamables y de elevado poder calorífico que la garriga (Fig. 11.3). Desde un punto de vista evolutivo, ser una planta inflamable y con poder calorífico elevado (planta "antorcha") puede incrementar su eficacia biológica siempre que (1) inmolarse conlleve quemar a los vecinos y (2) su respuesta de regeneración sea más efectiva que la de éstos. De todas formas, este argumento de la inflamabilidad como carácter sujeto a selección natural necesita aún de estudios experimentales y, por tanto, debe ser tomado con mucha precaución y cautela.

La capacidad de rebrotar se ha considerado tradicionalmente como un modo único de respuesta funcional a las perturbaciones en estudios de ecología de la regeneración. Sin embargo, como se indicó anteriormente, existen al menos cuatro formas diferentes de rebrotar en plantas leñosas (Fig. 11.1). La mayoría de las especies leñosas de garriga y otras especies pre-mediterráneas



Fuego de estrato bajo.



rebrotan a partir de rizomas robustos o raíces superficiales que se extienden horizontalmente (Fig. 11.4). La capacidad de rebrotar tras una perturbación podría explicarse en estas plantas como un "efecto secundario" de su modo particular de crecimiento vegetativo y ocupación del espacio por medio de "chupones". En cambio, en el brezal mediterráneo abundan plantas que rebrotan a partir de un lignotúber o del cuello de la raíz (Fig. 11.4). En estos casos la capacidad de rebrotar no se asocia a un modo de crecimiento vegetativo, sino que se trataría exclusivamente de un mecanismo de regeneración de la biomasa aérea tras una perturbación severa.

Más aún, especies estrechamente asociadas a estos brezales, como la Corra (*Thymelaea villosa*), el Engordatoro (*Pterospartum tridentatum*) y la Aulaga (*Stauracanthus boivinii*), no sólo rebrotan vigorosamente después del fuego, sino que la germinación de sus semillas se induce por los incendios, es decir, también son pirófitas; además, muestran un interesante patrón de marchitamiento o envejecimiento progresivo de la parte aérea tras periodos largos en ausencia de fuego (Fig. 11.5). Esta última característica ha sido descrita en arbustos rebrotadores de matorrales mediterráneos sudafricanos y australianos, donde se acepta un papel

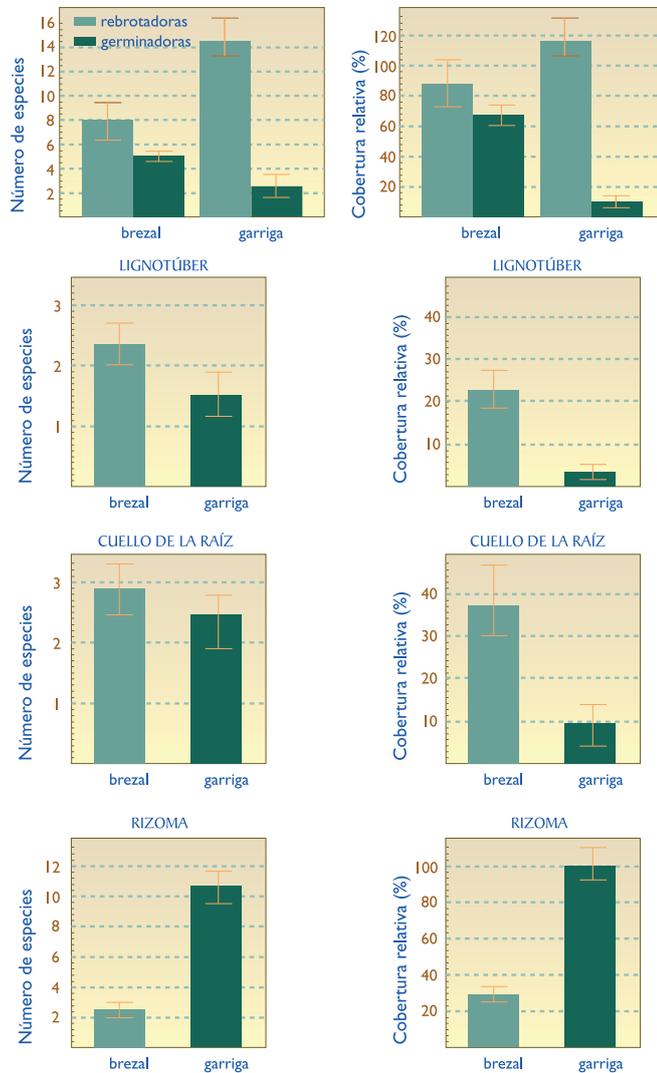


Figura 11.4

Modos de regeneración de plantas leñosas en muestras de brezal ($n=8$) y garriga ($n=9$) de la región del Estrecho de Gibraltar. En primer lugar se muestra la comparación de la abundancia en número de especies y cobertura relativa (valor medio \pm error estándar), de plantas germinadoras y rebrotadoras en el brezal y la garriga. En segundo lugar, se realiza una comparación de la abundancia de tres modos básicos de rebrotar entre ambos tipos de vegetación.

relevante del fuego en su historia evolutiva. Respecto a las especies germinadoras, éstas son considerablemente más abundantes en el brezal que en la garriga, tanto en número de especies como en cobertura vegetal (Fig. 11.4). Las poblaciones de muchas de estas especies germinadoras, como la Brecina (*Calluna vulgaris*), la Mogariza (*Erica umbellata*) o la Aulaga Vaquera (*Genista triacanthos*) presentan fenómenos de senescencia en periodos largos sin fuego; es decir, los individuos adultos mueren y no hay reclutamiento de nuevos individuos hasta la llegada de un fuego. Esta circunstancia, sumada al marchitamiento progresivo de las especies rebrotadoras anteriormente citadas, le confiere a los brezales maduros un aspecto de comunidad senescente (Fig. 11.5) que, además, contribuye a elevar aún más su inflamabilidad.

Fuego y gestión del monte mediterráneo

Para llevar a cabo una gestión adecuada del monte mediterráneo, es crucial conocer en profundidad la relación de las plantas y los distintos tipos de vegetación con los incendios forestales. En primer lugar, es necesario identificar si el fuego es sólo un factor de perturbación o, por contra, es un elemento propio del sistema. En este último caso, la supresión de incendios se convertiría en un factor de perturbación, cuya consecuencia sería el envejecimiento y, finalmente, posible colapso de la vegetación. Así se ha visto en otros tipos de vegetación mediterránea de California, extremo sur de África y suroeste de Australia, donde se practican quemas controladas como herramientas de gestión para la conservación del medio natural.

El fuego no parece ser un elemento del sistema en la garriga, pero se requiere aún más investigación científica para dilucidar el papel del fuego en el brezal mediterráneo. No obstante, aun en caso de que se demostrara una dependencia del brezal respecto a los incendios, la utilización del fuego como herramienta de conservación difícilmente podría ser un método aplicable en nuestra región. Aparte de su impopularidad social y riesgo real para las personas que viven en el monte, existen intereses económicos que son incompatibles con este tipo de gestión, siendo la recolección del corcho el más destacable. En cualquier caso, esta información es imprescindible para evaluar con el rigor necesario las consecuencias que los programas y políticas de gestión tienen sobre la conservación de un sistema dinámico como es el monte mediterráneo.

En segundo lugar, es de vital importancia conocer los patrones de respuesta de las plantas a los distintos tipos y, sobre todo, distintas frecuencias de incendios. Fuegos muy intensos pueden elevar mucho las temperaturas al nivel del suelo y afectar tanto a semillas de los bancos de especies germinadoras como a yemas durmientes de plantas rebrotadoras, alterando la capacidad potencial de regeneración de las plantas. La frecuencia de los incendios afecta de manera directa a la capacidad de regeneración de las poblaciones de especies germinadoras. El fuego mata a los individuos adultos y estimula en mayor o menor medida la germinación de nuevos individuos. Sin embargo, esta germinación implica un agotamiento o merma del banco de semillas, que será mayor cuanto más efectiva sea la inducción de la germinación por el fuego. Si el intervalo medio entre incendios consecutivos es menor que la edad de madurez reproductiva de las

Figura 11.5

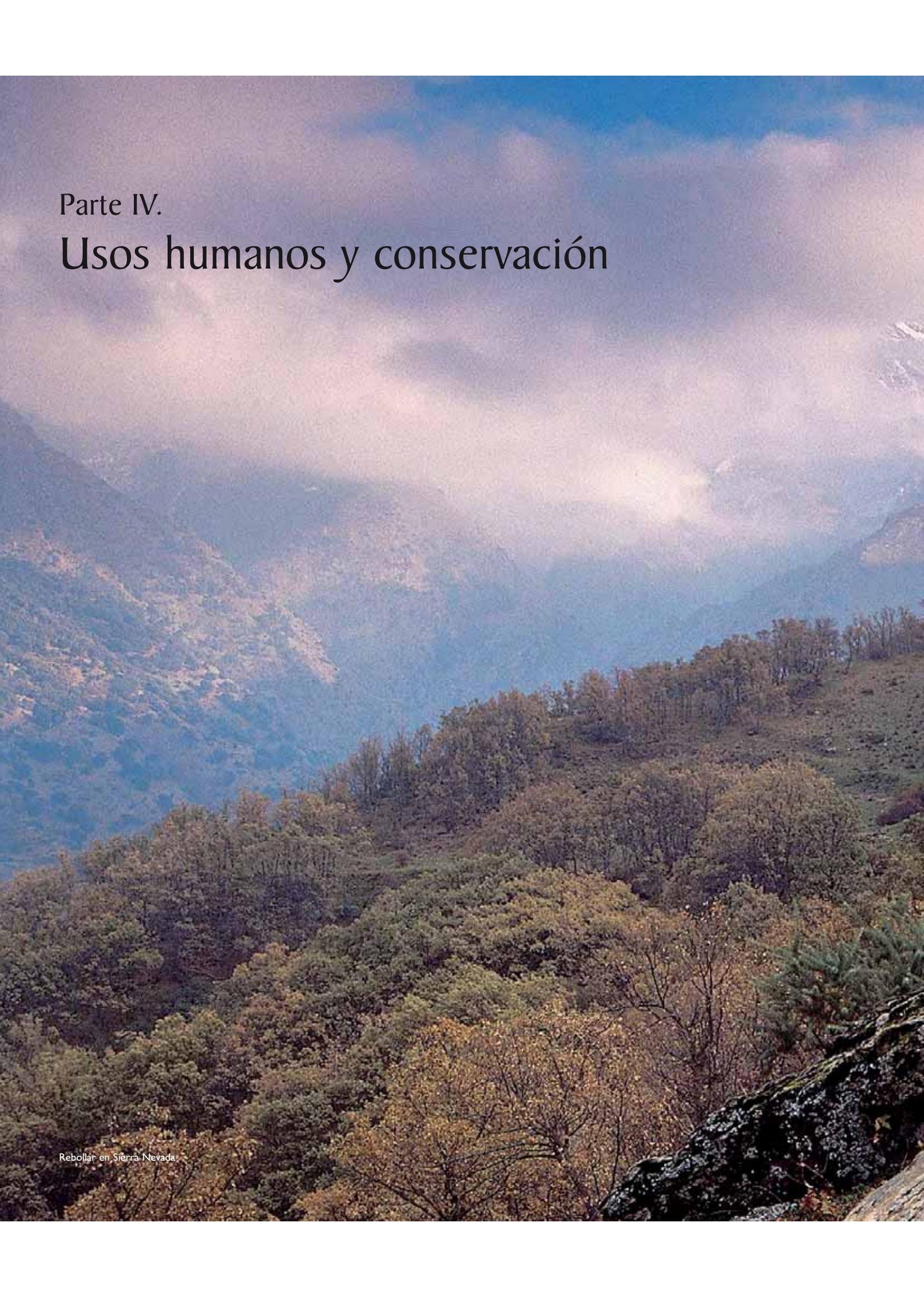
La mayoría de las especies rebrotadoras asociadas al brezal mediterráneo, como *Pterospartum tridentatum*, no sólo rebrotan después del fuego (a) sino que también son también pirófitas, es decir, germinan sólo tras el fuego (b) y muestran un patrón característico de marchitamiento o envejecimiento progresivo de la parte aérea tras periodos largos en ausencia de fuego (c). Las poblaciones de muchas de las especies germinadoras del brezal presentan fenómenos de senescencia en periodos largos sin fuego; esta circunstancia, sumada al marchitamiento de las especies rebrotadoras, le confiere a los brezales maduros un aspecto de comunidad envejecida (d: brezal "viejo" en el Pico del Aljibe, Cádiz, más de 30 años después de la última vez que sufrió un incendio).



plantas, la sucesión de varios fuegos podría eliminar la población por completo.

Aunque las plantas rebrotadoras sobreviven al fuego, una frecuencia elevada de incendios también puede limitar su capacidad de resistencia y, por tanto, alterar el tamaño de sus poblaciones y amenazar su supervivencia. Las plantas rebrotadoras utilizan el almidón como fuente de energía para abastecer el rebrote después de una perturbación. Sin embargo, dichas plantas deben "recargar" sus reservas de almidón para recuperar su capacidad de rebrotar por lo que, hasta entonces, serán

más vulnerables a otro incendio o a otro tipo de perturbación que elimine su renovada biomasa aérea. Es decir, si el tiempo entre una sucesión de fuegos es menor que el tiempo de recuperación de la capacidad de rebrotar, las plantas rebrotadoras pueden morir por agotamiento de sus reservas. Una elevada presión de herbivoría, frecuente en los matorrales mediterráneos incendiados, tiene un efecto drástico semejante a la sucesión de fuegos. Por tanto, la combinación de fuego y ramoneo intensivo puede tener efectos devastadores sobre las plantas y el conjunto de la vegetación.

A scenic view of a mountain valley. The foreground is filled with dense, green and brown trees, likely a forest. The middle ground shows a valley with more trees and some rocky terrain. The background features high, misty mountains under a blue sky with some clouds. The overall atmosphere is serene and natural.

Parte IV.

Usos humanos y conservación





12. El monte mediterráneo andaluz como fuente de riqueza biológica y económica

ANGEL MARTÍN



Castrando las colmenas.

En la página anterior, con el fardo a cuestras

En la Biblia en múltiples ocasiones se describe la tierra prometida como rica en leche y miel. Es una definición bastante exacta del monte mediterráneo, ya que en él se producen los productos más apetitosos que se puedan imaginar. Así y todo sería más aconsejable una tierra rica en granos y carne, pero en fin, cada pueblo se procura contentar con lo que tiene o con lo que le dejan. Ciertamente el valle del Nilo es bastante más rico que la tierra de promisión. En todo caso el monte mediterráneo ha sido y es aprovechable. Actualmente, desde el punto de vista de un aprovechamiento económico de producción de renta, al margen de subvenciones, estas formaciones son muy poco productivas. No tienen una producción de biomasa asimilable importante como puede ser un pasto herbáceo, su producción leñosa no es utilizable en forma de madera o pasta de celulosa y su aprovechamiento en forma de carbón o leña no es competitivo con otros combustibles más baratos. Este carácter de bajo rendimiento económico hace que el monte se encuentre constreñido a tierras marginales, marginalidad que viene dada por su baja fertilidad, aridez o situación geográfica, y/o topográfica. Algunas formaciones de matorral aparecen asociadas a tierras abandonadas

Aunque la mayor parte de los montes tiene una rentabilidad escasa en términos pecuniarios, su aportación a la economía del país no es nada desdeñable, si se tiene un concepto de economía más global que el meramente pecuniario. Los montes son un sumidero de CO₂, controlan eficazmente la erosión (véase Cuadro 13.2), contribuyen al mantenimiento del ciclo del agua y albergan un sinnúmero de especies que pueden tener valor económico en el futuro o pueden ser usadas para restaurar terrenos degradados. En estos tiempos de amenazas de cambios climáticos, pérdida de suelo y todo tipo de desequilibrios ecológicos, los montes son una fuente de riqueza nada desdeñable.

Existe una clara conciencia de que los montes son un bien deseable y a defender por todo tipo de motivos: románticos, estéticos, económicos y de mera supervivencia de nuestra especie, y esto nos lleva a una política de conservación en la cual los aprovechamientos directos del monte juegan un importante y delicado papel, al ser herramienta de doble filo en cuanto a su conservación y degradación. El origen y el mantenimiento de muchos paisajes se deben a la acción del hombre. Los sistemas de dehesa son un excelente ejemplo de montes transformados y que, sin embargo, mantienen una elevada diversidad de organismos.

Procesos de cambio en los montes andaluces

En el monte conviven dos tipos principales de especies vegetales, unas esclerófilas de vida larga, capaces de alcanzar porte arbóreo o casi y con origen en un clima anterior al mediterráneo, y otras con hojas más blandas, o incluso sin hojas (áfilas), de vida más corta, incapaces de alcanzar porte arbóreo y de origen más mediterráneo. Habitualmente, las primeras están más representadas en las zonas más conservadas; el solo hecho de que se las denomine de monte noble ya indica algo. En las zonas más alteradas abundan las segundas de forma casi exclusiva. La acción del hombre parece favorecer más a estas últimas. En efecto, la mayor parte de las especies no esclerófilas resisten muy bien el arado por ser plantas productoras de muchas semillas, los incendios recurrentes por ser de vida corta (10-12 años) y el pastoreo por ser menos palatables que las esclerófilas. Los incendios pastorales y la agricultura acaban por hacerlas dominantes.

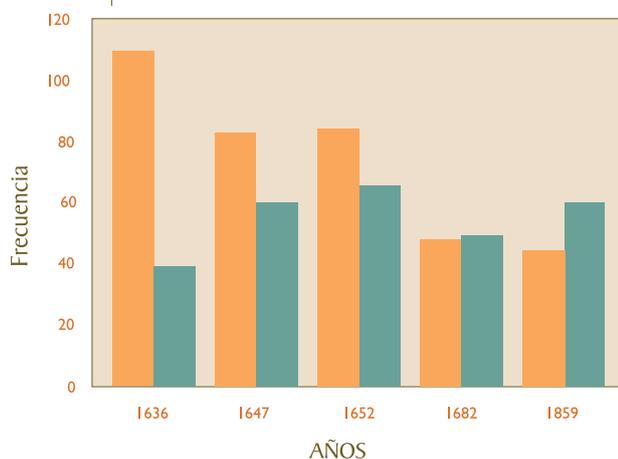
En un estudio del archivo ducal de Medina Sidonia, propietarios de Doñana desde 1309 hasta 1800, se pudo constatar este cambio con unos documentos relativos a un deslinde en el que se hacía referencia a

Reciclado del estiércol por escarabajos coprófagos.



Figura 12.1

Variación secular de la frecuencia de especies esclerófilas (en naranja) y malácófilas (en gris) en Doñana, basado en el número de referencias encontradas en documentos del archivo ducal de Medina Sidonia. Esclerófilas: Acebuche, coscoja, alcornoque, madroño, labiérnago, bayón, lentisco y sabina. Las referencias a no esclerófilas son Monte Blanco (*Cistáceas* y *Labiadas*), Monte Negro (*Calluna* y *Erica*) y aulagas (*Ulex* y/o *Stauracanthus genistoides*). Se observa que en 1637 eran mucho más abundantes las especies esclerófilas y van disminuyendo hasta 1859. Actualmente no se han podido tomar datos que sirvan de comparación, debido a que la zona a que hacen referencia los documentos fue sembrada de pinos y eucaliptos en la década de 1950. Basado en datos de la tesis doctoral de M. Granados Corona.



Por otra parte, el abandono del monte favorece a las especies esclerófilas. Reyes Carriazo, al comparar mapas de vegetación de 1956 con mapas actuales, encuentra que ha aumentado la cobertura de encinas y otras especies arbóreas en las manchas de monte de la Sierra Norte de Sevilla. Nos encontramos con un sistema oscilante que pasa con rapidez a situaciones de abundancia de especies no esclerófilas y mucho más lentamente al predominio de esclerófilas. La capacidad de expansión y crecimiento de las especies esclerófilas en los montes merece una mayor atención, al ser las especies más aprovechables (corcho, frutos) y de mayor valor forrajero.

La domesticación de los montes

La situación de Andalucía, entre dos continentes y dos mares, ha hecho que a lo largo del tiempo se hayan establecido culturas de procedencia diversa, con distintos intereses y distintas concepciones del uso del territorio. Estamos en una de las regiones de Europa donde los paisajes han estado sometidos a fuerte influencia humana desde más antiguo. Curiosamente, es una de las regiones con mayor diversidad de especies, de ecosistemas y de paisajes, y con un grado de conservación de los más aceptables del ámbito mediterráneo. Los distintos usos que se les ha dado a cada una y al conjunto de las especies que integran los montes hace que estos paisajes estén constituidos por una combinación de especies salvajes y otras prácticamente asilvestradas o domésticas en un sentido muy amplio.

En los tratados agrícolas andaluces más antiguos, el del gaditano del siglo I Columela, y el del sevillano del siglo XII Abu Zacarias, nos encontramos con la mención al cultivo, o al menos al cuidado, de una serie de especies que hoy son indicio de montes bien conservados. En estos dos tratados se observa que hay una serie de plantas que se cogen de los montes y se trasplantan en los huertos, también se plantan de semilla, se podan, algunas se injertan y todas se abonan. Estas plantas son encinas, alcornoques, mirto, laurel, terebinto o cornicabra, lentisco, madroño, rusco, serbal, azofaifo, fresno y sauce. Se mencionan otras plantas que se siembran como setos o rodrigones sobre todo de viñas, y éstas son zarzas, rosas, durillo y espinos negro. Por último se citan otras plantas que se siembran para su utilización medicinal, pero sin grandes cuidados, como son pino, enebro, palmito, tomillo, almoradux y adelfa. Como se puede observar está casi todo el catálogo de esclerófilas del monte noble. Algo ha tenido que influir el hom-



La saca

bre en la dispersión de estas especies, lo que nos ayuda a comprender cómo han llegado a persistir hasta ahora a pesar de ser más sensibles a la acción antrópica que otras especies.

La vegetación leñosa que estructura y define los montes andaluces está constituida por especies de vida larga y con tasas de renovación bajas, y así los usos y tratamientos que han sufrido pueden mostrar sus huellas durante mucho tiempo, solapándose efectos de usos muy separados en el tiempo. En todo caso, en el mosaico de paisajes que forman los montes andaluces, los usos y aprovechamientos presentan una casuística

muy compleja, con usos continuados que propician su conservación, con usos catastróficos que inducen cambios rápidos, y con cambios de los usos que les confieren un gran dinamismo

Usos destructivos de los montes

Dentro de la amplia panoplia de usos a los que han estado sometido los montes mediterráneos, hay algunos que tradicionalmente han tendido a eliminar las cubiertas leñosas. La minería, por ejemplo, ha sido un importante consumidor de leña, tanto para carbón como para madera y ha tendido a suprimir la cubierta leñosa. En el mejor de los casos, ésta ha sido sustituida por repoblaciones de especies de crecimiento rápido. Algunas industrias hoy inexistentes han sido las responsables de la eliminación de grandes formaciones leñosas sin posibilidad de recuperación. Este sería el caso, por poner un ejemplo, de las panaderías de Alcalá de Guadaíra, que abastecían a Sevilla, con más de 40 hornos funcionando a diario con leña menuda de los alrededores, y que pudieron ser las principales responsables de la desaparición de los bosques de ribera de la comarca.

La agricultura ha eliminado la cubierta leñosa de prácticamente todas las zonas de suelos profundos, y actualmente ha eliminado formaciones marginales tales como setos, sotos y bosques de ribera, para un mejor uso de la maquinaria agrícola y para ampliar las superficies de regadío



Colmenas

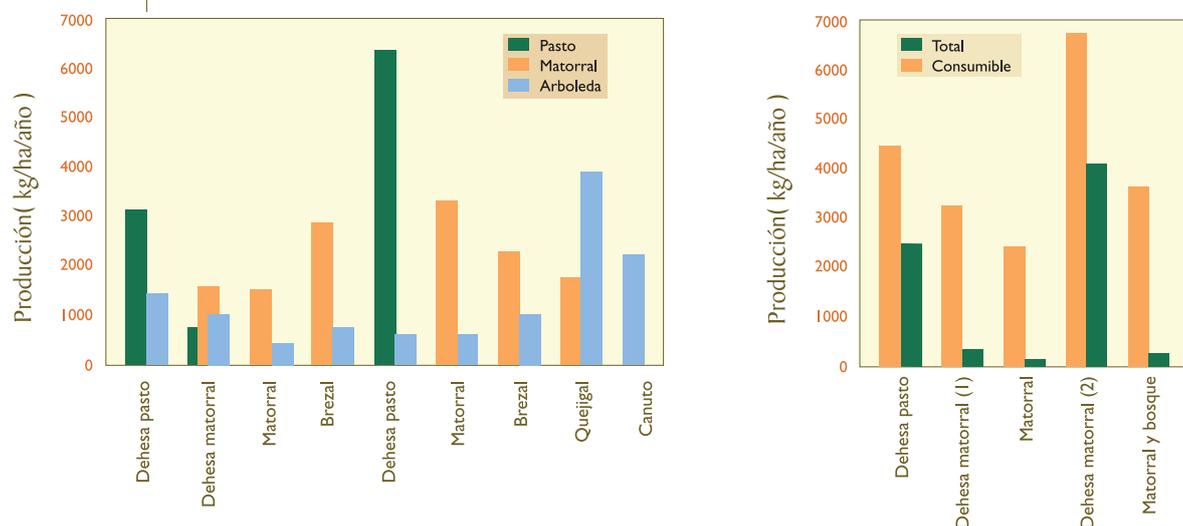


Figura 12.2. Gráfica izquierda: Producción total anual de material rápidamente renovable (hojas, flores, frutos y ramas finas) de varias formaciones vegetales, diferenciando los aportes de herbáceas, matorrales y árboles. En la gráfica derecha se representa la producción de distintas formaciones frente a la producción disponible para los mamíferos herbívoros. La disponibilidad se calculó combinando información de la apetencia de cabras y ciervos, y de la altura de hojas y flores. "Dehesa pasto": dehesa de encinas sobre lavas; "Dehesa matorral 1": dehesa de encinas y alcornoques con jaras sobre areniscas; "Matorrales": formaciones de jaras y brezos con alcornoques a baja densidad (todas las anteriores en la Sierra Norte de Sevilla); "Dehesa matorral 2": dehesas con alcornoques y jaras; "Matorral y bosques": quejigales, canutos y brezales con alcornoques (estas dos últimas localidades en la Sierra de Cádiz). Basado en datos de R. Fernández Alés y el autor.

Tipos marginales de agricultura hoy en desuso, tales como el artigueo (cultivos itinerantes que se hacían rozando y quemando el monte), no han erradicado la vegetación leñosa pero sí han contribuido a la eliminación de muchas especies y favorecido a otras. Paradójicamente, la selvicultura ha sido uno de los usos destructivos de los montes, sustituyendo la vegetación natural por ejércitos de árboles, pocas veces autóctonos, y las más de las veces implantados con el uso de maquinaria de obras públicas que ha causado efectos irreversibles.

Usos más sostenibles

Ganadería y caza

En la Figura 12.2 se muestra la producción de material vegetal de rápida tasa de renovación (hojas, ramitas, flores y frutos) y la fracción que es susceptible de ser consumida por grandes herbívoros (aves y mamíferos) en montes y dehesas de Andalucía Occidental (Sierra Morena y Sierra de Cádiz). La producción (expresada en peso seco) oscila entre 6.877 Kg/Ha/año y 2.661

Kg/Ha año, siendo algo superior en las dehesas y bosques que en los matorrales. Pero la diferencia es muy notable cuando se considera solamente la producción susceptible de ser consumida por su palatabilidad o altura, que resulta ser de 4.296 Kg/Ha/año en las dehesas frente a los 196 Kg/Ha/año de los matorrales. Los matorrales y bosques producen mucho menos que las dehesas. Las causas de estas diferencias son varias. La primera y principal es que las especies vegetales dominantes (jaras, brezos, Labiadas) son poco o nada consumidas por animales ramoneadores (ciervos o cabras), mientras que las preferidas por éstos (matorral esclerófilo en general) son tremendamente escasas y los pastos son muchísimo más palatables. La segunda, y no menos importante, es que la producción de bellota es mucho mayor en los árboles de las dehesas que en los de matorrales y bosques (en dehesa es de 150 g/año por m² de cubierta, en manchas de 30 g/año/m²).

A pesar de su baja producción consumible, los matorrales juegan un papel estratégico en el mantenimiento de los herbívoros por dos causas. Por un lado, son el único alimento verde durante el verano, y por tanto el que puede proveer de suficientes proteínas a los herbívoros. Además de eso tiene una producción más estable en el tiempo que el pasto y las bellotas, lo que contribuye a amortiguar las variaciones en la producción de recursos en las más productivas dehesas. Pueden mantener a los herbívoros en las malas primaveras y en los años de baja producción de bellotas. La producción natural del monte es aprovechada por la ganadería extensiva y los herbívoros silvestres que se explotan como caza. Pero en la actualidad es muy rara

Vaca retinta



Rebaño de ovejas.

la explotación que la tiene en cuenta, pues los suplementos alimenticios que se suministran a los animales no siguen en absoluto el calendario fenológico de la producción de pasto. Solamente las explotaciones de cerdo se ajustan algo a la producción de bellota. La alimentación en comedero está teniendo cada vez mayor peso en la ganadería extensiva, y en muchos casos se ha convertido en la alimentación principal. Además, también se pastorean barbechos, cosechas fallidas, praderas sembradas etc. Todo esto conduce a un bajo aprovechamiento de los montes y esta infrautilización suele llevar a una pérdida de diversidad, aumento de las posibilidades de incendio, etc.

Por otra parte la independencia del ganado con la producción del monte puede provocar la concentración de muchas cabezas de ganado en superficies reducidas, con los consiguientes efectos, como la erosión por pisoteo y la eutrofización. Muchas explotaciones ganaderas constan de partes relativamente poco accesibles, degradadas por infrautilización, y de partes accesibles cercanas a los comederos, destrozadas por la sobrecarga ganadera.

La caza de grandes ungulados proporciona excelentes rentas y necesita poca mano de obra. En las explotaciones cinegéticas el matorral y el monte juegan un papel decisivo al servir de refugio a las piezas de caza. Muchas manchas bien conservadas se han mantenido en buen estado precisamente por esta condición de refugio. Las últimas tendencias de manejo cinegético, no obstante, se parecen más a una práctica ganadera tradicional que a un aprovechamiento extractivo del monte. Así, se introducen ejemplares reproductores de calidad, se hace un



manejo con cercas, se da alimentación suplementaria, se desparasita y se vacuna. Este manejo en muchas ocasiones lleva a un sobrepastoreo que incide muy negativamente en las especies esclerófilas.

La caza menor también produce rentas en las explotaciones y además es más compatible con la agricultura. Algunas pequeñas manchas de matorral perviven en terrenos agrícolas para refugio de la caza. Actualmente en muchas fincas se introducen piezas criadas en granja y realmente lo único que se utiliza es el espacio en sí.

Leña y carbón

Antes del uso generalizado de los combustibles fósiles se explotaba la madera del monte como leña menuda y carbón. Se explotaban las especies esclerófilas, que son las que más madera acumulan, y las cepas de los brezos. La demanda actual de leña y carbón se cubre sobradamente con la poda de las encinas, de los olivares y de las viñas, por lo que el monte se ha dejado de explotar. Los intentos que ha habido de un uso energético de la biomasa siempre han fracasado por los costos de mano de obra y transporte. Ni siquiera es rentable el aprovechamiento de los restos de madera de las repoblaciones de pinos y eucaliptos. Las fábricas de pellets combustibles prefieren comprar los desechos de aserrín y madera a las fábricas de muebles, más manejables y apilados al pie de carretera, que recoger desechos repartidos por los montes.

Estos usos, como casi todos, pueden llegar a producir fuertes daños en el monte. En épocas de mucha demanda de leña y carbón este uso podía acabar con gran parte de la vegetación esclerófila de una zona. Habitualmente se procuraba restringir, así el carboneo y la recogida de leña se limitaba en muchas ocasiones a la limpieza del monte quitando solo una parte de la madera, lo que aumentaba la producción de hierbas y renovos.

Romería de Piedras Albas, Huelva.





La extracción de leña seguramente ha constituido el uso más antiguo y continuado al que se ha visto sometido el monte mediterráneo en Andalucía. En la fotografía, recogida de "leñas rodantes" en la Sierra de Cazorla.

A la derecha, piñas.



ciones de crecimiento lento. Es el caso del enebro (*Juniperus oxycedrus*), que se podaba brutalmente para la obtención por cocción de la madera de la miera, resina gomosa de uso médico y veterinario.

El monte mediterráneo como sumidero de Carbono

La baja explotación a la que se ven sometidos actualmente los montes da lugar a que se acumule el exceso de producción como biomasa viva (leña) o muerta (necromasa) (Tabla 12.1). Esto hace que el monte adquiera un valor importante como sumidero del exceso de carbono atmosférico.

La cubierta de montes más o menos naturales en Andalucía es actualmente de algo más de 4 millones de hectáreas, aproximadamente un 47 % de la superficie total del territorio. Muchos tratados de historia forestal o de silvicultura antiguos y modernos se lamentan de la falta de árboles y montes en Andalucía en relación con territorios más al Norte. Esta visión abarca a toda la España mediterránea, que se considera más desarbolada que una Europa utópica llena de bosques, árboles, escuelas y fábricas. Esto no corresponde a la realidad, ya que España es uno de los países de Europa con mayor porcentaje de su superficie cubierta de monte (32% de la superficie del país; incluye matorral, arbolados diversos y dehesas), solo superado por Portugal, Chequia, Eslovaquia, Albania, Austria, Suecia y Finlandia, pero es un argumento que se repite de forma ingenua o falaz para acometer empresas de reforestación o conservación más o menos desacertadas. Valga como ejemplo el Plan Forestal Nacional 2002, donde se muestran unos datos según los cuales Navarra tiene una capacidad de absorción de CO₂ un 11% superior a toda Andalucía.

La alta cobertura de leñosas de nuestra comunidad, en formaciones que aún pueden acumular mucho Carbono, coloca a la comunidad andaluza en posición

Corcho

La explotación del corcho ha pasado históricamente por muchas vicisitudes (véase Cuadro 12.1). Actualmente atraviesa uno de sus buenos momentos, con precios muy altos, lo que produce unas rentas excelentes en las fincas con alcornoques. Esto hace que hoy en día sea un uso bastante conservador del monte, pero no siempre ha sido así. Antes del siglo XVII solía ir acompañado de la extracción de la casca (Figura 1 del Cuadro 12.1) para curtidos, que valía más que el corcho y cuya explotación causaba la muerte del árbol.

Otros aprovechamientos

El aprovechamiento por abejas domésticas también ha sido un uso tradicional del monte. Actualmente ha disminuido, ya que se consiguen mayores producciones de miel en campos de girasoles, naranjales o plantaciones de eucaliptos. Muchos apicultores mueven las colmenas del monte a los cultivos según la estación, y otros muchos proporcionan a las abejas agua con azúcares para aumentar la producción.

La recogida de caracoles, espárragos, tagarninas o setas produce unas rentas que, si bien son marginales, no son nada despreciables en ciertas épocas y comarcas.

La producción de esencias por destilación de plantas aromáticas se sigue practicando, sobre todo en Andalucía oriental, pero su importancia es cada vez menor, al entrar en competencia con cultivos y productos de síntesis. En otras épocas fue un uso de gran importancia y el responsable del menoscabo de pobla-

Tabla 12.1

Intervalos de variación para distintos componentes de biomasa vegetal y producción total anual (expresada como peso seco) en tres formaciones de monte mediterráneo de Andalucía. "Montes" se refiere a tallares de encinas, bosques de quejigos, canutos y otras formaciones de monte alto; "Matorrales" se refiere a jarales y brezales; las "Dehesas" son de encinas y de alcornoques. Basado en datos de R. Fernández Alés, Universidad de Sevilla.

	"Montes"	Matorrales	Dehesas
Biomasa (t/ha)			
Hojas	6 - 8	0.6 - 9.9	3,3
Madera	100 - 330	1.2 - 125	21.5
Raíces	67 - 127	13.3	—
Producción (t/ha-año)			
Hojas, flores, frutos	2 - 7	1.6 - 3.8	3.4 - 5.8
Madera	3.4 - 6.4	—	0.3 - 2

ventajosa a la hora de enfrentarse al sórdido mercado de emisiones. Solo hace falta una cuantificación fiable de la capacidad de acumular Carbono de nuestros montes.

La economía del monte

La obtención de rentas de los montes andaluces ha sufrido muchos cambios a lo largo de la historia. En los últimos 60 años ha sufrido uno de los más drásticos. Hasta los años 50 producían una renta escasa, en comparación con otro tipo de tierras, pero bastante segura y diversificada. La obtención de rentas anuales la producía el ganado, y la mayor entrada anual de dinero solía gravitar en el cerdo (Cuadro 11.2). Los aprovechamientos forestales (madera, corcho) se utilizaban como una renta a más largo plazo (eran el equivalente a un depósito bancario). La miel, las esencias, la recolección, el artegüe, etc., producían poca renta al propietario pero permitían complementar las rentas de los asalariados, con lo cual la mano de obra podía residir en el campo, por lo que podríamos decir que esos

recursos cumplían una función parecida a la que desempeñaba el Plan de Empleo Rural (PER).

El cambio a una economía de mercado más global, que necesita una agricultura y ganadería industriales, la aparición de la peste porcina africana que diezmo la cabaña de cerdo ibérico, la fuerte emigración a las zonas industriales o de turismo balneario en busca de mejores salarios y oportunidades, hicieron que de todos los usos múltiples que se daban en montes y dehesas solo pervivieran la ganadería y la caza. Según se iban abandonando las sierras, montes y dehesas se fueron repoblando con monocultivos de especies forestales de crecimiento rápido. Es a partir de estas fechas cuando los montes quedaron restringidos definitivamente a tierras marginales.

Actualmente las fuertes subidas de precio de la tierra y de la mano de obra hace que los usos rentables tales como la caza y la ganadería se intensifiquen de forma peligrosa, al tiempo que se abandona el monte menos productivo. El reto es fortísimo, pues las mejores rentas que producen estas formaciones (control de la erosión, sumidero de carbono y atractivo turístico) son intangibles para sus propietarios, que se ven agobiados por un conjunto de nuevas normas, medioambientales, sanitarias industriales y fiscales, que si bien son necesarias, también son enloquecedoras para los que en el fondo se consideran los mantenedores del monte. Se ha propuesto muchas veces canalizar la política de subvenciones hacia la conservación, pero ese camino no es nada seguro. Para poder adecuarlo a los intereses a corto y largo plazo urge un estudio serio de la capacidad de acogida para todos y cada uno de los distintos usos según las zonas, independientemente de que estén o no situadas en Parques Naturales.

En la actualidad la explotación del corcho representa una de las mayores riquezas derivadas de la explotación racional del monte mediterráneo andaluz.



Cuadro 12.1

El corcho

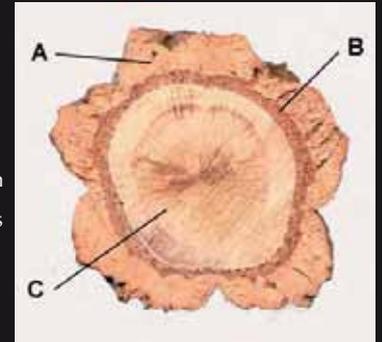
Angel Martín

El corcho es el tejido muerto que cubre la zona periférica del tronco, las ramas y las raíces. Está formado por células en las que la celulosa de su membrana ha sufrido un proceso de transformación química y ha quedado convertida en suberina. Puede formar capas continuas delgadas, y en algunas especies puede alcanzar un extraordinario desarrollo, con capas de varios centímetros de espesor. De todas las especies capaces de formar corcho, el Alcornoque (*Quercus suber*) es el que forma capas más gruesas y absolutamente continuas, y por tanto es el único del que se aprovecha desde hace mucho tiempo.

En la valoración de las dehesas que hace la Consejería de Hacienda de la Junta de Andalucía, las de mayor precio son las llanas, sin matorral y con alcornoques. Esto se debe a que actualmente el corcho es el aprovechamiento forestal más lucrativo de los montes andaluces. El sofisticado método de extracción, el rico vocabulario que se ha desarrollado en torno a él y la longevidad de los mejores árboles corcheros hace pensar que es un aprovechamiento muy antiguo. Ciertamente lo es, pero ha sufrido muchos cambios a lo largo de la historia.

En otros tiempos se valoraban más las encinas que los alcornoques. Corominas, en su diccionario etimológico, considera que el nombre de alcornoque es un despectivo de encina. Plinio el Viejo, en su historia natural (siglo I), lo denomina "encina hembra". En aquella época lo políticamente correcto era considerar a las hembras de menor calidad que los machos. Plinio utiliza mucho las fuentes de Teofrasto (siglo III a.C.), quien nombra al alcornoque como sustituto de la encina en los sitios donde no puede crecer ésta. La utilización del corcho según estos autores era para flotadores para la pesca, para los cables de las anclas, para las suelas de los zapatos de invierno y como tapones de tinajas, y le dan la misma importancia que a las cortezas de otros árboles. También hacen mención a la madera de alcornoque como sustituta de la de encina pero de menor calidad. Columela, en su *Res rustica* (siglo I), hace mención al alcornoque, pero el corcho sólo se menciona para la fabricación de colmenas. En el libro de agricultura de Abu Zacarias (siglo XII) el alcornoque no se menciona, pero en su apartado de apicultura menciona el corcho como útil para fabricar colmenas. Parece claro que en la antigüedad el alcornoque funcionaba a todos los efectos como sustituto de la encina. En la edad media y moderna un aprovechamiento más importante que el corcho era la casca (la capa de células vivas responsable de la producción de corcho y madera que rodea el tronco debajo del corcho; ver Figura 12.1.1), que se utilizaba para curtidos por su riqueza en taninos, aprovechamiento que mataba a los alcornoques. Los mejores alcornoques se encontraban donde las encinas no podían medrar. Para la recogida de la casca de forma menos destructiva se podaban las ramas gordas y se procuraba talar el alcornoque de forma que diera muchos vástagos. Este tratamiento a la larga siempre acababa por destruir el árbol.

En la tesis doctoral de Granados Corona se puede observar la evolución del alcornoque en Doñana durante los últimos cuatro siglos (Figura 12.1.2). Se observa cómo va descendiendo la población de alcornoques, que se utilizaban para madera y casca, y cuya regeneración era muy difícil por la presión de herbívoros y procesos de enarenamiento por arranque de matorral, que habían hecho desaparecer bajo la arena las zonas más aptas para la regeneración



Auge del corcho

Mientras disminuía la población de Doñana ocurre un hecho crucial que cambia la consideración del corcho. El monje benedictino francés Don Pierre Perignon (1638-1715) pone a punto el método champanoise para la elaboración de vinos espumosos, que implantó no solo el corcho sino la botella, al principio en barro y en seguida de vidrio. Esta revolución enológica en muy poco tiempo crea una demanda de tapones de corcho inusitada. Es en este

momento cuando se empiezan a plantar grandes superficies de alcornoque. El uso de los tapones tarda un tiempo en generalizarse en la industria vinatera, y así, por ejemplo, en el inventario forestal de 1765 se observa que se están repoblando las encinas a mayor tasa que los alcornoques. En 1815 el portugués Joaquim Pedro Frago de Sequeira, en un estudio económico sobre el Alentejo, habla mucho del aprovechamiento de los alcornoques pero no le da al corcho

la importancia que tiene ahora. No es hasta 1850 cuando la industria corchotaponesa despegó, y con ella comienza el alcornoque a ganar estima. En torno a 1920 el corcho sube de precio al aparecer los tapones corona con una plaquita de corcho, y también se empieza a utilizar como aislante eléctrico. El corcho que más subió de precio fue el de peor calidad, lo que supuso incrementar la pella de las ramas y con ello un gran deterioro de los árboles. Cuando empezaron a ser susti-

tuidos tanto los aislantes eléctricos como las placas de los tapones corona por plástico, el corcho bajó de precio. Actualmente el precio del corcho bueno es muy elevado al aumentar la demanda de vinos embotellados de calidad o al menos con apariencia de ella. En un principio los tapones de corcho se hacían de una sola pieza, y más adelante se empezaron a realizar de aglomerado. Actualmente hay gran variedad de tapones y son raros los de una sola pieza, solo en vinos

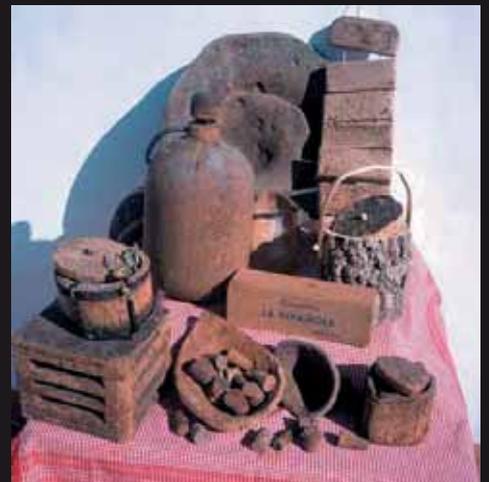
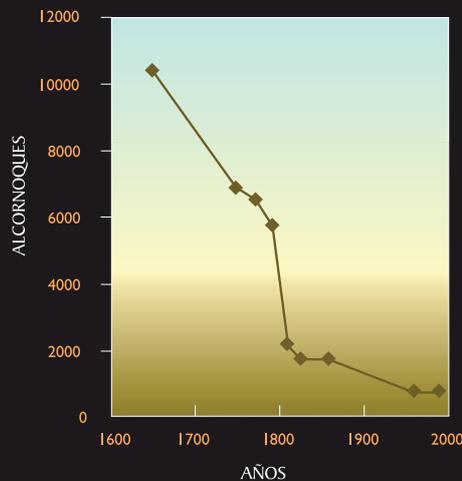
excepcionales. Los más corrientes son de aglomerado con una o dos planchas de corcho. La versatilidad, el poco peso y la capacidad aislante del corcho lo convierte en un material con muchas aplicaciones (Figura 12.1.3). Después de la segunda guerra mundial, en Estados Unidos se ensayaron diversas plantaciones de alcornoques por considerar que el corcho era material estratégico de importancia militar. Hasta ahora, y a pesar de haberse

Figura 12.1.1. En la página anterior, rodaja de un tronco de alcornoque. A, corcho; B, casca; C, madera.

Figura 12.1.2. Evolución del alcornocal de Doñana, en base a la evolución del número de pies de alcornoques, entre los siglos XVII y XX (basado en los trabajos de Granados Corona y otros sobre la historia ecológica de Doñana).

Figura 12.1.3. Antiguas manufacturas de corcho: banqueta de ordeño, joyero, cucharros, caja para tartas heladas, hortera (para conservar la comida caliente), salero, dornillos, flotador y diversos tapones antiguos hechos a mano en la corchotaponera de Higuera de la Sierra (Huelva).

EVOLUCIÓN DEL ALCORNOCAL DE DOÑANA



plantado muchas hectáreas, ese país sigue siendo deficitario en corcho. Como plantea Viera Natividade, el problema es que en Europa el alcornoque es un cultivo rico en suelos pobres, mientras que allí es un cultivo pobre en suelos ricos

Tipos de corcho

El alcornoque no da corcho de igual calidad a lo largo de su vida. El primer corcho que se extrae, entre los 15 y 25 primeros años de vida del árbol, es el llamado bornizo o corcho macho, el menos apreciado, que se utiliza una vez triturado para la fabricación de aglomerados y objetos decorativos. Es el clásico corcho de los belenes. Al sacar el bornizo la capa madre se va haciendo más regular, de forma que en las siguientes sacas el corcho es mucho más homogéneo. La siguiente saca proporciona el corcho secundario, de mejor calidad que el anterior, y que se utiliza para aglomerados de mayor calidad pero nunca para piezas ni planchas. La casca se sigue homogeneizando, y partir de la tercera o cuarta saca se obtiene el corcho de más calidad, conocido como corcho madre, hembra, refino o fábrica. Este corcho es el que se utiliza para los tapones y productos que requieran la pieza de corcho entera.

Debido al tiempo que tarda un alcornoque en producir corcho bueno (entre 28 y 40 años) se dice que estos árboles los

planta el padre, los cuida el hijo y los disfruta el nieto. Además del tiempo que tarda en dar corcho de calidad hay que tener en cuenta que para que de una cantidad grande tienen que transcurrir bastantes años. La producción de corcho fábrica oscila entre el medio Quintal Castellano (Q = 46 Kg) que dan los alcornoques más pequeños hasta los 9-13 Quintales que se obtienen de los ejemplares grandes. Dentro de las tres grandes categorías de corcho (bornizo, secundario y fábrica) hay todo un gradiente de calidades, según esté dañado por insectos, pájaros, etc. A mayor densidad, mayor calidad. El peso por m² del corcho es un buen índice de su calidad pues esa magnitud, que oscila entre 5-9 Kg/m², integra grosor y densidad. De todas formas el calibre más apreciado es el calibre medio (27-32 mm) y mejor cuanto más denso es.

Extracción y manufactura del corcho

Aunque desde principios del pasado siglo se vienen diseñando sierras y otros artilugios para sacar el corcho, por ahora el mejor es el hacha en buenas manos. Las hachas corcheras suelen tener el final del mango aplanado en forma de cuña para introducirlo por debajo de la corcha e irla separando. Otras herramientas son la hurga (también llamado burja o hurgo), que es un palo cilíndri-

co con doble bisel en un extremo que sirve para ir desprendiendo el corcho. Otra herramienta es la escalera que se utiliza para acceder a las ramas y cruz de los troncos altos.

Los alcornoques se descorchan entre los meses de junio y principios de septiembre, momento en el que se puede desprender el corcho de la casca, y cuando la savia está más espesa y cicatriza mejor. Si llueve justo después de descorchar hay problemas de cicatrización y la siguiente saca pierde algo de calidad.

El proceso de descortche sigue una serie de pautas. El trozado consiste en realizar unos cortes horizontales para delimitar el trozo de corcho que se va a sacar. Es un proceso muy delicado, pues si el corte es muy profundo puede afectar a la capa madre e impedir la circulación de la savia. La apertura consiste en un corte vertical por donde se comienza a desprender, el ahuecado consiste en separar ligeramente el corcho con golpes precisos del mango del hacha, el desprendimiento final o disloque se hace con el mango del hacha y en las zonas más altas con el hurgo. Posteriormente se apila con la corteza hacia arriba y de allí se recoge para su tratamiento.

El proceso de manufactura comienza recortando las piezas de corcho para apilarlas. Una vez en la fábrica se procede a

la cocción, que consiste en meter las planchas o panas en agua caliente para ablandarlas y quitarle los taninos.

Antiguamente el agua de la cocción se utilizaba para curtir las redes y cuerdas de los barcos de pesca. Una vez cocido se procede al raspado de la corteza. Después se apilan y presan hasta dejar las panas planas. Después se clasifican por su calibre y densidad y se dedican a los usos más convenientes: tapones, láminas, virtas, etc.

Producción de corcho en Andalucía.

La mitad del corcho que se produce en España se da en las provincias andaluzas, aproximadamente 30.000 toneladas, destacando Cádiz, Huelva y Málaga. Los alcornoques se pueden encontrar formando dehesas, la forma más cómoda de aprovechamiento. A estos alcornoques se les da una poda de formación para que produzcan más bellotas, es decir, se procura que no se autosombréen y capten la luz lo mejor posible. En otros casos, sobre todo en Málaga y Cádiz, los alcornoques están formando bosques cerrados o bosquetes ("mojeas"). En este caso se suele quitar el matorral en torno al árbol haciendo una plaza que se denomina ruedo, que tiene por objeto facilitar la extracción. En Andalucía los turnos de extracción del corcho son de nueve años. En las

explotaciones de gran tamaño se dividen los alcornoques en grupos o tranzones que se pelan en años distintos, de forma que todos los años se puede recoger corcho y conseguir una renta. En las explotaciones pequeñas se pelan todos los árboles en un solo turno, obteniéndose rentas cada nueve años, que generalmente se emplean en mejoras de la finca, arreglos de cercas, zahúrda, etc. La tendencia actual es a reducir el número de turnos de saca, es decir, se tiende a pelar el mayor número posibles de árboles en el mismo año para abaratar la mano de obra. Esto tiene el inconveniente de que hace más frágil al alcornocal, ya que un incendio el año de la saca puede acabar con todos los árboles, mientras que si la saca se reparte en muchos años solo perecerían una parte, los descorchados ese año. El gran problema actual de los alcornocales andaluces es el envejecimiento de las masas o, dicho de otra forma, la falta de regeneración. Las oscilaciones del mercado corchero, el largo tiempo que se tarda en obtener renta, el sobrepastoreo de la caza mayor y del ganado, han llevado al alcornocal a una situación preocupante que se intenta soslayar con subvenciones a las repoblaciones. El problema estriba en que el acierto o desacierto de las mismas no se verá hasta dentro de 50 años o más.

Cuadro 12.2

El cerdo

Angel Martín

Desde sus orígenes, la ganadería de cerda tiene, como único objetivo, el sacrificio del animal. No se explota ni su fuerza de trabajo, ni se obtiene lana, ni leche, ni ningún otro producto que no conlleve la muerte. Algunos autores sostienen que la capacidad de los cerdos para remover suelos ha sido utilizada en algunas culturas para la transformación de bosques en tierras de cultivo, pero no deja de ser una opinión.

De todas las ganaderías asociadas a montes y dehesas en Andalucía, la de cerda es la más característica y afamada. La causa principal es la calidad irreplicable de sus crudos curados: lomos, paletas y jamones. El claro componente diferenciador de culturas que tiene el consumo de carne de cerdo no es ajeno al elevado prestigio de estos productos.

El cerdo es tabú para las culturas semitas. Así, fenicios, judíos y musulmanes tienen prohibido su consumo. Los fenicios asentados en España parece ser que no hicieron mucho caso de este tabú, pues los restos de este animal son muy comunes en los asentamientos fenicios andaluces. El consumo de carne de cerdo es un hecho diferenciador de la cultura cristiana en contraposición a judíos y moriscos. Después de la expulsión de moros y judíos, el consumo de cerdo se convierte en una seña de identidad cristiana y así, en los pueblos con mucha influencia judía, todavía se hace la matanza en la puerta de las casas para que lo vea todo el mundo, mientras que en los pueblos no sospechosos se hace en los corrales. En el siglo XVI los estudiantes, sopistas y pícaros que recorrían España llevaban en la caña de la bota un hueso de jamón, para pasar los controles entre villas y concejos royéndolo y así no tener que presentar papeles.

Tabla 1. Importancia relativa, en términos de peso y valor económico, de las distintas piezas que integran una canal de cerdo ibérico. En la primera columna se presenta la aportación en porcentaje del peso de las distintas piezas al peso total de la canal y en la segunda el valor económico de cada pieza en porcentaje del total. Actualmente ha disminuido algo el porcentaje dedicado a embutidos al aparecer nuevos cortes muy cotizados, como la presa de paletilla, pluma, secreto, etc. Muchos de estos cortes proceden del veteado de la panceta y de piezas muy grasas que antes se picaban para embutidos. Basado en datos de Juan de Dios Hernández.

Componente	Peso (%)	Valor económico(%)
Grasa	50	16
Jamones	10	44
Paletas	6	11
Lomos	1.5	8
Embutidos	7.5	15
Subproductos y mermas	2.5	6

Desde tiempo inmemorial la ganadería de cerda se puede dividir en dos tipos: los cerdos caseros comedores de desechos, más o menos estabulados, y los cerdos en piaras que explotaban montes, dehesas y rastrojos en extensivo. Actualmente los cerdos caseros se han convertido en explotaciones estabuladas alimentadas con pienso y las explotaciones extensivas prácticamente han desaparecido, siendo el cerdo ibérico uno de los pocos casos de ganadería porcina extensiva que quedan

en Europa. Las razas explotadas en extensivo y en intensivo no son las mismas. El cerdo en régimen extensivo consume bellotas en el otoño, y no todas las razas son capaces de hacerlo impunemente. El contenido en taninos de la cáscara de la bellota es tóxico para aquellas razas que no saben pelarlas y las mastican enteras, generándoles problemas en el hígado y en la piel, grietas que se les infectan, etc. Las razas que se explotan en régimen extensivo pelan las bellotas y no sufren estos problemas.

El cerdo ibérico es un animal seleccionado para producir tocino. Son animales poco precoces, capaces de acumular grasa en cantidades ingentes. Esta selección se produjo para cubrir la importante demanda de tocino y carnes en salazón para la flota de indias y la minería de Sierra Morena, que hizo proliferar las industrias de salazones de carnes y tocinos en Huelva, Extremadura y el Alentejo, y con ello la plantación de encinas en las dehesas, ya que el consumo de bellota consigue unas canales grasas

muy rentables. Esta especialización en la producción de tejido graso que tanto favoreció al cerdo ibérico marcó su crisis a partir de los años 60. La aparición en los años 60 de los piensos compuestos trajo consigo la proliferación de granjas avícolas y porcinas industriales. A la aceleración de este nuevo proceso productivo de carne contribuyó de forma notable la repulsa generalizada al consumo de grasas por una sociedad, cada vez más sedentaria, que achacaba a este consumo sus pro-

blemas de salud. El efecto negativo de esta corriente de opinión recayó sobre el cerdo en régimen extensivo. La concentración de la demanda sobre carnes magras produjo un excedente de tocinos y grasas de cerdo que dio lugar a un derrumbe de los precios de las mismas, y a un aumento de las importaciones de cerdos con canales más magras. Esto generó un importante problema. Las nuevas razas de cerdos magros eran incapaces de utilizar los recursos del monte y las razas adaptadas al



Figura 12.2.1

La explotación del cerdo es una de las más tradicionales y extendidas en aquellas formaciones del monte mediterráneo donde la abundancia de encinas y alcornoques proporciona cosechas abundantes de bellotas.

Figura 12.2.2

El incremento de producción de cerdo ibérico se está llevando a cabo sobre todo mediante un aumento de la carga ganadera, lo que está llevando a la sobreexplotación de algunas dehesas. Dos efectos de esta sobreexplotación son la destrucción del pastizal y el consiguiente aumento de la erosión.

monte no las querían los mataderos. En este momento de crisis apareció la peste porcina africana, que asestó un terrible golpe económico a los ganaderos de cerdo ibérico. Entre los años 1956-1986 el censo de reproductores se redujo de 567.424 cabezas a 97.658. La peste porcina africana llegó a Europa por Portugal en 1957, y en 1960 se detectó en España, extendiéndose luego con gran rapidez. Aunque infectó a todas las cabañas porcinas, las más afectadas fueron la de los cerdos caseros y la de cerdos en extensivo, en parte también porque estaban siendo afectadas por fenómenos de mercado. Las matanzas caseras empezaron a disminuir con el abandono del campo y el cerdo ibérico se depreciaba cada vez más en los mercados. Las dificultades de control fitosanitario en las explotaciones extensivas hizo que en éstas fuera más difícil de erradicar.

En estos momentos comienzan las explotaciones intensivas estabuladas en régimen "all in all out" (todos los cerdos nacen dentro de la explotación y todo el que sale va al matadero), mucho más controlables que las extensivas desde el punto de vista sanitario. En los años 60 la crisis de la dehesa era extrema, y sólo gracias al heroico comportamiento de muchos ganaderos de porcino se consiguieron mantener muchas explotaciones en contra de la administración, que veía las dehesas como algo arcaico a erradicar. En esta lucha destaca el Colegio de Veterinarios de Badajoz, que en múltiples escritos y artículos defendió las explotaciones de cerdo ibérico. A partir de los años 80 comienza una demanda intensa de productos de calidad, entre los que destaca el jamón pato negro. Es entonces cuando el cerdo ibérico va a ser tenido en consideración precisamente

a causa de su habilidad para fabricar tejido graso. Efectivamente, la cantidad de grasa que es capaz de sintetizar el cerdo ibérico hace que, llegado un momento de su engorde, no sólo presente grasa cutánea e intermuscular, sino que ésta se infiltre en el tejido muscular, siendo la responsable de los buenos. La grasa infiltrada permite un largo proceso de maduración (12 meses mínimo para una paletilla, 18 para un jamón), que junto con la salazón y un clima adecuado hacen posible los delicados procesos de proteólisis y de lipólisis que le dan al jamón un extraordinario bouquet. Las piezas menos grasas se secan mucho más rápidamente y no permiten estos lentos procesos. Por otra parte, la grasa conseguida con pienso de bellota tienen un punto de fusión más bajo, lo que permite que los aromas se vayan infiltrando en la carne en los meses de verano. Estos

productos fueron los que salvaron al cerdo ibérico de la extinción. A pesar de su prestigio, el cerdo ibérico sigue estando mal visto en los mataderos debido a su excesiva producción de un tocino que no tiene salida comercial. La mayor parte se quema. Todo el mercado gravita sobre el jamón y las paletas, que representan en conjunto solo el 16% del peso de una canal, pero el 55% del valor económico total (Tabla 1). Esto hace que la mayor parte de las explotaciones trabajen con cruces de ibérico con Duroc-Jersey, (cruce de dos razas estadounidenses Duroc y Jersey, ambas procedentes de cerdos rojos ibéricos y posiblemente guineanos), de carnes más magras, capaces de consumir bellotas en el monte y con muy buena resistencia a los calores veraniegos. La mayoría de los cerdos que se crían actualmente son cruces 75% ibérico y 25%

Duroc-Jersey. El alto precio alcanzado por los jamones de calidad, el levantamiento de las prohibiciones de exportación y la generalización del consumo de este producto, han hecho proliferar los secaderos e industrias transformadoras del cerdo ibérico, así como un sinnúmero de fraudes. Lo más grave del asunto es que se ha incrementado la producción de cerdo ibérico por aumento de la carga ganadera, lo que está llevando a la sobreexplotación de algunas dehesas. Un gran número de cerdos permanecen en el campo alimentados con piensos, lo que destruye el pasto e incrementa la erosión de forma muy notable (Figura 12.2.2), y que acaba por matar a los árboles. Precisamente el creador y mantenedor de las dehesas puede llegar a convertirse ahora en su principal enemigo, por lo que urge un control de las cargas ganaderas de estas explotaciones.

Cuadro 12.3

Ganadería extensiva

Angel Martín

Hasta tiempos muy recientes la agricultura estaba estrechamente unida a la ganadería y al monte. El ganado proporcionaba abono para restituir a la tierra los nutrientes extraídos con las cosechas, y fuerza de tracción que permitía labrar el suelo y aumentar la producción. Por otra parte, dehesas, setos y matorrales daban alimento al ganado en forma de pasto y ramón, maderas para los útiles de labranza y combustibles para el uso doméstico.

Desde finales del siglo XVIII hasta la actualidad, la agricultura ha sufrido una serie de cambios al irse globalizando la economía. Se desarrollan grandes mercados debido al aumento de capacidad de transporte. Los fletes baratos permiten la exportación de grandes cantidades de productos agrícolas, con lo que empiezan a primar las grandes producciones de productos concretos sobre una producción sostenida y diversificada en el tiempo. La producción de las cosechas se aumenta debido al uso de abonos traídos de lejos, como el guano. Perú, por ejemplo, exporta más de diez millones de toneladas de guano entre 1830 y 1870. Se comienzan a roturar las dehesas y las manchas de monte, y todo suelo profundo se labra.

Junto con la creciente industrialización aparecen abonos minerales fabricados *ex profeso* y, a partir de este momento, el control de la fertilidad de los campos deja de estar en manos de ganaderos y pasa a manos de la ciudad. Otro fenómeno importante es la mecanización de la agricultura. El ganado pierde su valor como trabajador y fertilizador de la tierra, desapareciendo de los suelos fértiles y quedando sólo en las sierras como ganado extensivo o bien pasando a estar estabulado, alimentándose de productos agrícolas.

En la actualidad son tres las especies de rumiantes que pastan en extensivo en las sierras andaluzas: cabras, ovejas y vacas.

Cabras

Hasta hace muy poco tiempo las cabras eran las suministradoras de leche a la mayor parte de pueblos y ciudades andaluzas. Hay que tener en cuenta que el consumo de leche era muy bajo. El bajo precio de los ejemplares y su sobriedad alimentaria las convirtió en el ganado ideal de los ganaderos sin tierra que aprovechaban cualquier tipo de vegetación marginal para alimentarlas, por lo que no ha sido un animal tan asociado con la agricultura como vacas y ovejas. Solamente en las vegas granadinas aparece asociado a la horticultura, pero nunca en rebaños, sólo uno o dos ejemplares que acompañaban al hortelano y consumían los desechos y excedentes de la producción hortícola. Es el rumiante más especializado en el ramoneo, por lo que tradicionalmente se ha asociado al monte. Siempre ha sido muy denostado por sus inquietantes pupilas, su asociación a la simbología demoníaca, la

transmisión de enfermedades como la brucelosis, su capacidad de salvar todo tipo de barreras y entrar en huertos y sembrados, destrucción de tejados, etc. Todo ello las ha dotado de muy mala fama y se les ha atribuido tradicionalmente un papel determinante en los procesos de erosión y desertización, lo cual es un mito que conviene aclarar. En efecto, en Andalucía Oriental las cabras tienen mucho que ver con la desaparición del arbolado y los procesos erosivos pero, dicho sea a favor del mundo caprino, nunca han actuado solas. Las zonas erosionadas por pastoreo de cabras primero fueron desmanteladas por incendios y, sobre todo, por la agricultura; es decir, las cabras han contribuido a evitar la regeneración de sitios alterados, pero ellas solas son incapaces de acabar con el monte y con ello favorecer la erosión, salvo que la zona se someta a un pastoreo extremadamente intenso con utilización del fugo.

Actualmente la ganadería de caprino en las sierras de Andalucía Occidental cumple un papel bastante interesante, al ser el rumiante que mejor combate la "matorralización" de las dehesas y repoblaciones forestales, convirtiéndose así en una posible herramienta para prevenir incendios. Su poco peso no compacta el suelo y, en pocos años, y con un manejo adecuado, puede convertir zonas cubiertas de matorral malacófilo en pastizales de alta diversidad. Como casi todo manejo, éste puede ser también un arma de doble filo. Una carga ganadera escasa puede ser contraproducente. En efecto, la cabra es un excelente dispersor de la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) y posiblemente de otras jaras; si la presión es escasa, las cabras no pueden eliminar el matorral que van dispersando y así pueden conseguir que los pastos de herbáceas se vean invadidos muy rápidamente de matorral. En el otro extremo, una presión ganadera excesiva

puede provocar problemas de eutrofización y/o erosión. El alto precio alcanzado por la leche de cabra en los últimos años (0.30-0.40 euros/litro) hace que los ganaderos suplementen la alimentación del ganado con piensos. Esto, unido a que las normativas sanitarias concentran el ordeño en una zona única, da lugar a que los animales tiendan a concentrarse mucho tiempo en zonas pequeñas, produciendo eutrofización, y se restrinja el pastoreo en la mayor parte del área. Solamente las pjaras dedicadas a carne se pueden dedicar a manejar el monte.

Ovejas

Las ovejas en Andalucía han tenido dos formas básicas de manejo, las trashumantes que en invierno llegaban del norte a las sierras de Huelva, Córdoba y Jaén, y las transterminantes que se movían entre la Sierra y el llano aprovechando los pastos de las dehesas en la época de lluvias y las rastrojeras en verano. La cabaña ovina estaba dedicada funda-

mentalmente a la producción lanera, por tanto requería pastos muy proteicos para poder mantener una alta producción de lana. La caída de los precios de la lana pone en crisis al sector, que actualmente se dedica a carne y, en algunos casos, a la leche para la elaboración de quesos. Las ovejas requieren pastos finos y apenas consumen matorral, por lo que tradicionalmente se han asociado a las dehesas de pasto. Su proverbial docilidad hace que requieran poca mano de obra y es el ganado ideal para mantener el pasto en las dehesas. Su poca apetencia por las plantas leñosas permite la regeneración de la arboleda con solo proteger los plantones cuando son muy jóvenes.

Vacas

En Andalucía, el ganado vacuno ha estado asociado tradicionalmente a zonas inundables: marismas, zonas endorreicas y vegas de ríos. Pero la masiva puesta en cultivo de regadío de estas zonas en los últimos



Toros bravos en los pastizales de La Janda, Cádiz

50 años y las políticas ganaderas desarrolladas por la administración (Agencia de Desarrollo Ganadero) han desplazado al vacuno extensivo a las sierras. Aunque existen razas andaluzas bien adaptadas a las sierras, como la Pajuna granadina, la mayor parte de las vacas que están ahora en las dehesas y en los montes andaluces son vacas de llano, que causan un importante impacto en estos sistemas. La llegada masiva a las sierras de vacas y ganaderos con técnicas propias de la campiña explica el sinnúmero de barbaridades cometidas en los pastizales andaluces. Así, el uso de la grada, que se sigue practicando en los montes, no es sino la aplicación de técnicas de campiña a suelos que no la admiten. Otro problema que se deriva de la transformación de dehesas de ovejas en dehesas de vacas tiene que ver con la regeneración de los árboles. Una encina o un alcornoque a partir de los 10 años ya está a

salvo de las ovejas, e incluso de las cabras, que lo único que hacen es comerse las hojas (que, aunque no sea algo particularmente favorable, al menos puede permitir el crecimiento del árbol). Las vacas no sólo se comen las hojas, sino que tienen tendencia a tronchar el tronco, de forma que para que una encina resista la presión del vacuno ha de tener un mínimo de 15 años, además de protectores fuertes durante todo este período, que son muy caros. El impedir la entrada del ganado vacuno para permitir la regeneración de la arboleda es antieconómico, por el prolongado período de exclusión que se requiere. Además, si el pasto deja de pastorearse acaba por desaparecer, además de favorecer los incendios, y su restitución puede resultar larga y costosa. Un efecto negativo añadido de las vacas en los montes es el enorme peso de los animales, que pueden llegar a compactar demasiado el suelo erradicando la vegetación si la carga es

elevada. Si a todo esto le unimos las últimas tendencias ganaderas de suministrar alimento sin tasa a las reses para aumentar su producción, el resultado es que el efecto total de la ganadería extensiva de vacuno sobre el monte mediterráneo puede llegar a ser dramático. Una gran parte de las fincas de ganado selecto en régimen extensivo, como las explotaciones de toros bravos, presentan actualmente una enorme eutrofización, con la aparición de plantas ruderales y una pérdida de diversidad impensable en unas fincas otrora modélicas. Por otra parte, la irrupción en el campo serrano de capas sociales originalmente ajenas a él (gente adinerada de las ciudades que compran fincas por mor de la especulación y el prestigio social), hace que proliferen las explotaciones de vacuno donde no deben. Es más elegante tener una explotación de vacuno que una de cabras, en esto no nos diferenciamos gran cosa de los masais y

otros pueblos Nilóticos, que tienen rebaños de machos menos productivos que los de hembras pero más prestigiosos socialmente, con la diferencia en contra nuestra que los rebaños masais no destruyen paisajes seculares.

La ganadería "ecológica"
El caso de las vacas locas, así como el ingente suministro de antibióticos y las prácticas ilegales de uso de hormonas y finalizadores, han promovido una ganadería capaz de ofrecer garantías de que los animales no han sido sometidos a dietas ni medicaciones descontroladas. Esto, unido a las nuevas sensibilidades ante el sufrimiento de los animales, abre a la ganadería extensiva un nuevo mercado de calidad que permite incrementar los precios. La etiqueta de carne "ecológica", salvo honrosas excepciones, no presenta la claridad que debiera para el gran público, pero es un hecho cierto que, con la debida información, se puede promocionar bastan-

te la carne y la leche de los rumiantes en extensivo acogiéndolos a la etiqueta "ecológica". Esta situación puede favorecer mucho al monte, porque el manejo de los rumiantes puede contribuir de forma muy efectiva al mantenimiento de un mosaico variado de alto valor para la conservación de especies. Sólo falta compaginar los intereses ganaderos, en los que prima la producción, con un manejo adecuado de las cargas, pues se corre el riesgo de una sobreexplotación. Ya tenemos el ejemplo de las explotaciones de ganado bravo, en las que el alto precio alcanzado por los animales, ha convertido fincas con buenos pastos y setos en campos cubiertos de boñigas y malvas. En una etiqueta de carne, leche o queso "ecológicos" habría que incluir no sólo la raza y la alimentación, sino también la carga ganadera, para garantizar que esa ganadería no está causando un impacto irreversible en los paisajes de monte mediterráneo.

Cuadro 12.4

Los hongos en el monte mediterráneo andaluz

Baldomero Moreno-Arroyo

Con frecuencia lo importante es invisible a los ojos. Este aserto bien puede corresponder al reino de los hongos. Resulta paradójico, en razón de su reconocida importancia en los procesos ecológicos de los bosques y montes, el gran desconocimiento sobre la biodiversidad fúngica global. Si bien el número de taxones de hongos conocidos a nivel mundial se estima en 74.000, la hipótesis aceptada por la *Global Biodiversity Assessment* es que el número real puede llegar a 1,5 millones de taxones. En España el número de taxones podría cifrarse en 15.000 de los que aproximadamente 4.000 han sido citados en Andalucía hasta el año 2004. Es necesario aclarar que este número referido al monte mediterráneo andaluz, responde solo a un año de trabajos de campo y recopilación de citas bibliográficas de macromicetos realizado por la *Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía* en un extraordinario esfuerzo de compendiar y adquirir nuevos datos sobre los hongos de esta región. Por ello, este número se verá incrementado sucesivamente hasta completar el inventario micológico de Andalucía. No obstante, aún admitiendo esta escasez de conocimientos y esta incertidumbre numérica, nuestra región se perfila como uno de los territorios europeos con mayor diversidad fúngica.

Existen tres tipos de hongos según su categoría trófica: los simbióticos que son aquellos que establecen relaciones de beneficio mutuo con otras especies; los saprobios, que descomponen la materia orgánica muerta; y los parásitos, que atacan a especies vivas animales, vegetales u hongos. Los hongos simbióticos destacan por su singularidad y especiales adaptaciones al monte mediterráneo andaluz. Las simbiosis hongo-planta que establecen a nivel de las raíces son una unión íntima insoluble y se denominan micorrizas. En esta relación en que ambas especies resultan beneficiadas la planta ofrece al hongo los hidratos de carbono, y a cambio el hongo beneficia a la planta proporcionándole mayor capacidad de absorción de agua, nitrógeno, fósforo y otros elementos y compuestos fundamentales, acelerando su crecimiento y ofreciéndole una mayor resistencia frente a agentes patógenos. Las simbiosis micorrízicas son especialmente exitosas y necesarias en medios donde el déficit hídrico es, en determinados periodos del año, impredecible y acusado. Por ello, casi todos los elementos vegetales del monte

mediterráneo andaluz poseen estas simbiosis. Esto hace que los hongos micorrizógenos estén especialmente diversificados en Andalucía. El medio edáfico del monte mediterráneo andaluz está recorrido e interconectado por delgadas células filamentosas o hifas que constituyen los micelios fúngicos subterráneos productores de setas y trufas. Estos micelios son las estructuras vegetativas del hongo, poco evidentes, pero de una importancia capital para el funcionamiento de nuestros ecosistemas forestales. A pesar de permanecer ocultos, el conjunto de todos los hongos encuadrados en las categorías tróficas fúngicas antes citadas poseen micelios que pueden representar entre el 10-60 % del total de la biomasa en el horizonte orgánico. El micelio de un solo ejemplar puede extenderse en una superficie de varias hectáreas formando una auténtica red que interconecta a los elementos vegetales del monte mediterráneo y vehiculiza los nutrientes de todo el sistema. Metting considera a los hongos como los microorganismos más abundantes en suelos aerobios, con biomasa total que oscilan entre los 500 y

5.000 kg ha⁻¹. El caso más extremo de adaptación fúngica al monte mediterráneo lo constituyen los hongos hipogeos, un grupo de hongos que fructifican bajo tierra. Son lo que popularmente se denomina hongos subterráneos o trufas. El modo de vida hipogeo responde, aún más si cabe, a una estrategia provocada por la tendencia fisiológica a la economía hídrica en ambientes semiáridos. Todo parece indicar que las simbiosis de los hongos hipogeos son, a su vez, la máxima expresión micológica y botánica de esta estrategia adaptativa confluyente de plantas y hongos. De esta forma ambos organismos coevolucionaron durante los últimos 400 millones de años convirtiendo a Andalucía en una de las regiones del mundo con mayor biodiversidad de trufas y simbiosis fitofúngicas. La especie micorrizógena de hipogeos por excelencia es la encina (*Quercus ilex* subsp. *ballota*). En Andalucía se han detectado más de 50 especies de trufas asociadas a la encina, sin contar a un número mucho más elevado de especies de hongos epigeos o setas. Entre ellas, se encuentra la trufa negra (*Tuber melanosporum*), el producto más valioso del monte mediterráneo cuyos

precios han llegado a alcanzar 600 €/kg. en el año 2003. Según afirma Callot (1999) durante las glaciaciones los bosques asociados a trufa negra se redujeron en gran medida, refugiándose en el Sur de Europa, y con ellos las propias trufas. Actualmente la distribución más meridional de trufa negra se encuentra en las provincias andaluzas de Jaén y Granada. Se especula, que tras el último periodo glacial la trufa negra experimentó un periodo de recolonización hacia el norte y que toda la trufa negra del mundo podría tener su origen en la trufa del monte mediterráneo andaluz. En consecuencia, la trufa silvestre andaluza, a pesar de su escasez, resulta de un valor incalculable como banco genético y campo de experimentación para conocer el ciclo biológico original de esta especie y sus requerimientos medioambientales más genuinos. Otras especies de hongos con interés económico destacable susceptibles de aprovechamiento son la chantarella (*Cantharellus cibarius*), tentullo (*Boletus aereus*), tana (*Amanita caesarea*), nízcalo (*Lactarius* sps.), seta de chopo (*Agrocybe aegerita*), seta de mimbres (*Pleurotus ostreatus*), champiñón

(*Agaricus* sps.), senderuela (*Marasmius oreades*), parasol (*Macrolepiota* sps) y seta de cardo (*Pleurotus eryngii*). Un capítulo especial necesitaría el gurumelo (*Amanita ponderosa*), de excelente calidad culinaria, con un área de distribución restringida al Sur de España y Norte de África. Se desarrolla en alcornoques y encinares acidófilos aclarados con sotobosque de jara pringosa (*Cistus ladanifer*). Su perdurabilidad, tamaño y peso, le hacen potencialmente susceptible de acaparar un mercado muy interesante. Todos los tipos de monte mediterráneo (encinares, alcornoques, pinares, matorrales, e incluso pastizales), poseen un interés no sospechado como fuente productora de setas y trufas de importancia comercial. Incluso los pastizales, tomillares y espartales de zonas áridas desarrollados sobre sustratos margosos o margosos, despreciados hasta la fecha por su improductividad y escaso interés económico, comienzan a ser valorados en la actualidad. En ellos no solo habitan un elevado número de endemismos vegetales, sino que algunos de ellos, sobre todo diferentes especies de la familia de las cistáceas,



Boletus aereus



Tuber melanosporum



Cantharellus cibarius



Agrocybe aegerita



Lactarius deliciosus



Amanita caesarea



Terfezia clavayi



Pleurotus eryngii



Morchella esculenta

micorrizan con algunas especies de hongos hipogeos de grandes potencialidades económicas. Destacan, entre ellos, las denominadas "trufas del desierto", especialmente las turmas (*Terfezia clavayi*) y los monagrillos (*Picoa lefebvrei*). Al interés ambiental y al aprovechamiento económico de los hongos silvestres del monte se une un nuevo uso micológico, el **Micoturismo**, una modalidad de turismo ligada al uso público recreativo

Formaciones caracterizadas por la presencia del algarrobo (*Ceratonia siliqua*), especie cultivada y cuyo carácter de silvestre en la región

de las setas que comienza a calar intensamente en la sociedad. Todo ello propició que la Administración Ambiental andaluza pusiese en marcha a finales de 2001 un ambicioso proyecto denominado "Plan CUSSTA" (Plan de Conservación y Uso Sostenible de las Setas y Trufas de Andalucía) que abarca todos los temas citados en párrafos anteriores en 5 líneas de actuación prioritarias: 1) participación social y

mediterránea es discutible. Las mejores poblaciones, aparentemente naturales, se encuentran en las zonas subhúmedo-húmedas, calizas y

educación ambiental, 2) investigación, 3) conservación, 4) uso sostenible, y 5) regulación de usos. Concluyendo, desde los montes más áridos de España, en Almería, hasta los más lluviosos de nuestro país, en Cádiz, la comunidad fúngica del monte mediterráneo se diversifica enormemente en Andalucía. En todos ellos existen unas u otras especies respondiendo a un estado sucesional o a una etapa de

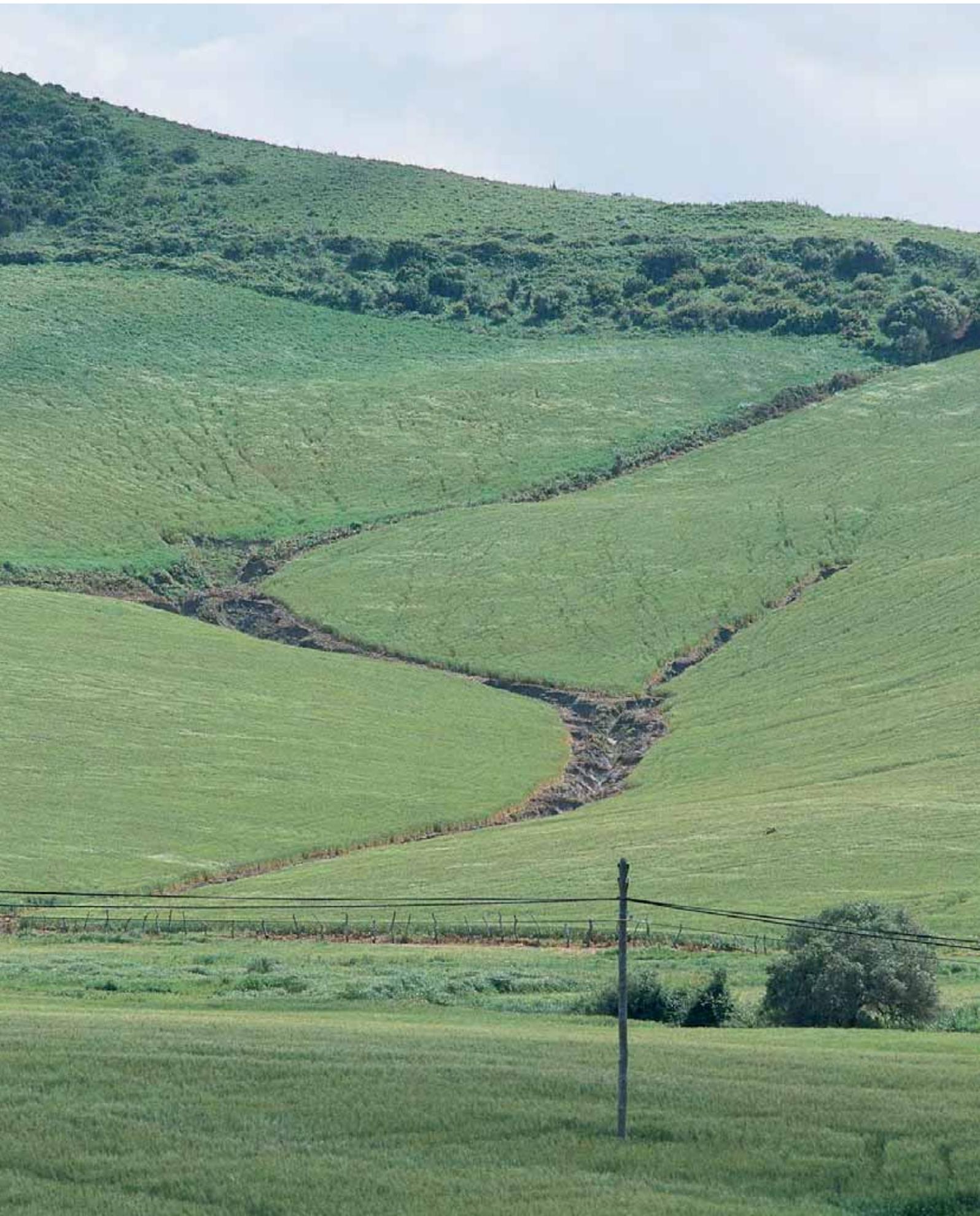
serranas de las provincias de Cádiz y Málaga. Son formaciones donde el algarrobo es dominante y aparece acompañado por

degradación bien definida. En todos estos tipos de monte mediterráneo fructifican especies fúngicas de grandes potencialidades económicas, aptas para un aprovechamiento sostenible. El aprovechamiento ordenado del recurso micológico puede suponer una importante fuente de ingresos para las poblaciones locales de los lugares donde se producen estos hongos. Afortunadamente, y tal vez como uno de los mejores

Quercus rotundifolia, *Rhamnus oleoides*, *Pistacia terebinthus* (cornicabra), *Jasminum fruticosans* (jazmín), *Smilax mauritanica*, *Lonicera implexa*

paradigmas de la sostenibilidad, la potenciación de tales hongos, repoblando los montes con ellos mismos, favorece al propio monte y le proporciona una mayor vigor y salud ambiental. En estas cuestiones el papel que juega la investigación aplicada para la conservación resulta imprescindible y es mucho lo que queda aún por hacer.

(madreselva), *Clematis flammula* (jazmín de monte), *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis* y *Phillyrea latifolia* (labiérnago,



13. La conservación del monte mediterráneo en Andalucía: pasado, presente y futuro

JOSÉ LUIS TELLERÍA



Quejigos en las cumbres de la Sierra de las Nieves, una reliquia de tiempos pasados

En la página anterior, piedemonte ganado al matorral, campiña de Cádiz.

Introducción

La conservación de la naturaleza es una respuesta a la crisis generalizada de biodiversidad. Es decir, a la pérdida de la variedad de organismos (hongos, plantas, animales...), niveles de organización (genes, poblaciones, especies, ecosistemas...) y procesos (interacciones ecológicas, mecanismos evolutivos...) con los que se manifiesta la vida en nuestro planeta. Nadie es ajeno hoy a la gravedad de esta situación, acentuada en las últimas décadas por la vertiginosa expansión numérica del hombre o por su creciente demanda de recursos.

La investigación en el campo de la conservación de la biodiversidad tiene un objetivo doble. Por un lado, trata de identificar aquellos organismos o procesos que, por estar amenazados, necesitan de un cuidado especial. Esto implica conocer su existencia, evaluar su rareza y analizar su papel en el funcionamiento del sistema ecológico al que pertenecen. Por otro, esta investigación ha de diagnosticar las causas del deterioro de la biodiversidad con el fin de eliminarlas o atenuarlas. Este segundo objetivo exige establecer hipótesis sobre los procesos implicados, que han de ser testadas a través de las evidencias disponibles o con experimentos diseñados a tal fin.

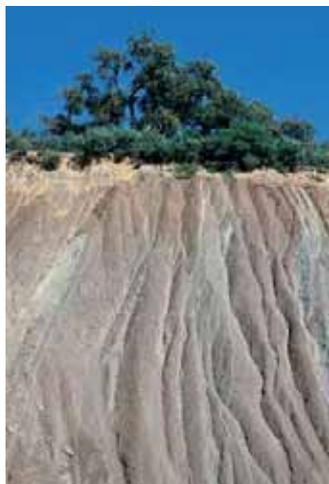
En este capítulo, se analizan los problemas de conservación del monte mediterráneo en Andalucía (Figura 13.1) con el objeto de sacar algunas conclusiones aplicables a su manejo. Su aproximación es general y no pretende abordar en detalle los problemas de conservación de un determinado grupo de organismos o sistemas. Se trata, más bien, de un ejercicio de reconstrucción histórica que se justifica por el hecho de que el monte que hoy conocemos es el resultado de un antiguo proceso de intervención humana sobre el territorio. Parece razonable aceptar, por lo tanto, que cualquier diagnóstico de su estado de conservación

tendrá que basarse en la acumulación de evidencias de lo ocurrido en épocas pasadas y en su interpretación a la luz de los conocimientos actuales.

El paisaje forestal andaluz: una mirada al pasado

El paisaje, entendido como el conjunto de parcelas de aspecto dispar que aparece en una determinada zona, suele ser el resultado de una historia de interacciones entre el hombre y los rasgos naturales del territorio. Salvo en aquellas áreas más vírgenes y despobladas, la sucesión de campos de cultivo, pastizales, bosques, matorrales, núcleos urbanos o infraestructuras de cualquier tipo son un reflejo de la forma en que el hombre ha utilizado el territorio (Figura 13.2). Es éste un proceso muy dinámico en el que la expansión de ciertos usos produce la regresión de determinados elementos del paisaje que, tras configurarse como retazos cada vez más pequeños e inconexos, terminan por desaparecer (Figura 13.3).

Hoy sabemos que la alteración del bosque es un proceso antiguo que comenzó cuando el hombre dejó de ser una parte más de los sistemas ecológicos que lo mantenían para convertirse en el gestor y beneficiario directo de su capacidad productiva. La expansión de sus campos de cultivo, de los pastos de sus ganados y de los poblados establecidos para albergar una población en permanente crecimiento, fueron alterando y reduciendo el primitivo paisaje vegetal. Y lo que comenzó en Oriente Medio hace 10.000 años, se extendió pronto a otros lugares hasta alcanzar los confines más remotos del planeta. Esta modificación del paisaje forestal llegó pronto a la Península Ibérica, donde ciertos yacimientos arqueológicos evidencian el cultivo del cereal hace 7.000 años. Además, la temprana instalación de minas y factorías en las costas andaluzas (recordemos Abdera, Sexi, Malaka o Gadir,



Surcos de erosión.

asentamientos fenicios y tartesios de hace 3.000 años), junto con la posterior expansión romana, supuso el inicio de una drástica modificación de su cubierta forestal. Según los historiadores, las legiones de Roma expandieron una organización del paisaje de acuerdo con el trinomio *ager-saltus-silva*. Es decir, la expansión de los cultivos (*ager*) y de los pastizales (*saltus*) a costa de desmontar buena parte de los bosques (*silva*), convertidos ahora en fuente de madera, combustible o caza. De esta forma, se propiciaba una explotación diversificada del territorio (Figura 13.2). Los romanos instauraron, además, su célebre *triada* o cultivo de los cereales, vides y olivos que aún dominan los campos de Andalucía. Si a esto se añaden sus no menos célebres ciudades e infraestructuras, podemos pensar que hace ya 2.000 años se había diseñado en Andalucía la planificación del territorio que ahora conocemos. Un repaso de la distribución de los principales núcleos de esta época (Urci, Malaka o Carteia en las costas mediterráneas; Gades, Ossoba, Hispalis, Astigi, Urso, Corduba o Castulo a lo largo y ancho de la amplia vega del Río Guadalquivir), nos invita a pensar que ya entonces los bosques habían comenzado a ser relegados hacia las lomas y sierras periféricas (Figura 13.1). En esta época (Siglo I), Estrabón y Plinio comentan la existencia de grandes y frondosos bosques en las sierras de la Provincia Baetica, una situación que se mantuvo, según diferentes crónicas, hasta los siglos XV y XVI. Este período

parece ser decisivo para el bosque andaluz, que sufre un deterioro gradual como consecuencia del aumento demográfico (sucesivos poblamientos) y de las crecientes necesidades industriales. En esta época parece extinguirse en Andalucía el mítico Oso pardo (*Ursus arctos*), un buen indicador de la calidad y extensión de las masas forestales.

Efectos de la alteración del bosque sobre la biodiversidad: hipótesis sobre los procesos

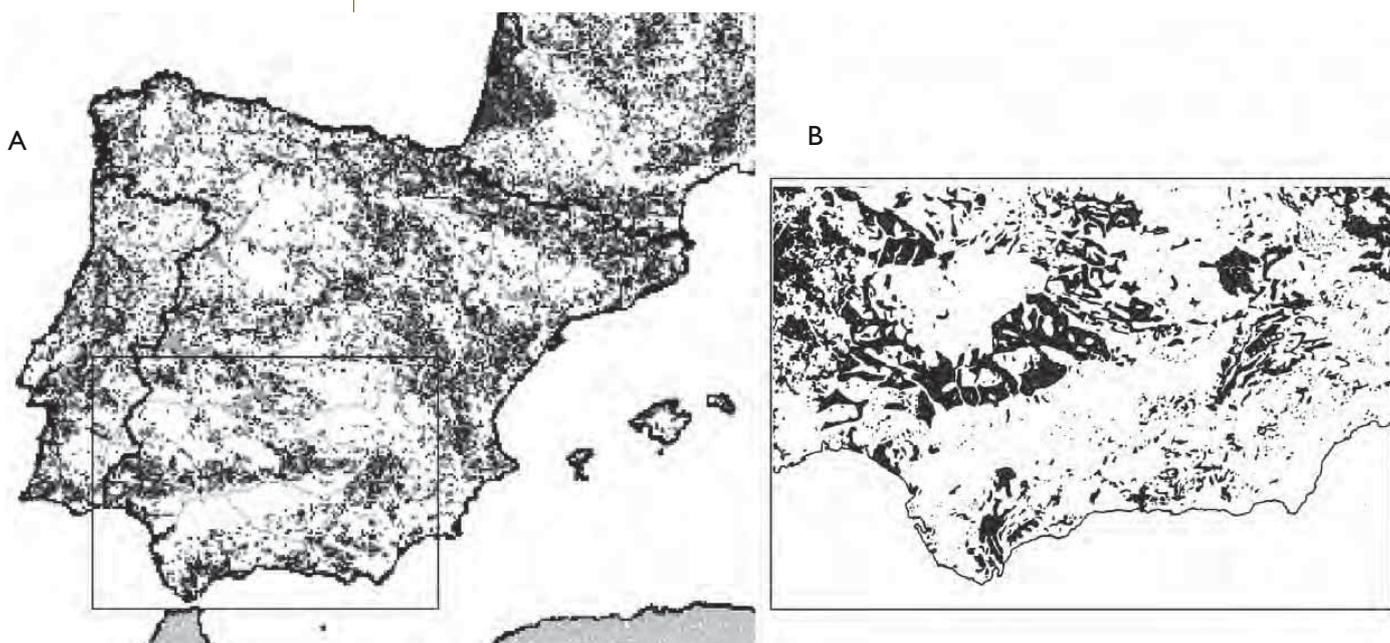
Como los bosques representan hoy una de las situaciones más pristinas e inalteradas de los ecosistemas terrestres y albergan una gran variedad de organismos, no debe sorprendernos que hayan sido muy estudiados desde una perspectiva conservacionista. Se ha acumulado así suficiente información con la que especular sobre los efectos del deterioro del bosque andaluz sobre la conservación de la biodiversidad. Hoy sabemos, por ejemplo, que la reducción del bosque suele dar lugar a tres patrones en la configuración espacial de los retazos resultantes, que explican buena parte de los procesos asociados a la modificación de la biodiversidad forestal (Figura 13.4):

Reducción del tamaño de los fragmentos

La tala de los bosques implica una disminución del territorio disponible para los organismos forestales. Parece intuitivo aceptar, por lo tanto, que una región que haya perdido un porcentaje dado de su superficie

Figura 13.1

A. Distribución de las áreas forestales en la Península Ibérica;
B. Distribución de los fragmentos forestales en Andalucía y áreas periféricas. Se observa cómo han sido eliminados del Valle del Guadalquivir, donde se concentra una intensa actividad agrícola



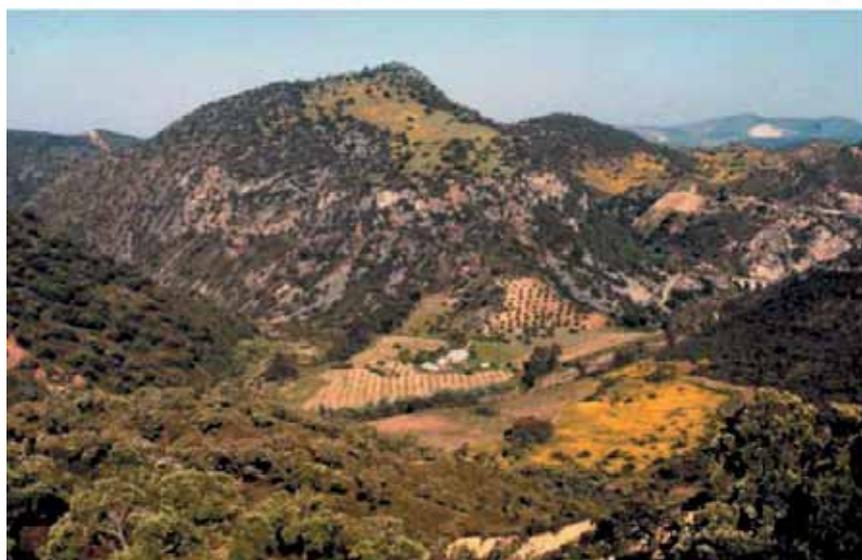
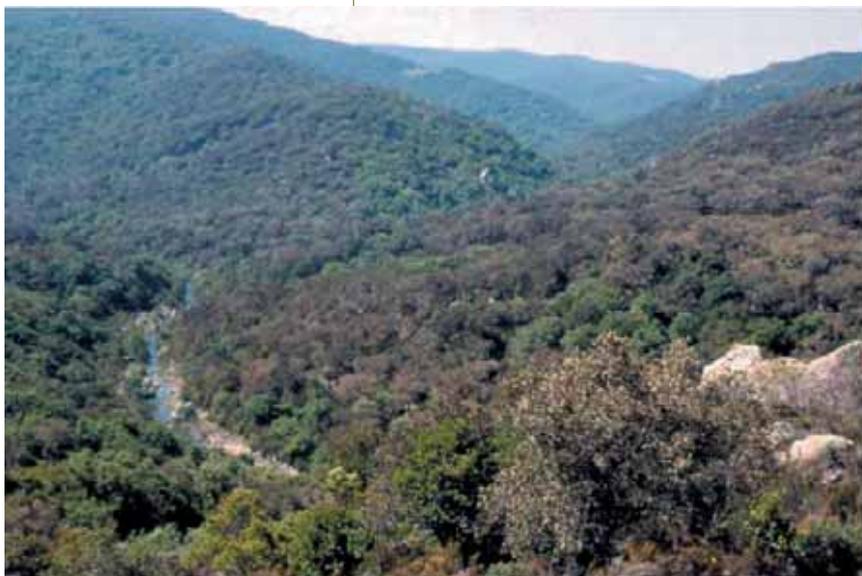


Figura 13.2

Dos situaciones de la evolución del monte andaluz. Arriba, bosque continuo de alcornoques y quejigos en el Puerto de Galis. Abajo, bosque parcialmente sustituido por olivares, viñedos y pastizales en la Serranía de Ronda.

forestal habrá reducido un porcentaje equivalente de su capacidad para retener organismos o desarrollar procesos específicos de este sistema ecológico. Sin embargo, las consecuencias suelen ser mucho más graves por causa de la atomización del bosque superviviente. Los fragmentos resultantes, de menor tamaño, tienden a retener menos especies que los mayores (Figura 13.4a) y, lo que es más grave, las especies menos densas son las primeras en desaparecer al ser incapaces de mantener poblaciones viables en superficies de bosque reducidas (Figura 13.4b). Las consecuencias de este patrón ordenado de pérdida de

biodiversidad son obvias desde una perspectiva conservacionista, ya que la diversidad de organismos forestales de una determinada zona – y en especial la supervivencia de las formas más raras – no dependerá de la superficie total del bosque conservado sino del tamaño de sus fragmentos (cien fragmentos de una hectárea retendrán menos especies que un bosque de cien hectáreas). La rareza de las especies, un rasgo asociado a su biología (son más raros aquellos organismos que necesitan más recursos o que dependen de recursos escasos) y siempre inquietante desde una perspectiva conservacionista, es el principal determinante de su vulnerabilidad a esta modificación del hábitat.

Aumento de la distancia entre fragmentos

La retracción superficial de los fragmentos al desaparecer el bosque es consustancial al aumento de la distancia entre los retazos supervivientes. Esto implica que la extinción de una población en un fragmento dado encontrará problemas crecientes para recibir nuevos individuos desde los sectores todavía ocupados; o que se colapsarán las posibilidades de su uso itinerante por aquellas especies que, como muchos grandes animales, son incapaces de mantener poblaciones viables en un único fragmento, por la escasez de individuos y el riesgo adicional de sufrir los nefastos efectos de la endogamia o de la pérdida de variabilidad genética. Por estas razones, no ha de extrañarnos el interés de los gestores de estas poblaciones por restablecer la conexión de los fragmentos mediante el diseño de corredores que faciliten el intercambio de individuos entre las masas forestales supervivientes.

Aumento de la permeabilidad de los fragmentos con los medios periféricos

La reducción superficial de los fragmentos se asocia a un incremento de su relación perímetro/superficie, una consecuencia geométrica que aumenta la permeabilidad de los bosquetes menores a la acción de agentes externos. Este efecto de borde es muy pernicioso por deteriorar la calidad ambiental de los fragmentos y propiciar la desaparición de muchos organismos vinculados a los mismos. Sus agentes pueden ser de tipo abiótico, como el viento, la insolación o los bruscos cambios de temperatura, capaces de penetrar muchos metros en el interior del bosque. Se modifican así las condiciones microclimáticas de las que dependen multitud de organismos que, por esta causa, son acorralla-

Alcornocal en El Aljibe

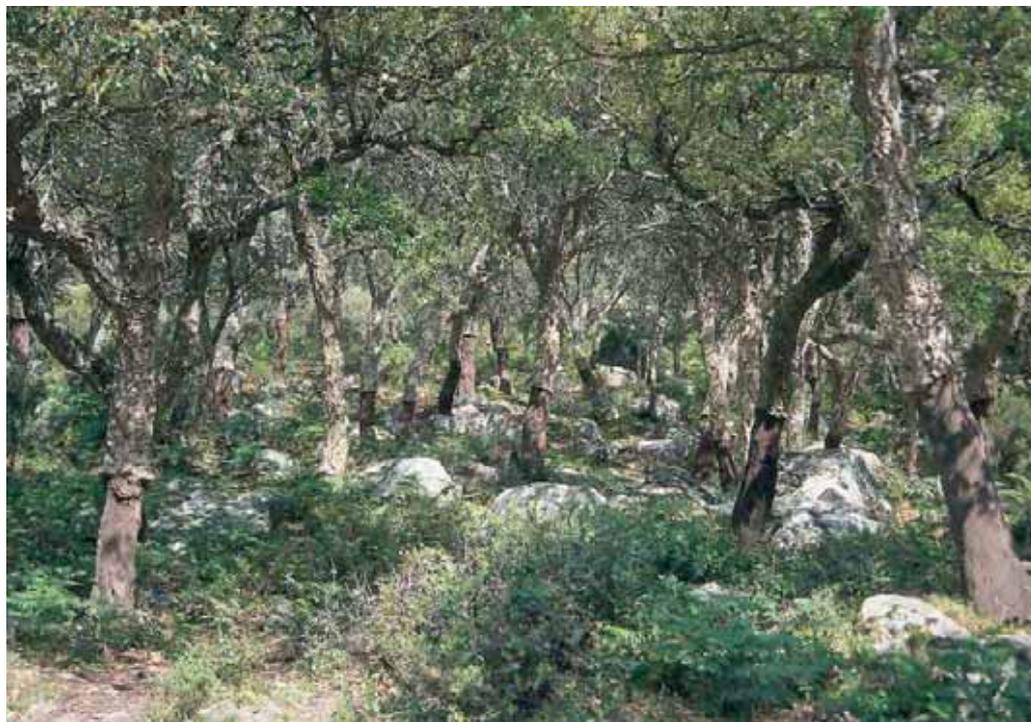
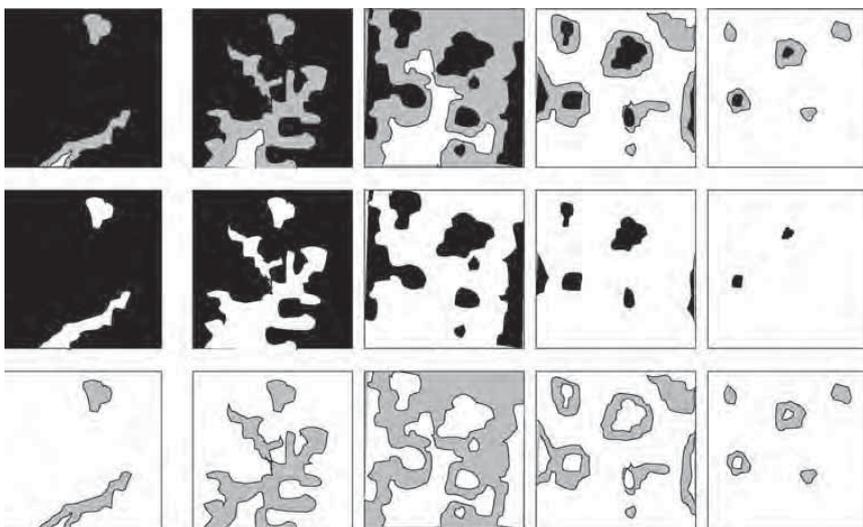


Figura 13.3.

Evolución de un paisaje en el que el bosque (negro) va siendo sustituido por pastizales (gris) y terrenos labrados (blanco). Las dos bandas inferiores representan, por separado, la evolución del bosque y del pastizal. En situaciones intermedias, la diversidad paisajística puede favorecer un aumento de la biodiversidad pero, si progresa la roturación del territorio, los hábitat en retroceso terminan configurando fragmentos cada vez más pequeños y aislados.



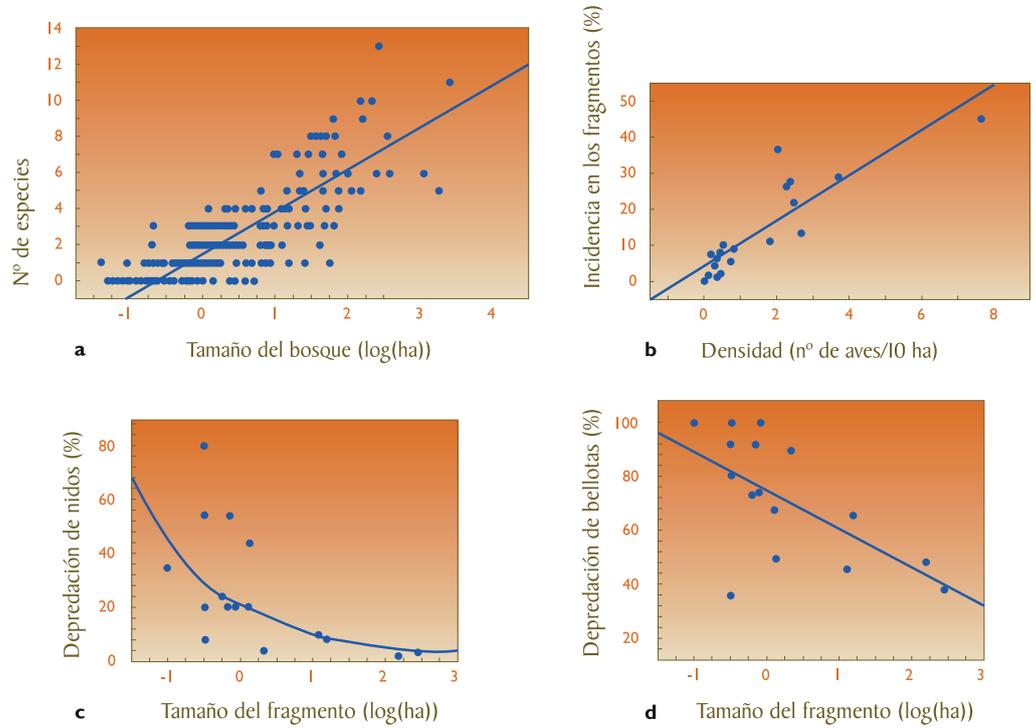
dos en los sectores más internos y homeostáticos hasta que, por causa de la progresiva reducción superficial de los fragmentos, también sucumben. Pero el efecto de borde suele venir también ligado al impacto de ciertos organismos procedentes del medio en expansión, o del propio ecotono forestal, que pueden usar los fragmentos como fuente de alimentos. Se dan así situaciones a veces insostenibles para las pequeñas poblaciones de organismos acantonados en los fragmentos. Son conocidos los problemas de las aves fores-

tales que pierden sus puestas ante la eficaz acción de los depredadores procedentes de los campos circundantes (Figura 13.4c); o el negativo efecto de ciertos consumidores de frutos y semillas que anulan el esfuerzo reproductivo de las poblaciones de plantas acantonadas en los fragmentos (Figura 13.4d). La acción humana directa suele ser también muy perjudicial para ciertos organismos que pueden ser capturados o recolectados más fácilmente cuanto más cerca estén de la periferia del fragmento. Hay que recordar, además, el abrumador efecto del ganado, capaz de explotar de forma intensiva - y frecuentemente selectiva- estos restos forestales. Su efecto sobre la cubierta vegetal puede ser atroz ya que - gracias al aporte complementario de alimento o a una rotación en el uso de los fragmentos- el hombre les libera de una regulación numérica impuesta por su propia sobre-explotación de estos recursos.

Todas estas modificaciones del bosque tienen efectos acumulativos y establecen sinergias destructivas que terminan por colapsar la estructura y el funcionamiento de sus procesos ecológicos. La progresiva desaparición de las especies elimina a los protagonistas de las interacciones ecológicas o dificulta su funcionamiento: escasean ciertos depredadores, con lo que algunas presas se convierten en plaga; desaparecen ciertos

Figura 13.4

Consecuencias para las aves de la fragmentación del monte mediterráneo. A. Reducción del número de especies de aves forestales al reducirse el tamaño de los fragmentos; B. Relación entre la densidad de las diferentes especies presentes en A y el porcentaje de los fragmentos ocupados por cada una; C. Aumento de la depredación de los nidos de aves al reducirse el tamaño de los fragmentos; D. Aumento de la depredación de las bellotas de encina (*Quercus ilex*) al disminuir el tamaño de los fragmentos.

**Figura 13.5**

Los enclaves más húmedos de las sierras andaluzas son el último baluarte meridional de muchas especies de organismos forestales que hoy se extienden por el centro y norte de Europa. Los alcornoques y quejigales de la Sierra de Ojén (en la foto), en el Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz), son un buen ejemplo de este tipo de bosques. Allí se asienta, por ejemplo, la población de corzos (*Capreolus capreolus*) más meridional de Europa.

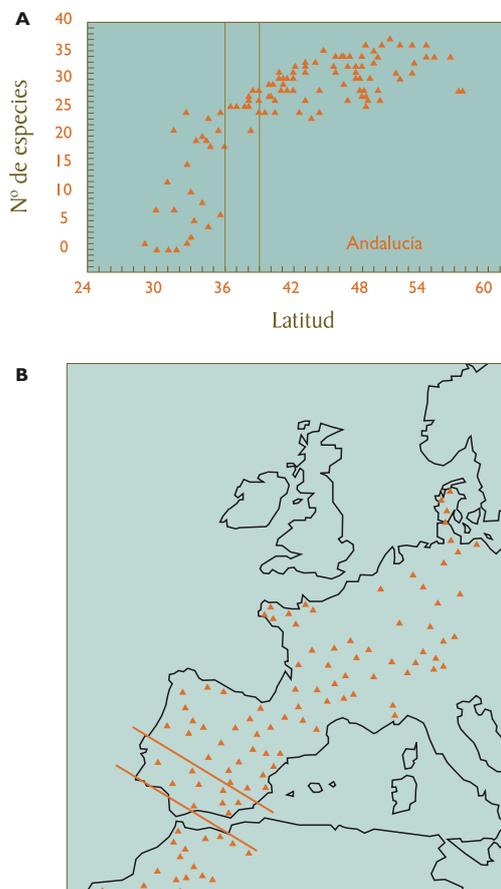
polinizadores, con lo que colapsan las poblaciones de ciertas plantas; se dificulta la dispersión endozoócora de semillas al perderse en los terrenos yermos que los separan o desaparecer sus dispersantes. Los retazos forestales terminan siendo los restos de un bosque sólo representado por las formas más resistentes o

longevas que, como es el caso de ciertos árboles, pueden sobrevivir durante décadas en estas condiciones. De esta forma, el bosque va siendo sustituido por una abigarrada variedad de formaciones vegetales de estructura diversa, donde conviven ciertas especies forestales con otras adaptadas a los ambientes más abiertos o degradados. Por esta vía, se abren paso nuevas comunidades donde se tejen nuevas interacciones. De hecho, se puede producir un aumento de la biodiversidad en situaciones intermedias de este proceso cuando la incipiente pérdida de especies forestales es superada por la incorporación de nuevos organismos (Figura 13.3). Por eso, el efecto de borde, que hasta aquí se ha relacionado con la desaparición de las especies o procesos forestales más sensibles, suele aumentar la biodiversidad a escala local o regional. Hay que recalcar, sin embargo, que si el proceso de fragmentación y deterioro ambiental persiste, estas nuevas comunidades sufrirán un idéntico proceso destructivo (Figura 13.3). Hay numerosas reseñas históricas que evidencian la existencia de grandes bosques en áreas del Mediterráneo y Oriente Medio que, tras las glorias y excesos de sus civilizaciones agrícolas, se han convertido en desiertos.



Figura 13.6

Evolución del número de especies de aves forestales en el Paleártico occidental. A. Distribución de las estaciones donde se ha cuantificado el número de especies. Las dos líneas indican la situación latitudinal aproximada de Andalucía; B. Distribución latitudinal del número de especies de aves forestales en el gradiente latitudinal analizado.



El monte mediterráneo en Andalucía: balance entre dos mundos

Según los análisis paleopolínicos y el estudio de los retazos forestales que han llegado hasta nuestros días, el paisaje forestal andaluz estaba dominado, antes de la expansión de la agricultura, por bosques de variada composición y estructura entre los que no debieron faltar áreas deforestadas más o menos extensas. De modo esquemático, podría decirse que la organización del monte oscilaba entre los bosques densos y cerrados, dominados por frondosas y alguna conífera higrófila, y los bosques abiertos, de menor cobertura, ocupados por las coníferas más xerófilas. Estos últimos, incapaces de crear un ambiente lo suficientemente umbrío, coexistieron con organismos típicos de ambientes más abiertos o deforestados. Es de suponer, en cualquier caso, que el estrés hídrico estival – marcado desde finales del Pleistoceno por el avance del clima mediterráneo- quedase parcialmente atenuado por los efectos protectores de un dosel arbóreo mucho más extenso que el actual. Y sobre este mosaico ambiental,

a caballo entre lo umbrío y lo soleado, se expandieron el *ager* y el *saltus*.

Es probable que, como se ha comentado en el apartado anterior, las secuelas de la fragmentación forestal modificaran drásticamente la capacidad homeostática del bosque, garante de unas condiciones umbrías y húmedas, en beneficio de los organismos preadaptados al sol y a la sequía. Por eso, hay quien piensa que la temprana y persistente intervención humana sobre el arbolado tuvo unas consecuencias drásticas sobre el propio clima regional, acrecentando su xericidad. Puede especularse, entonces, que las implicaciones de estos cambios sobre la biodiversidad fueron enormes. Por un lado, tuvo que producirse una retracción de los organismos forestales más exigentes, auténticos perdedores de este proceso de cambio ambiental. Por otro, el hombre se erigió en un importante agente ecológico que, con su persistente intervención sobre la vegetación, fue modelando las características del actual monte mediterráneo.

Interés de los organismos forestales

La retracción del bosque más umbrío tuvo que producir el acantonamiento de los organismos forestales más sensibles en aquellos sectores donde el estrés hídrico fuera menor. Una excelente muestra de estos bosques perdura todavía en los sectores más húmedos y abruptos de Andalucía donde – junto a organismos forestales endémicos de esta zona del Mediterráneo- sobreviven representantes de una maltratada flora y fauna forestal europea ausente o rara en los sectores más secos del Mediterráneo. Hoy se sabe que muchos organismos forestales centroeuropeos proceden de estos refugios forestales de la mitad meridional ibérica, desde donde se expandieron al retirarse las glaciaciones y desplazarse hacia el norte el óptimo ecológico del arbolado paleártico. Por causa de este cambio climático, los bosques más desarrollados y húmedos de Andalucía se han convertido – junto con otras formaciones similares que aún perduran en el Norte de África- en los últimos bastiones meridionales de un mundo en retirada (Figura 13.5). Y los organismos forestales, sumidos en este proceso de fragmentación a gran escala, han ido desapareciendo hacia el sur a medida que se reducía la superficie y aumenta el aislamiento de estos enclaves boscosos. Este efecto se ilustra en la Figura 13.5 para el caso de las aves forestales.

Muchas de estas especies forestales presentan prósperas poblaciones en Centro-Europa por lo que sus efec-

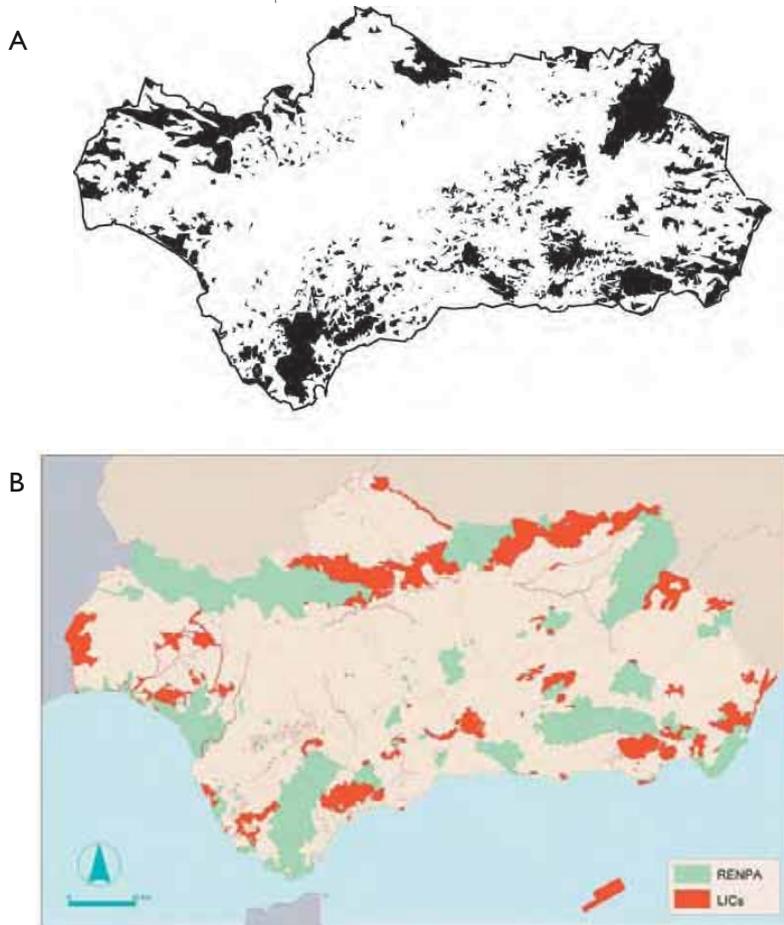


Figura 13.7

A. Hábitats naturales catalogados según la “Directiva de Hábitats” de la Unión Europea. B. En verde, Red de Espacios Naturales Protegidos en Andalucía (RENPA), y en rojo “Lugares de Interés Comunitario” (LICs) propuestos a incorporar a la RENPA

tivos mediterráneos son vistos – a diferencia de lo que ocurre con los endemismos mediterráneos – como meros restos marginales de un mundo a punto de desaparecer por el empuje de la sequía. Sin embargo, ha de perseverarse en su protección dada su condición de perdedoras de un proceso de cambio acelerado por el hombre. Además, su supervivencia está ligada a la de unos enclaves forestales bien conservados que presentan, entre otros, el ya aludido mérito de haber sido los refugios pleistocenos de multitud de organismos durante las glaciaciones. Finalmente, y por causa de esta historia de aislamientos, es previsible que muchas de estas pequeñas poblaciones presenten rasgos biológicos, morfológicos y genéticos peculiares que las hagan acreedoras de un esfuerzo conservacionista específico. Afortunadamente, buena parte de estas masas de bosque húmedo están hoy protegidas por la Red de Espacios Naturales de Andalucía (Figura 13.7), donde destaca el esfuerzo aplicado a la conservación de las formaciones más endémicas que, como el pinsapar

(*Abies pinsapo*) y el quejigar andaluz (*Quercus canariensis*), cuentan con más del 90% de su superficie bajo este régimen de gestión.

El hombre como agente ecológico

Los bosques dedican buena parte de su producción primaria a generar madera, un producto interesante desde muchas perspectivas, pero difícilmente asimilable por el hombre y sus ganados. Por eso se viene modificando el bosque a lo largo de la historia, transformándolo en un sistema productivo más simple cuya producción primaria se canaliza hacia las plantas productoras de semillas o frutos digeribles por el hombre, o hacia los pastos asequibles para sus ganados. Sin embargo, estas comunidades vegetales simplificadas no son entidades estables sino que experimentan cambios constantes en su composición y estructura que, si se adopta una escala temporal adecuada y no media la intervención humana, tienden a regenerar el bosque. Tras una tala, roza o incendio, la vegetación leñosa tiende a recuperarse acorralando esos retazos de alta rentabilidad trófica. Por eso, pese a suponer la recuperación de una parte del espacio forestal perdido, el abandono del monte puede tener unas consecuencias nefastas para la conservación de la biodiversidad. Por un lado, el abandono de los claros disminuirá buena parte de la biomasa vegetal accesible a los consumidores primarios, beneficiarios indirectos de este manejo del monte, poniéndose en peligro las interacciones responsables del mantenimiento de muchos otros organismos (pensemos, por ejemplo, en la relación entre el pasto, los conejos y los lince o las águilas imperiales de Doñana). Por otro, porque en muchos casos se habrán perdido las condiciones (suelos) u organismos (ahora extinguidos) con los que restablecer el bosque primitivo. El abandono del monte propicia entonces la recuperación de un bosque empobrecido, dominado por una limitada cohorte de plantas preadaptadas a la rápida recolonización de estos ambientes alterados. Se pierde así el mosaico ambiental resultante de la combinación de diferentes intensidades de manejo, típico del monte mediterráneo y base de su elevada biodiversidad.

Retos actuales

El monte mediterráneo se enfrenta hoy a los problemas de siempre, aunque acelerados por la creciente capacidad tecnológica del hombre para propiciar rápidas modificaciones ambientales. En las últimas décadas, Andalucía, al igual que el resto de España, ha sufrido

Fragmentación por cambios de uso del monte en la costa de Trafalgar, Cádiz: 1956 (izquierda) y 1984 (derecha).



profundos cambios socioeconómicos que han afectado a la organización de su territorio. El siempre codiciado *ager* ha revalorizado su papel en una región donde las condiciones climáticas propician el cultivo de productos solicitados por el resto de Europa. Y de la mano de esta demanda, se ha intensificado el uso agrícola del territorio, crecientemente cubierto de infraestructuras relacionadas con esta próspera actividad. El sector servicios se ha desarrollado considerablemente de la mano del crecimiento de las ciudades y del desarrollo urbano de los enclaves turísticos. Esto ha ido acompañado de un incremento de infraestructuras (vías, carreteras, tendidos eléctricos o de comunicaciones) que seccionan el terreno creando situaciones de riesgo difícilmente superables para muchos organismos en dispersión. Todos estos cambios han acentuado el aislamiento de los fragmentos de monte mediterráneo y de otros hábitats no agrícolas (Figura 13.7a), especialmente el de aquellos retazos supervivientes en las costas y vegas. Las consecuencias de este endurecimiento de la matriz agrícola y urbana han de ser, previsiblemente, nefastas para la conservación de muchos organismos que ven impedidos sus movimientos dispersivos y/o la recolonización de aquellos montes donde desaparecieron. Es de reseñar que los efectos de esta fragmentación no quedan paliados por la amplia red de espacios desarrollada en Andalucía, al ser éstos

meros calcos de la distribución dispersa y fragmentada de los retazos de hábitat supervivientes (Figura 13.7b). Por lo que concierne a la gestión del monte, los problemas oscilan entre la sobre-explotación y el abandono. En ciertas zonas, el monte se deteriora por los efectos de una excesiva carga ganadera o cinegética (constituida por grandes ungulados como ciervos o gamos), mientras que en otros lugares se pierden pastos y se cierra y embastece el monte con sus secuelas de pérdida de biodiversidad. Pese a una buena legislación conservacionista, una creciente sensibilidad pública y una extensa red de espacios protegidos, se asiste hoy al paradójico declive de dos grandes animales endémicos y emblemáticos del monte mediterráneo ibérico (el linco *Lynx pardina* y el aguila imperial *Aquila adalberti*). ¿Son casos aislados, producto ambos de un problema puntual, o son la punta del iceberg de un cambio más amplio y complejo que también está arrastrando a otros organismos y procesos menos espectaculares o conocidos?

Perspectivas futuras: conocer para conservar

No hay forma de responder a la pregunta arriba enunciada sin ahondar en el conocimiento de lo que ocurre en el monte. Es decir, sin comprender el funcionamiento de la compleja trama de organismos e interacciones que tejen la biodiversidad de este medio. Esto

Laguna y urbanización de El Portil, Huelva.

implica profundizar en el seguimiento de la evolución de los organismos y procesos ligados a las diferentes etapas seriales del monte mediterráneo, con dedicación especial a los más raros y singulares (recordemos que Andalucía es una zona muy rica en endemismos y la última frontera de muchas especies forestales). Este seguimiento es esencial para prevenir con tiempo los problemas de conservación que, habiéndose larvado durante años, pueden saltar a nuestra vista cuando apenas queda tiempo para diagnosticarlos y remediarlos. En segundo lugar, se han de analizar experimentalmente las hipotéticas interacciones entre la biodiversidad y el manejo del monte, con el objeto de ilustrar sus relaciones y determinar, por esta vía, las mejores estrategias de gestión de los organismos y procesos en declive. Y, en tercer lugar, no ha de olvidarse la necesidad de abordar este diagnóstico a la escala espacial adecuada para comprender cabalmente la intensidad y alcance de muchos procesos deletéreos para la conservación de la biodiversidad. Es vital, por ejemplo, evaluar el efecto del tamaño y aislamiento de los retazos de monte mediterráneo —y el de las



reservas que les protegen— sobre la supervivencia de los organismos o la funcionalidad de los sistemas ecológicos que albergan. Todo esto requiere, obviamente, asumir que la conservación de la biodiversidad es algo importante y que, por ello, se ha de incorporar de forma explícita a los planes de ordenación del territorio, gestión del monte y diseño de la política agraria. Después de todo, y como desde hace siglos, la mano del hombre ha de seguir trazando el destino de la naturaleza andaluza.

Reducción del monte litoral original en la Costa de Huelva por cultivos de fresas e infraestructuras portuarias.



Cuadro 13.1

Influencias de la humanización sobre el monte mediterráneo

Baltasar Cabezudo Artero y Andrés V. Pérez Latorre

Las comunidades vegetales se ven sometidas a cambios en su estructura y composición como respuesta a las modificaciones ambientales que constantemente se producen en los ecosistemas naturales. Desde la aparición de la vida vegetal sobre la tierra, estos cambios se han debido fundamentalmente a modificaciones climáticas periódicas, catástrofes naturales o competencia entre especies. La respuesta de los vegetales a estos impactos varía en función de la fuerza del impacto, de la duración del mismo y del periodo de tiempo en el que un cambio tarda en manifestarse en la planta. En unos casos la respuesta es la desaparición natural de especies, en otros es la evolución a especies o variedades más resistentes, y en otros casos la migración a nuevos territorios con condiciones apropiadas.

Desde los albores de la humanidad el hombre ha utilizado los recursos del bosque (madera, caza, frutos, etc.) para su subsistencia. En los primeros tiempos esta utilización afectó poco a los bosques primarios. La presión se modificó por una serie de cambios en las poblaciones humanas, como el paso de una cultura de nomadeo (recolector–cazador) a otra sedentaria (agricultor–ganadero), el progresivo aumento de la población, y la presencia de núcleos urbanos cada vez más agresivos con el entorno productor de recursos. Lo que hoy día consideramos como vegetación natural no es más que el resultado de la humanización del territorio andaluz en los últimos 8.000 años. Esta humanización secular se puede resumir en tres instrumentos que han transformado el paisaje andaluz: el hacha (madera), el azadón (agricultura) y la honda (ganadería). En función de la bondad climática de cada uno de los territorios afectados por un proceso de degradación temporal, los procesos de recuperación de la vegetación serán más o menos complicados. El clima actual de Andalucía hace que dichos procesos de recuperación sean lentos y problemáticos, por lo que determinadas afecciones, no muy graves aparentemente, causan una pérdida irreparable por falta de condiciones adecuadas para la recuperación (sobre todo en comunidades relictas). Los paisajes actuales no han sido siempre así. Estudios históricos y paleobotánicos nos demuestran que hasta los más degradados actualmente mantuvieron en otras épocas formaciones boscosas (incluso en las zonas semiáridas de Andalucía oriental) parecidas a las que aún podemos ver en zonas relativamente poco degradadas.

Los principales factores de cambio relacionados con la humanización del territorio y las prácticas inadecuadas de explotación de los recursos son los siguientes:

Pastoreo

Cuando la caza no fue ya suficiente para la alimentación humana, se inició un proceso de selección y cría de ganado en montanera que motivó que Andalucía albergara varios millones de cabezas de ganado. Su presión directa e indirecta sobre la vegetación fue brutal. Los resultados del sobrepastoreo fueron la transformación de bosques y matorrales en zonas esteparias o sabanoides, la selección de especies resistentes, la falta de regeneración y multiplicación, el pisoteo y erosión del suelo, y el aclareo (fuego) para aumentar los pastos. En la

actualidad este tipo de impacto es menos acusado por el aumento de la estabulación del ganado y, sobre todo, por el control de la carga ganadera sobre el monte, aplicado en determinadas zonas.

Selección de especies

La humanización de Andalucía ha favorecido a determinadas especies vegetales, bien por introducción de alóctonas (eucaliptos) o favoreciendo a aquellas autóctonas (aulagas, esparto) más resistentes al fuego, pastoreo o agricultura. Esta selección ha motivado cambios importantes en la estructura de la vegetación. Muchas de estas especies son consideradas como invasoras, ya que al tener una mayor capacidad de competencia eliminan o desplazan a las autóctonas. Los mecanismos de introducción son muy variados,

pero predominan los relacionados con la agricultura, repoblaciones forestales y jardinería. Las necesidades madereras motivaron una política de repoblaciones que implicó la utilización de numerosas especies alóctonas y autóctonas (pinos), en detrimento de frondosas (encinas, alcornoques) y de los matorrales del sureste árido andaluz. Estas repoblaciones se hicieron muchas veces aplicando prácticas inadecuadas, con los consiguientes problemas de erosión.

Agricultura

Las necesidades alimenticias, en un primer momento, y el comercio de productos vegetales en la actualidad, han demandado grandes extensiones de terreno agrícola. Estas actividades conllevan la eliminación de la vegetación natural, una utilización inapropiada

del agua, una sobreexplotación edáfica con pérdida de nutrientes, y la utilización de pesticidas y abonos que contaminan suelos y acuíferos. El aprovechamiento de terrenos inapropiados (laderas con fuertes pendientes), la utilización de bordes de ríos, los desmontes, las modificaciones de cursos de agua, zonas húmedas desecadas, etc., producen problemas de pérdida de suelo, desplome de márgenes de ríos, colmatación de cursos bajos de cuencas y marismas, y desecación y transformación de humedales. La utilización de productos fitosanitarios está eliminando tanto elementos de la fauna, imprescindibles para procesos como la polinización y dispersión de frutos y semillas, como de la flora arvense. En la actualidad tenemos que destacar el impacto que está teniendo la agricultura bajo

plástico en el sureste andaluz, produciendo una grave pérdida de comunidades y especies exclusivas de ese territorio, un deterioro paisajístico, y sobreexplotación y contaminación de acuíferos.

Fuego

Gran parte de las especies del Monte Mediterráneo presentan mecanismos de adaptación al fuego, pero la regeneración natural termina agotándose ante la recurrencia generalizada de incendios. Entre las causas históricas y actuales de los fuegos destacamos las guerras (tierra quemada), creación de pastos, obtención de madera barata, carboneo, cambios de uso del suelo (urbanismo), prácticas agrícolas inadecuadas (quema de rastrojos), y uso para la eliminación de “alimañas”.



Urbanismo en pinares
litorales (Roche, Cádiz)

Industria

Los procesos industriales han motivado cambios en la vegetación, tanto por una utilización abusiva del recurso vegetal como por su incidencia en las condiciones de los ecosistemas o por los procesos contaminantes que producen. La minería y canteras no sólo eliminan la cubierta vegetal, sino que producen graves procesos de contaminación edáfica y del agua superficial y subterránea, dificultando su regeneración a corto plazo, así como cambios profundos en el paisaje. Los polos de desarrollo producen problemas de contaminación atmosférica (lluvias ácidas). La utilización tradicional de madera como combustible (ferrerías, obtención de cal y vidrio) ha deforestado gran parte de nuestras sierras. Las industrias eólicas pueden causar problemas de erosión, pérdida de biodiversidad y de calidad paisajística.

Obras públicas y urbanismo

La demanda en obras públicas y el desarrollo urbanístico están produciendo en la actualidad importantes efectos negativos sobre la diversidad y cubierta vegetal. Entre los impactos causados destacamos los desmontes, introducción de especies, contaminación, residuos, fragmentación del territorio, incendios, accesibilidad a zonas sensibles y aislamiento de poblaciones. Uno de los problemas más acuciantes es la demanda hídrica, real o ficticia, que se traduce en obras que transforman los cauces, anegan territorios, modifican la capa freática, causan pérdidas del caudal ecológico y modifican los usos del suelo.

Explotación de los recursos naturales

La falta de regulación en la utilización de recursos de origen vegetal y geológico, combinado con técnicas inadecuadas de explotación, ha determinado la pérdida de especies y comunidades vegetales por disminu-

ción en su tasa de renovación o por desaparición del suelo. Entre estos recursos destacamos las especies medicinales, las aromáticas, las utilizadas para carbón vegetal, o la utilización como alimento de determinadas especies silvestres vegetales. Las recolecciones científicas abusivas y el coleccionismo de especies endémicas o relicticas han hecho casi desaparecer a algunas de ellas.

Cambio climático

En la actualidad se están detectando variaciones en el régimen de precipitaciones y temperaturas achacables a cambios cíclicos, o bien al calentamiento global por contaminación atmosférica. El cambio está afectando al desarrollo y factor de competencia de especies vegetales, que se debilitan y son afectadas por enfermedades o plagas, lo que provocará a la larga cambios importantes en las comunidades vegetales. La rapidez en el cambio y la incapacidad de desplazamien-

to por parte de las comunidades vegetales hacen que estos problemas sean difícilmente solucionables.

Turismo

En los últimos años se está produciendo un proceso de potenciación del turismo que, por falta de planificación, origina directa o indirectamente problemas a la vegetación tales como ocupación urbanística de zonas sensibles (litoral y montañas), construcciones deportivas (puertos, pistas de esquí, campos de golf), fuerte demanda de recursos (agua, áridos, suelo) y presión de visitas en espacios naturales sensibles (pisoteo, vehículos, incendios, masificación).

Conclusiones

Las consecuencias globales de una inadecuada explotación de los recursos vegetales y un aumento en la humanización del territorio las podemos resumir en los siguientes aspectos: fragmentación del territorio y aislamiento de poblaciones y comunidades;

pérdida de biodiversidad y de variabilidad genética (poblaciones); pérdida de capacidad de recuperación por sobreexplotación, contaminación edáfica, atmosférica e hídrica; introducción de especies invasoras; erosión edáfica; problemas de desertificación por prácticas agrícolas inadecuadas y deterioro del paisaje. La solución puede pasar por un cambio de mentalidad en el desarrollo y la conservación, considerando a todo el territorio como "área de uso-conservación cautelares", y designar las zonas que se pueden industrializar, urbanizar o donde crear infraestructuras, introducir agricultura intensiva, etc. No podemos olvidar que, en muchos lugares de la geografía andaluza, la presencia del ser humano ha contribuido mediante prácticas tradicionales a la creación de paisajes actuales muy valiosos (Aracena, Valle del Genal, Las Alpujarras).

Cuadro 13.2

Suelos y erosión

Juan Puigdefábregas

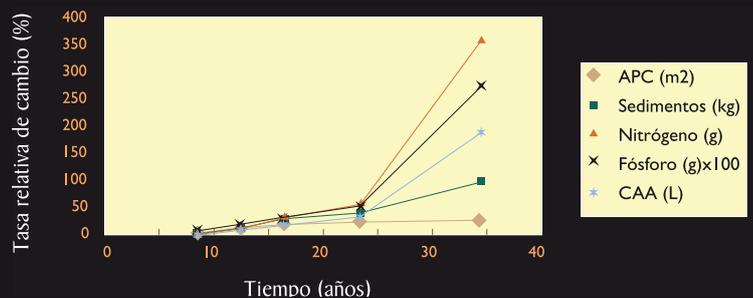
En el ámbito rural, la palabra 'monte' se refiere al espacio no ocupado por la agricultura, e incluye tanto la vegetación, como la fauna, el suelo, el relieve y la red de drenaje. Se trata pues de un tipo de 'paisaje', en la moderna acepción ecológica del término. Si exceptuamos el bosque cerrado ('selvas' en el norte de España), el monte es un territorio profundamente humanizado que ha sido modelado por la actividad del hombre durante siglos. Esta circunstancia, unida a las características del clima mediterráneo, condiciona su comportamiento frente a los agentes erosivos.



Figura 13.2.1. La vegetación favorece la heterogeneidad espacial del suelo: Nucleación y sus efectos

Refuerzo de la nucleación por retroacción positiva en *Retama sphaerocarpa*: Evolución de propiedades del suelo bajo la copa con la edad de las matas.

Los contenidos totales de nitrógeno, fósforo y la capacidad de almacenamiento de agua (CAA) aumentan más deprisa que el área proyectada de la copa (APC) y que la masa de sedimentos acumulados bajo la misma.



La capacidad del monte mediterráneo para generar heterogeneidad en el suelo favorece su resistencia a la erosión

En regiones como Andalucía, donde predomina la erosión hídrica, la energía de la lluvia que alcanza el suelo, *erosividad*, y su conversión en escorrentía superficial, ya sea difusa o encauzada (*arroyada*), son los principales factores que determinan los procesos de erosión y sedimentación. La transformación de la lluvia en escorrentía puede tener lugar por saturación del suelo, desde abajo, o por déficit de infiltración en la superficie. El primer mecanismo es más frecuente en zonas húmedas, donde existe un manto saturado en la base del suelo que puede alcanzar la superficie del mismo. El segundo opera en regiones áridas, donde las precipitaciones suelen ser

cortas pero de intensidad superior a la capacidad de infiltración de la superficie. La vegetación es uno de los principales factores dinámicos que controlan la infiltración y la escorrentía. Por eso, el monte, comparado con el territorio agrario, ofrece mayor protección al suelo, reduciendo de tres a veinte veces las tasas de erosión, según estudios recientes realizados en la región mediterránea. Consideraremos aquí las implicaciones de la vegetación en los dos principales mecanismos que controlan el proceso erosivo: en la génesis de precipitación efectiva y en la creación de heterogeneidad espacial en el suelo. Para ello, acudiremos preferentemente a investigaciones realizadas en Andalucía Oriental por los equipos de investigación de la Estación Experimental de Zonas Áridas (Consejo

Superior de Investigaciones Científicas).

La vegetación regula la formación de precipitación efectiva

El manto vegetal divide la lluvia en tres componentes: intercepción, transcolación y escorrentía cortical. Las dos últimas constituyen la precipitación neta o efectiva, única que alcanza el suelo e interviene en el proceso erosivo.

La *intercepción* comprende el agua que moja las copas y es devuelta a la atmósfera por evaporación. Su magnitud puede representar un tercio de la precipitación y depende de la capacidad de la biomasa vegetal para almacenar agua, de la resistencia aerodinámica que ofrece a la evaporación y de la capacidad evaporante de la atmósfera durante la precipitación. La *transcolación* es el flujo de agua que atraviesa las copas y

comprende el goteo de las copas y la lluvia que alcanza el suelo directamente a través de huecos del dosel vegetal (*transcolación libre*). Por último, la *escorrentía cortical* se refiere al agua que circula adherida a las ramas, troncos y tallos, para alcanzar el suelo en la base de la planta. Cuanto más agudos sean los ángulos de inserción de ramas y hojas, y más lisas sean las cortezas, mayor será la escorrentía cortical. Se ha demostrado que esta última permite infiltrar agua a cierta profundidad, siguiendo las discontinuidades producidas por las raíces principales, protegiéndola de la evaporación directa y facilitando su disponibilidad para las plantas en épocas secas.

La influencia del dosel de copas de árboles y arbustos sobre la partición de lluvia permite al monte

mediterráneo modificar la precipitación efectiva, su erosividad y su distribución espacial. Los climas mediterráneos se caracterizan por precipitaciones escasas, pero concentradas en aguaceros intensos, con gotas gruesas de gran poder erosivo. En tales condiciones, el manto vegetal de nuestros montes, situado a poca altura sobre el suelo, disminuye significativamente esa erosividad, al reducir las dimensiones de las gotas y su velocidad al impactar sobre el terreno. Por lo que respecta a la distribución espacial de la precipitación efectiva, disponemos de datos correspondientes a *Anthyllis cytisoides* (albaida) y *Retama sphaerocarpa* (retama), dos arbustos comunes en el monte del sureste de Andalucía. El primero forma matas de 1 m de altura, con raíces de



Figura. 13.2.2. El sistema hidrológico mata-calva en espartales (*Stipa tenacissima*)

Efecto de la exclusión de la escorrentía de las calvas sobre las matas sobre el crecimiento foliar (cm. tallo-1. año-1)

Control	23+/-4
Escorrentía excluida	10+/-3

profundidad moderada (1-3 m). Sus hojas se disponen en capa densa, formando una especie de cáscara en la periferia de la copa. La retama puede alcanzar los 3-4 m de altura, su copa es ligera, con abundantes huecos, y se han detectado raíces funcionales a 30 m de profundidad. Con una lluvia media anual de 250 mm, la precipitación neta bajo las copas de albaída y de retama es de 150 mm y 222 mm, respectivamente. La escorrentía cortical, por su parte, es de 50 mm y 17 mm, en cada caso, lo que representa entre el 20% y el 7% de la lluvia. Si bien la interceptación de la albaída es más elevada, gracias a su mayor volumen de escorrentía cortical, es capaz de almacenar más agua al pie de la planta.

La vegetación favorece la formación de heterogeneidad espacial en el suelo

En clima semiárido, como el que predomina en buena parte de Andalucía, la disponibilidad de agua limita la densidad de la vegetación. Son por ello frecuentes las formaciones vegetales abiertas, donde las matas alternan con calvas de

suelo desnudo. Las matas o agregados vegetales constituyen núcleos activos, cuyo suelo tiende a diferenciarse, aumentando su fertilidad a expensas de las áreas desnudas circundantes (Figura 13.2.1), lo cual permite aumentar su tasa de crecimiento (Figura 13.2.2). Concentran agua por escorrentía cortical e interceptación lateral de la arroyada, acumulan nutrientes y sedimentos depositados en las copas por el viento o arrastrados por la misma arroyada, y gozan de mayor aporte de materia orgánica, en forma de restos vegetales. Entre sus componentes leñosos y herbáceos son frecuentes las relaciones de facilitación mutua, como sucede en el caso de la retama. La asociación entre este arbusto y distintas especies herbáceas contribuye a mejorar las condiciones de crecimiento y de funcionamiento de las hojas de ambos participantes. Como consecuencia de todas estas relaciones, matas y calvas no son entidades independientes, sino complementarias y conectadas por la escorrentía

superficial. Las calvas, debido a su menor capacidad de infiltración, constituyen fuentes de agua y de sedimentos para las matas adyacentes. Por consiguiente, las dimensiones relativas de ambos tipos de áreas se mantienen en valores consistentes con la producción de escorrentía en suelo desnudo y con la capacidad de interceptación de agua y sedimentos por parte de las matas.

Mosaicos espaciales y sus consecuencias

Los efectos de los mosaicos espaciales, creados por la vegetación tal y como se ha resumido en la sección anterior, están en la vanguardia de la investigación actual sobre erosión. Debe tenerse en cuenta que durante un aguacero, la precipitación presenta importantes variaciones de intensidad. En consecuencia, cuanto mayor sea su duración, más frecuentes serán las oportunidades de infiltración, por vaciado de la capa superficial del suelo durante el evento lluvioso. Por otra parte, si el suelo es heterogéneo, cuanto más

extensa sea el área considerada, mayor será la probabilidad de encontrar sumideros con alta capacidad de infiltración. Es decir, cuanto mayores sean tanto la duración de la precipitación como la superficie considerada, menor será la proporción de lluvia que se convierte en escorrentía y menor el arrastre de sedimentos. Por otra parte, los efectos de la heterogeneidad espacial están modulados dinámicamente por las características de su estructura, que actúa en combinación con la pendiente, como se ilustra en detalle en la Figura 13.2.3. En terreno llano, donde no existen direcciones preferentes respecto a la redistribución lateral de materiales, las matas suelen adoptar formas circulares y se distribuyen al azar. En ladera, por el contrario, los flujos están controlados por la dirección de máxima pendiente, lo que produce alteraciones en la forma de los agregados vegetales y en la estructura de su distribución espacial. Observaciones de campo y modelos de simulación

demuestran que cuando la magnitud de los flujos (representada como LS en la Figura 13.2.2) se mantiene entre dos umbrales de un intervalo de 'sintonía' con el crecimiento de las plantas, las formas individuales y los mosaicos espaciales adoptan estructuras bandeadas, perpendiculares a la dirección de la pendiente. Tal disposición tiende a minimizar los flujos de agua y de sedimentos a lo largo de las laderas, favoreciendo la utilización local de los mismos por la vegetación. Por encima del umbral superior, la estructura se rompe, y aparecen regueros y bandas paralelas al propio flujo, que eventualmente se convierten en cárcavas. Esta disposición favorece la arroyada y la erosión, e incrementa, en varios órdenes de magnitud, las distancias de redistribución espacial de agua y sedimentos. Por debajo del umbral inferior, las formas de las matas se mantienen circulares y su distribución, aleatoria. En tales condiciones, el alcance de la redistribución espacial de materiales es mínimo y no presenta direcciones preferentes.



Espartales en Sorbas, Almería.

La función del monte como reserva le hace vulnerable a la erosión

El hecho de que el monte ocupe una situación marginal respecto a la agricultura y a los núcleos de población humana ha tenido gran importancia en su trayectoria histórica. Además de fuente principal de pasto y de leña, ha constituido una reserva de tierra cultivable en épocas de mayor densidad demográfica, que podía dejarse de labrar al disminuir la población. De esta forma, el monte amortigua las tensiones económicas y demográficas de los sistemas agrarios circundantes, con frecuencia a costa de la degradación de sus suelos y vegetación. En términos globales, en los países mediterráneos de la Unión Europea, el territorio ocupado por el monte creció a una tasa media de unos 2000 km². año⁻¹ (0.4% anual)

durante el periodo 1961-98, debido a la despoblación de las zonas rurales menos favorables para la agricultura mercantil. Estos valores medios esconden importantes desviaciones locales. Por ejemplo, durante el periodo 1975-93 el monte en Andalucía registra un crecimiento de 200 km². año⁻¹ (0.9% anual). Sin embargo, en zonas con tipos de agricultura fuertemente expansivos, como olivar, hortofruticultura intensiva o ciertos cultivos industriales, la actividad agraria invade las zonas del monte más favorables para la agricultura. Este hecho se manifiesta en tasas de incremento de monte inferiores a la media o incluso negativas, en las provincias afectadas (Jaén 0.16%, Almería 0.41%, Málaga 0.64%, Cádiz - 0.35%).

A fin de examinar los efectos de las actividades humanas

sobre los suelos y el balance hídrico de los montes, consideraremos a continuación tres tipos de situaciones particularmente relevantes: la sobrecarga ganadera, la invasión por la agricultura y la deserción o retracción de la misma. Tanto la sobrecarga ganadera como la invasión de los montes por la agricultura conducen a una pérdida de heterogeneidad espacial del suelo y a la simplificación de las condiciones de su superficie. Las consecuencias son el aumento generalizado de la erodibilidad y el mayor alcance, tanto de la arroyada como de la erosión.

La sobrecarga ganadera en los montes

En la vida rural tradicional, el monte y las rastrojeras constituían las dos principales fuentes de pasto. Ambas se utilizaban de modo

complementario. Durante siglos, el pastoreo moldeó la estructura de la vegetación en los montes. A veces, su exceso causó daños importantes, lo que dio lugar a regulaciones hostiles por parte de las administraciones públicas, que podían llegar a decretar su exclusión. Esta actitud extrema se va suavizando recientemente, gracias en parte a la información suministrada por numerosas investigaciones que demuestran que cargas pastorales moderadas no reducen, e incluso estimulan, la productividad del pasto, mantienen niveles altos de diversidad biológica y reducen el riesgo de incendios. Sin embargo, en la mayoría de los países mediterráneos siguen existiendo factores exógenos que promueven el crecimiento de la ganadería por encima de la capacidad de carga de sus montes. Las

políticas agrarias comunitarias de la Unión Europea han venido subsidiando la ganadería lanar mediterránea. A consecuencia de ello, los ganaderos suelen mantener cabañas superiores a la capacidad de sus montes, las alimentan con concentrados, y los animales arruinan los pastos en busca de fibra. Las implicaciones hidrológicas y erosivas de la sobrecarga ganadera en los montes son la reducción de las cubiertas vegetales, la simplificación de su estructura espacial y la compactación, por pisoteo, de la capa superior del suelo. Todo ello conlleva un incremento de la arroyada y de la erosión del suelo. Ambos fenómenos han sido descritos en dehesas de la provincia de Cáceres, parecidas a las andaluzas de Sierra Morena. Son particularmente conspicuos después de largos periodos de sequía y suelen

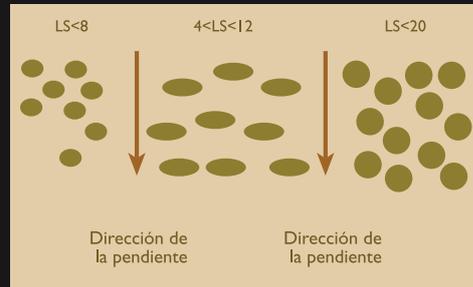


Figura 13.2.3. Control topográfico del patrón espacial del mosaico mata-calva en espartales (*Stipa tenacissima*)

El patrón se adapta dinámicamente al flujo de sedimentos, expresado en términos topográficos, mediante un factor LS que combina la longitud de la ladera con la pendiente

Flujos bajos ($LS < 6$): Patrones aleatorios

Flujos intermedios ($6 < LS < 16$): Bandeado perpendicular a la pendiente.

Flujos altos ($LS > 20$): Bandeado paralelo a la pendiente e inicio de regueros.

El mosaico mata-calva es capaz de retro-actuar sobre el flujo de sedimentos mediante estructuras espaciales que aumentan la resistencia

facilitar el inicio de cárcavas, sobre todo en las vaguadas, donde se concentra el ganado en busca de pasto.

Invasión de la agricultura en el monte

Los montes andaluces han experimentado, por lo menos, tres crisis importantes que han supuesto la penetración de la agricultura en su territorio. La primera, ocurre entre los siglos XVI y XVIII, por coincidencia de una fluctuación climática lluviosa y fría -la llamada Pequeña Edad Glacial- con desmontes generalizados, causados por la expansión cerealista en las Sierras Béticas (esta última asociada a la repoblación con gentes del interior peninsular). El impacto erosivo debió ser espectacular, como lo atestiguan las tasas de sedimentación registradas, entre los siglos XVII y XVIII, en los deltas de los ríos almerienses Adra ($17 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$) y Andarax ($80 \text{ mm} \cdot \text{año}^{-1}$), valores sólo comparables a los de cuencas hiperactivas en los Alpes o en los Andes. Más tarde, a principios del siglo XX, tuvo lugar un máximo de densidad demográfica en todo

el ámbito rural de la Europa mediterránea. A consecuencia de ello, el cultivo de cereales, sin suficientes medidas de protección del suelo, se expandió por las zonas marginales. Las trazas de erosión y acarcavamiento de tierra que se satisfacen a costa del monte. En la mayoría de nuestros montes.

Recientemente, la expansión de la hortofruticultura y de la arboricultura mediterránea (olivo y almendro), impulsadas por los mercados y políticas agrarias, generan demandas de tierra que se satisfacen a costa del monte. En el caso de la hortofruticultura, los impactos sobre la condición de los suelos y el buen funcionamiento de la red de drenaje son irreversibles. La ocupación de los montes supone la remodelación del terreno y la expansión de canteras para cubrir las necesidades de arena, como sustrato. A modo de ejemplo, la demanda de arena en la provincia de Almería se evalúa en $1 \text{ hm}^3 \cdot \text{año}^{-1}$.

La penetración del olivo y del almendro en los montes,

además de facilitar el acarcavamiento en zonas arcillosas o limosas de fuerte pendiente, favorece el aumento de la pedregosidad superficial y la erosión mecánica, por desplazamiento de suelo ladera abajo. Estudios realizados en la cuenca del río Guadalentín, entre Murcia y Almería, estiman este último efecto entre $20 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ y $90 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ lo que representa un orden de magnitud superior a los valores corrientes de erosión hídrica en zonas cubiertas de monte.

Consecuencias de la desertión de la agricultura marginal en el monte

Salvo cuando se ha alcanzado una extrema degradación del suelo, el abandono de la agricultura marginal conduce a una recuperación de la vegetación, de forma natural o estimulada mediante repoblación forestal o tratamientos de restauración ecológica. Estos cambios, cuando afectan al manto vegetal de regiones extensas, modifican los balances hidrológicos regionales, la erosión de los suelos y la frecuencia de incendios. Un

mayor recubrimiento vegetal incrementa la evapotranspiración y la infiltración. Las consecuencias son la reducción del drenaje total, constituido por la diferencia entre precipitación y evapotranspiración, y la disminución tanto de la arroyada como de los picos de avenida, siempre y cuando no se trate de aguaceros de excepcional intensidad. El abandono de la agricultura suele conducir a la disminución de las tasas de erosión, por efecto de la recuperación del manto vegetal. Esta regla presenta excepciones donde la actividad humana, a fin de mejorar la productividad agraria, estableció condiciones geomórficas inestables que sólo podían mantenerse con su propio trabajo. Así sucede, por ejemplo, con las terrazas en laderas y con las 'boqueras' o campos bordeando el curso de las ramblas. En las primeras, la desertión agraria suele asociarse a desprendimientos de terreno, y en las segundas a la erosión en túneles subsuperficiales que colapsan. En ambos casos, el resultado final es la formación de

cárcavas.

La recuperación de la densidad de vegetación en las zonas marginales del monte, debido al abandono de la agricultura y del pastoreo, favorecen la acumulación de material orgánico combustible y, en consecuencia, la frecuencia de incendios. Los resultados obtenidos en la zona mediterránea ibérica, particularmente en Valencia y en Murcia, muestran que los efectos del fuego sobre la erosión del suelo se manifiestan sobre todo en los primeros meses tras el incendio. Por ello, las consecuencias a largo plazo serán más agudas donde el fuego se repite muchas veces sobre los mismos lugares. El tratamiento de la desertión de la agricultura en el monte es un buen ejemplo de la inconveniencia de la aplicación generalizada de reglas simples. Los efectos de este fenómeno sobre la conservación del suelo y del agua pueden ser contrapuestos según las condiciones particulares del caso.

Cuadro 13.3

La Reserva Biológica de Doñana: un laboratorio abierto a la investigación científica del monte mediterráneo

Fernando Hiraldo

En 1963 José Antonio Valverde consigue, después de muchos esfuerzos ya contados y que no voy a repetir aquí, que la Estación Biológica de Doñana abra sus puertas como un centro público de investigación del Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Del mencionado instituto dependía la Reserva Biológica de Doñana, el primer espacio natural de una cierta superficie que en nuestro país se dedicaba por completo a posibilitar y potenciar la investigación científica de la naturaleza en su sentido más amplio. En Doñana, la importancia de una parte, las Marismas del Guadalquivir, ha oscurecido su faceta como un laboratorio único para abordar problemas relacionados con el monte mediterráneo. Para muchos Doñana es la marisma y sus aguas y el monte mediterráneo un añadido de escasa significación, pero esa percepción se ajusta poco a la realidad.



La «Coto Doñana Expedition» de 1957.

De izquierda a derecha, atrás: G. Shannon, J. A. Valverde, J. Ferguson-Less, Mauricio González, T. Miller, Ph. Hollom; delante: M. Nicholson, G. Mountfort, Lady Huxley, Lord Alanbrooke, Lady Alanbrooke, Sir Julian Huxley y Eric Hosking

La investigación del monte mediterráneo en Doñana

El Parque Nacional de Doñana, situado en torno a la desembocadura del Guadalquivir, tiene poco más de 50.000 ha, de las que algo más del 40% están cubiertas por monte mediterráneo. Si consideramos también la superficie de Parque Natural resulta que, de las poco más de 104.000 ha protegidas, más del 50% están cubiertas por esta vegetación en diferentes grados de humanización. El atractivo de estas decenas de miles de hectáreas que circundan a las marismas no ha pasado desapercibido a los científicos. De hecho, la mayoría de los proyectos de

investigación que se realizan en el conjunto de los espacios protegidos tienen que ver directa o indirectamente con el monte mediterráneo (Figura 13.3.1).

Las temáticas abordadas en los diferentes proyectos son muy diversas. En la Figura 13.3.1 las hemos agrupado en categorías, dependiendo de los objetivos principales que en ella se consideraban. Como se puede ver, las investigaciones realizadas en Doñana han contribuido significativamente al conocimiento del monte mediterráneo andaluz, abordando desde sus aspectos más básicos, como la taxonomía de las especies vegetales y animales que allí

viven, hasta las interacciones entre los diferentes seres vivos, y los mecanismos ecológicos y de comportamiento que usan para convivir y organizarse en poblaciones y comunidades.

Los difíciles y fructíferos inicios

La fundación de la Reserva Biológica no se puede separar de las primeras aportaciones de Valverde y, especialmente, de sus dos libros sobre Doñana (Figura 13.3.2). En el primero, aunque su título se refiere a los *Vertebrados de las Marismas del Guadalquivir*, se nos presentan por primera vez de una forma lúcida los hábitats del monte

mediterráneo y las especies de vertebrados que allí viven. Poco tiempo después, su segundo libro, *La Comunidad de Vertebrados*, un ejemplo de originalidad e imaginación, nos muestra una típica comunidad de vertebrados mediterráneos ibéricos altamente dependiente de una especie clave, el conejo. Estos dos libros pioneros abrieron el camino a los estudios posteriores sobre interacciones entre especies, y a los de autoecología y biología de conservación de predadores que se realizaron en Doñana y otros ecosistemas mediterráneos ibéricos. Su influencia no fue sólo directa; yo creo que

influyeron de forma decisiva despertando el interés de un buen número de investigadores jóvenes por hacerse preguntas más elaboradas que las que entonces se solían hacer en nuestro país. Sin duda, esto llevó a muchos a un difícil peregrinar en busca de bibliografía más general en la que situar sus nuevas inquietudes. Para mí, en estos estudios se sitúa el inicio en España de una explosión de la ecología terrestre, que utiliza como sujeto de estudio a los vertebrados del monte mediterráneo ibérico. Bien es verdad que las aportaciones más lúcidas que inician esta radiación se sitúan fuera de

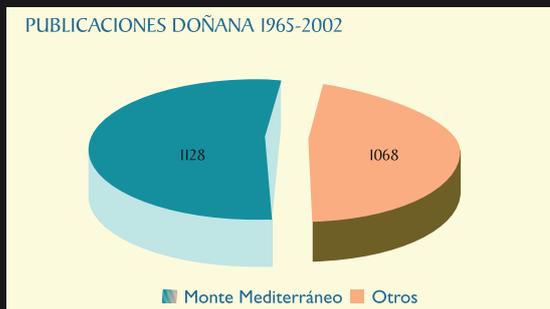
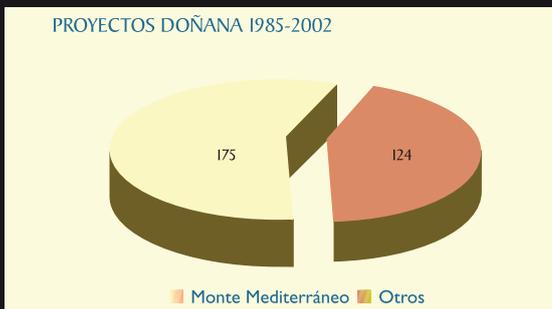


Figura 13.3.1. Proyectos de investigación y publicaciones científicas sobre distintos aspectos del monte mediterráneo del Parque Nacional de Doñana.

Doñana, buscando la mayor complejidad de las formaciones de quercíneas marínicas. La investigación de la vegetación del monte mediterráneo en Doñana no se puede comprender sin los estudios impulsados por González Bernáldez y su equipo a principio de los 70. Este grupo describe de forma cuantitativa las formaciones vegetales del monte y elabora el primer mapa ecológico de Doñana. Sus estudios nos permiten conocer que la vegetación mediterránea de Doñana está configurada en base a factores naturales y antrópicos. El monte mediterráneo se asienta sobre las arenas aportadas desde las playas. En base al factor

ambiental que ejerce la influencia dominante distinguen dos grandes unidades: "arenas estabilizadas" y "complejos dunares y peridunares". En el primero, la profundidad de la capa freática es el factor de control más importante que permite distinguir, cuantitativamente, hasta siete tipos de vegetación. En el segundo, es la movilidad del sustrato la que condiciona las diferencias de vegetación entre las "dunas" y los "corrales", que ocupan los espacios interdunares. Sin embargo, las formaciones vegetales antes mencionadas no se entenderían sin otra fuente de variación que se superpone a las anteriores: la acción antrópica que, con la introducción de pinos, talas,

roturación para cultivos de cereales, fuegos, ganado, etc., ha contribuido decisivamente a determinar la existencia y la madurez de una buena parte de las formaciones antes aludidas. Posteriormente este equipo continuaría con estudios ecológicos de interacciones entre plantas, autoecología, ecofisiología, acción del hombre, y un largo etcétera que situarían a Doñana como un espacio natural modélico para los estudios de ecología vegetal. Siendo las contribuciones científicas de este grupo importantes para el conocimiento de la vegetación mediterránea, para mí lo fueron mucho más como modernizadores de los estudios de la ecología en el

monte mediterráneo español. El uso que hicieron de métodos cuantitativos despertó el interés de muchos investigadores jóvenes por el conocimiento de métodos estadísticos potentes, y el interés por conocer otras formas de hacer ciencia en el campo de la naturaleza, distintas al uso predominante entonces en nuestro país. Este aldabonazo afectó tanto a los que usaban como sujetos de estudio a plantas o animales, como a los que pretendían hacer taxonomía, zoología o ecología. En pocas palabras, en el monte mediterráneo de Doñana se había fraguado de nuevo un avance de las ciencias de la naturaleza en España. El monte mediterráneo de Doñana fue también el

sustrato sobre el que Fernando Álvarez y un grupo de jóvenes universitarios por él dirigidos inició a mediados de los setenta los estudios de etología. Sus contribuciones científicas, como por ejemplo las relacionadas con el parasitismo de críalos y urracas, interacciones entre carroñeros, uso de señales de comunicación entre ungulados, etc., extendieron el conocimiento de Doñana como un laboratorio de estudio del monte mediterráneo. Sin duda que estos pioneros de comportamiento contribuyeron de forma decisiva a la espectacular radiación que luego tuvieron los estudios de ecología del comportamiento en España.



Pajarera en Doñana

Investigando en el monte mediterráneo de Doñana: de mirarse el ombligo a la enriquecedora mezcla de influencias

Quizás este título pueda parecer excesivo y poco adecuado para alguien que haya seguido menos de cerca que yo la investigación en Doñana. Sin embargo, creo que refleja bien la evolución de las investigaciones en este espacio en los últimos veinte años. Después de unos inicios difíciles, pero creativos y prometedores, la investigación en el monte mediterráneo de Doñana se adormece en la década de los ochenta, por un conjunto de causas que no voy a analizar aquí. No es que no se hiciera una investigación digna, que se hacía; no es que no hubiera una investigación de cierta calidad, que la había, incluso con algún hito destacado. Pero parecía como si la capacidad de innovar, que tan ligada había estado a las investigaciones del monte mediterráneo, se hubiera perdido. De hecho, y esto es fácil de comprobar ojeando la lista de publicaciones de los

científicos de Doñana (disponible en la Web en la dirección <http://www.ebd.csic.es/datos/listapub.htm>), la calidad de las investigaciones empieza a incrementarse a finales de los ochenta, siguiendo las líneas de biología de plantas e interacciones planta-animal con un enfoque más evolutivo, que años antes se habían desarrollado con enorme pujanza en la Estación Biológica de Roblelondo, en la Sierra de Cazorla. Los equipos de botánicos y ecólogos de las universidades andaluzas empezaron de nuevo a abrir caminos prometedores para la investigación del monte mediterráneo en Doñana. Los estudios ecológicos que utilizaban a los animales como modelos empiezan a incrementar su calidad con un cierto desfase sobre los grupos anteriores, explotando bien entrados los noventa. En este rebrote no se siguen, en la mayor parte de los casos, las líneas tradicionales de investigación con animales en Doñana; aunque los predadores son un sujeto

frecuente de estudio, es obvio que se está bebiendo de fuentes foráneas. La ecología del comportamiento, ecología de poblaciones y biología de la conservación, con otras muchas, empiezan a ser disciplinas con desarrollo pujante. ¿Qué hemos aprendido en estos últimos años?. Mucho y útil para la gestión, ya que las contribuciones de calidad han sido muy numerosas y, como suelen decir muchos científicos, sólo hay dos ciencias, la buena y la mala; la primera siempre es aplicable, la otra nunca. En lo que se refiere al estudio de la biodiversidad se ha incrementado notablemente el conocimiento de los seres vivos que habitan el monte mediterráneo, tanto mejorando el nivel de prospección, como descubriendo especies nuevas para la ciencia. Un caso singular es el de la hormiga *Cataglyphis floricola*, que, descrita como especie nueva en 1993, se alimenta mayoritariamente de pétalos de las flores del jaguarzo, un

comportamiento desconocido hasta hora en ambientes mediterráneos. Las hormigas, al mascar los pétalos obtienen, como de otros tejidos blandos, jugos que les aportan de forma rápida glucosa, agua y, probablemente, aminoácidos y proteínas. Se ha avanzado en el conocimiento de las estrategias reproductoras de plantas y animales, así como en la interacción de ambos grupos. Sería imposible resumir aquí las aportaciones realizadas en polinización y dispersión de semillas, así como otras relaciones de mutualismo entre plantas y animales. Especialmente interesante por su carácter general son los estudios sobre polinización del matorral mediterráneo. Entre otras cosas, estas investigaciones nos muestran que durante todo el año se producen flores y que, también durante todo el año, son visitadas por insectos. Unas y otros varían específicamente de una estación a otra. La decenas de especies de plantas que conforman el monte cuentan

con una alta y cambiante comunidad de insectos polinizadores, compuesta por cientos de taxones diferentes. No obstante, las plantas con mecanismos especializados de polinización son escasas y la mayoría de las que florecen en la misma época tienden a tener los mismos polinizadores. Los investigadores piensan que esta estrategia contribuye de forma decisiva a la supervivencia de estas plantas de matorral. Problemas relacionados con la ecología de poblaciones y comunidades se han abordado tanto en plantas como en animales. Dentro de este último grupo se ha trabajado sobre invertebrados y las diferentes clases de vertebrados, especialmente con animales de larga vida como tortugas, aves y mamíferos predadores. Las contribuciones obtenidas son relevantes en muchos campos, como las interacciones competitivas en un sentido amplio que incluiría la solución de este conflicto por predación del competidor;

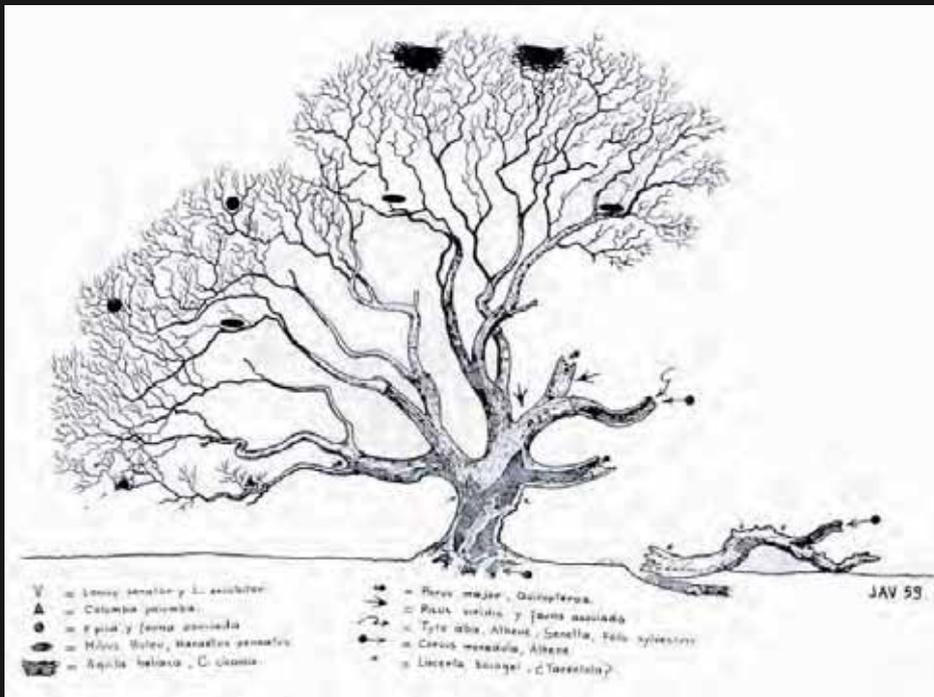


Figura 13.3.2. La publicación en 1967 de la obra de José Antonio Valverde, Estructura de una Comunidad de Vertebrados Terrestres, marcó un hito crucial en el conocimiento de Doñana y el complejo entramado de relaciones ecológicas que tienen lugar en sus comunidades animales. En la ilustración, portada del libro y uno de los dibujos originales del autor, representando esquemáticamente la distribución de los nidos de distintas especies de aves en un alcornoque.

dinámica de poblaciones; dispersión; y de nuevo un largo etcétera. Íntimamente conectadas con estas líneas de trabajo, y relacionadas entre ellas, están las de biología de conservación y genética de poblaciones. Esta última es quizás la menos desarrollada, pero al mismo tiempo una de las más prometedoras. Las contribuciones se han realizado tanto en plantas como en animales invertebrados y vertebrados. En general, se han abordado problemas relacionados con las características genéticas de las poblaciones y la pérdida de variabilidad en pequeñas poblaciones como es el caso del Lince Ibérico (*Lynx pardinus*) y el Águila Imperial Ibérica (*Aquila adalberti*). El siguiente apartado está dedicado a algunos aspectos colaterales de las investigaciones realizadas sobre esta última especie (véase también el Cuadro 6.2 en este mismo volumen).

Aplicabilidad y aplicación: el caso del Águila Imperial en Doñana

Una lectura, aunque sea rápida, de los artículos

científicos publicados sobre el Águila Imperial, muestra hasta que punto es difícil o tiene sentido separar, al menos cuando se trabaja en espacios y especies amenazadas, los estudios aplicados de aquellos que abordan problemas básicos de índole más general. Un caso para mí paradigmático, y que también ilustra el frecuente desencuentro entre científicos y técnicos, es el estudio sobre la productividad densodependiente del Águila Imperial en el monte de Doñana. Los investigadores, en base al seguimiento continuado durante 32 años del número de parejas y su productividad (número de juveniles producidos cada año), tratan de ver si existe una regulación densodependiente de la productividad (es decir, si la producción de juveniles se ve afectada negativamente por la densidad). Dentro de este marco examinan si los factores próximos que la determinan están relacionados con un incremento de los encuentros agonísticos entre individuos (hipótesis de la interferencia),

o por un aumento de la heterogeneidad. En este último caso, al crecer la población, se ocuparían territorios de diferentes calidades (hipótesis de la heterogeneidad del hábitat). Ambas hipótesis predicen un descenso de la productividad relacionado con el incremento de población. La diferencia es que, según la primera hipótesis, no sería de esperar relación entre la densidad y la varianza de la productividad, y en la segunda sí. También, según esta última, la productividad en los "buenos" territorios se mantendría constante, no variando con los cambios en el número de parejas. Los investigadores encontraron que al incrementarse el número de parejas la productividad descendía, la varianza aumentaba y, sin embargo, la productividad en los buenos territorios se mantenía constante. Estos y otros datos analizados le sugerían a los científicos que sus resultados eran compatibles con la hipótesis de heterogeneidad del hábitat y no con la de interferencia. Hasta aquí un buen trabajo de

ciencia básica donde se trata de testar unas hipótesis utilizando como sujeto de estudio al Águila Imperial. Sin embargo, estas investigaciones contienen también datos importantes desde el punto de vista de la conservación de la especie, porque identifica territorios de alta y baja calidad, siendo en ambos casos la productividad muy diferente. Desde un punto de vista de conservación parece la acción más adecuada proteger los territorios buenos donde la productividad es mayor. Sin embargo, también sugieren que las necesidades de actuación más urgentes deberían estar relacionadas con transformar, si es posible, los territorios malos en buenos. Es éste un dilema que corresponde solucionar al gestor después de un análisis detallado de la situación. No obstante, es probable que le facilitara mucho su toma de decisiones discutir con los investigadores sobre el "si es posible" al que antes nos referíamos. Además, los científicos seguramente tienen datos e ideas que no aparecen recogidos en sus

publicaciones científicas, siempre sucintas, y que son de su interés. Pues bien, la información obtenida gracias a las investigaciones a las que me acabo de referir nunca se ha aplicado en Doñana ni en ninguna otra zona mediterránea habitada por el Águila Imperial, poniendo de manifiesto un indeseable hiato entre la información científica, eminentemente aplicable, y su aplicación efectiva. Resumiendo yo diría que en Doñana se ha generado información importante para el conocimiento del monte mediterráneo, pero que queda mucho por hacer. El reto hacia el futuro es obvio: mejorar la calidad de las investigaciones. Para esto es necesario abrir aún más Doñana y conseguir que los fondos para trabajar estén abiertos al conjunto de la comunidad científica.

Apéndices





Bibliografía

Se recogen en este anexo un conjunto de referencias bibliográficas escogidas, organizadas por capítulos, donde el lector interesado puede encontrar más información sobre los diversos aspectos del monte mediterráneo andaluz tratados en este volumen. En la medida de lo posible, las referencias se han elegido de forma que sirvan para ampliar los temas tratados y para proporcionar una vía de entrada asequible a la literatura más técnica y especializada.

Capítulo I

Carrión, J. S. 2001. Dialectic with climatic interpretations of Late-Quaternary vegetation history in Mediterranean Spain. *Journal of Mediterranean Ecology* 2: 145-156.

Carrión, J. S. 2001. Condicionantes de la respuesta vegetal al cambio climático. Una perspectiva paleobiológica. *Acta Botanica Malacitana* 26: 157-176.

Carrión, J. S., A. Andrade, K. D. Bennett, M. Munuera y C. Navarro. 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene pollen sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635-653.

Carrión, J. S., M. Munuera, M. Dupré y A. Andrade. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain during the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.

Carrión, J. S., M. Munuera, C. Navarro y F. Sáez. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. Viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum* 11: 1-28.

Capítulo 2 y Cuadros 2.1, 2.2 y 2.3

Cabezudo, B., J. Molero Mesa y A. V. Pérez Latorre. 1997. La vegetación de Andalucía. En "La naturaleza en Andalucía". Tomo 3. Ed. Giralda, Sevilla.

Nieto, J. M., B. Cabezudo y A. V. Pérez Latorre. 1991. Biogeografía y series de vegetación de la provincia de Málaga. *Acta Botanica Malacitana* 16: 417-436.

Peinado Lorca, M., F. Alcaraz y J. M. Martínez Parras. 1992. Vegetation of Southeastern Spain. Cramer. Berlin-Stuttgart.

Pérez Latorre, A. V., A. Galán de Mera, P. Navas, D. Navas, Y. Gil y B. Cabezudo. 1999. Flora y vegetación del Parque Natural de los Alcornocales. *Acta Botanica Malacitana* 24: 133-184.

Pérez Latorre, A. V., P. Navas, D. Navas, Y. Gil y B. Cabezudo. 2002. Datos sobre la flora y vegetación de la cuenca del río Guadimar (Sevilla-Huelva, España). *Acta Botanica Malacitana* 27: 189-228.

Pinilla Muñoz, R., R. Tamajón Gómez y J. M. Muñoz Álvarez. 1995. Vegetación Actual. En: Reconocimiento Biofísico de Espacios Naturales Protegidos. Parque Natural Sierra de Hornachuelos. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.

Rivas Martínez, S., M. Costa, S. Castroviejo y B. Valdés. 1980. Vegetación de Doñana. *Lazaroa* 2: 5-189.

Valle, F., F. Gómez Mercado, J. F. Mota y C. Díaz de la Guardia. 1989. Guía botánico-ecológica del Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas. Ed. Rueda, Madrid.

Capítulo 3

Martínez F., Y. O. Lazo, J. M. Fernández-Galiano y J. Merino. 2002. Root respiration and associated costs in deciduous and evergreen species of *Quercus*. *Plant Cell and Environment* 25: 1271-1278.

Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. Omega, Barcelona.

Rodá, F., J. Retana, C. A. Gracia, y J. Bellot, (eds.). 1999. Ecology of Mediterranean evergreen oak forests. Springer, Berlin.

Pugnaire, F. I. y F. Valladares, (eds.). 2001. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York.

Villar, R. y J. Merino. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213-226.

Cuadro 3.1

Arroyo, J. 1988. Atributos florales y fenología de la floración en matorrales del sur de España. *Lagascalia* 15: 43-78.

Herrera, J. 1986. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. *Vegetatio* 68: 91-98.

Peñuelas, J. 2001. Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. En: R. Zamora y F. I. Pugnaire (eds.), Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional, pp. 423-455. CSIC, AEET, Granada.

Capítulo 4

Kudrna, O. 2002. The distribution atlas of european butterflies. *Oedippus* 20: 1-342.

Swaay, C. van & Warren, M. 1999. Red data book of european butterflies. Council of Europe Publishing, Strasbourg.

Vane-Wright, R. I. y P. R. Ackery, (eds.). 1984. The biology of butterflies. Academic Press. London.

Capítulo 5

Barbadillo, L. J., J. I. Lacomba, V. Pérez Mellado, V. Sancho y L. F. López-Jurado. 1999. Anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. Geoplaneta, Barcelona.

Márquez, R. y E. Mateu. 1998. Guía sonora de las ranas y sapos de España y Portugal. [Grabación sonora en CD]. Alosa, Barcelona.

Pleguezuelos, J. M. (ed.). 1997. Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal. Monografía Asociación Herpetológica Española-Universidad de Granada, Granada.

Reques, R. 2000. Anfibios. Ecología y conservación. Col. Recursos Naturales de Córdoba, nº 5. Diputación de Córdoba. Córdoba.

Salvador, A. y M. García París. 2001. Anfibios españoles. Identificación, historia natural y distribución. Canseco, Talavera de la Reina.

Capítulo 6

Barbadillo, L. J., J. I. Lacomba, V. Pérez Mellado, V. Sancho y L. F. López-Jurado. 1999. Anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. Planeta, Barcelona.

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

Mellado, J., F. Amores, F. F. Parreño y F. Hiraldo. 1975. The structure of a Mediterranean lizard community. Doñana *Acta Vertebrata* 2: 145-160.

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 (*Aegyptius monachus*) ibéricos. Naturalia Hispanica 2: 1-31.

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

Hiraldó, F. 1977. El buitre negro (*Aegyptius 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. Biología 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. Subericultura. 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.

Camprodón, 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 sobre los vertebrados 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. Geofoma 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. Geofoma 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.

Información complementaria

Se recoge en este anexo información complementaria relacionada con la Figura 1.2, en la que se muestra la distribución en Andalucía de localidades donde se han llevado a cabo estudios de polen fósil. Las referencias bibliográficas relacionadas a continuación corresponden a cada una de las localidades allí representadas. Los números que acompañan a las referencias son los mismos que identifican a cada localidad en la mencionada figura.

1. Targarona, J. 1997. Climatic and oceanographic evolution of the Mediterranean Region over the last Glacial-Interglacial transition. A palynological approach. LPP Contribution Series, No.7, Utrecht.

2. D'Errico, F. y M. F. Sánchez-Goñi. 2003. Neanderthal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Science Reviews* 22: 769-788.

3. Carrión, J. S., P. Sánchez-Gómez, J. Mota, R. Yll y C. Chain. (en prensa). Fire and grazing are contingent on the Holocene vegetation dynamics of Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene*.

4. Mariscal, B. 1992. Variación de la vegetación durante el Subboreal. Análisis polínico en Cabezo de Brujas, Almizaraque (Almería). *Revista Española de Micropaleontología* 23: 141-149.

5-7. Pantaleón-Cano, J., E. I. Yll, R. Pérez-Obiol y J. M. Roure. 2003. Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of the western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene* 13:109-119.

8. Cálalich, M. D. y D. Martín. 1999. El territorio almeriense desde los inicios

de la producción hasta fines de la antigüedad. Un modelo: la Depresión de Vera y Cuenca del Río Almanzora. Sevilla: Arqueología, Monografías, Junta de Andalucía.

9. Jalut, G., A. Esteban, L. Bonnet, T. Gauquelin y M. Fontugne. 2000. Holocene climatic changes in the western Mediterranean, from south-east France to south-east Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology* 160: 255-290.

10. Pons, A. y M. Reille. 1988. The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology* 66: 243-263.

10. Florschütz, F., J. Menéndez-Amor y T. Wijmstra. 1971. Palynology of a thick Quaternary succession in S. Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology* 10: 233-264.

11. Carrión, J. S., J. A. Riquelme, C. Navarro y M. Munuera. 2001. Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology* 176: 193-205.

12. Carrión, J. S., M. Munuera y C. Navarro. 1998. Palaeoenvironmental reconstruction of cave sediments on the basis of palynology: an example from Carrihueta Cave (Granada, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 317-340.

12. Carrión, J. S., M. Munuera, C. Navarro, F. Burjachs, M. Dupré y M. J. Walker. 1999. The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews* 18: 1061-1073.

13. Riera, S., A. Esteban y A. Gómez. 1995. El depósito turboso de la Cañada Larga del Cerro del Sotillo (1890 m, Sierra de Baza-Filabres). Estudio polínico y geomorfológico. Avance preliminar. Actas 3 Reunión do Quaternario Ibérico, Coimbra, Universidade de Coimbra, 491-497.

14. Carrión, J. S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047-2066.

15. Carrión, J. S., M. Munuera, M. Dupré y A. Andrade. 2001. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.

16. Asquerino, M. D. 1987. Contribución de la palinología a la reconstrucción del medio en la Prehistoria andaluza: la Cueva del Nacimiento (Pontones, Jaén). *Anales APLE* 3: 91-100.

17. Martín-Consuegra, E., J. L. Ubera y E. Hernández Bermejo. 1996. Palynology of the historical period at the Madinat al-Zahra archaeological site, Spain. *Journal of Archaeological Science* 23: 249-261.

18. López García, P. y J. A. López Sáez. 1994. Estudio palinológico de los sedimentos arqueológicos del yacimiento del Llanete de los Moros (Córdoba). *Trabajos de Prehistoria* 51: 179-186.

19. López García, P. y J. A. López Sáez. 1997. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación de la provincia de Sevilla: análisis polínico del yacimiento arqueológico de «Los Molaes». *Mediterranea*: 19-22.

20. Martín-Consuegra, E., N. Chisvert, L. Cáceres y J. L. Ubera. 1998. Archaeological, palynological and geological contributions to landscape reconstruction in the alluvial plain of the Guadalquivir River at San Bernardo, Sevilla (Spain). *Journal of Archaeological Science* 25: 521-532.

21-23. Las Encinas Project. Disponible en Internet en la dirección http://www.ncl.ac.uk/las_encinas/

22-23. Stevenson, A. C., F. M. Davis, B. Davis, J. M. Reed y M. J. Leng. 1999. A multiproxy Holocene climate reconstruction of lowland Mediterranean southern Spain. En: Valero, B. y P. González (eds.), Records of environmental and climate change in the Mediterranean region. 1st Workshop southern Europe Group ELDP 44-47. Instituto Pirenaico de Ecología, Zaragoza.

24. Gutiérrez, A., M. Nebot y M. J. Díez. 1996. Introducción al estudio polínico de sedimentos del Parque Natural de los Alcornocales. *Almoraima* 15: 87-92.

25. López Sáez, J. A., P. López García y M. Martín. 2002. Palaeoecology and Holocene environmental change from a saline lake in South west Spain: protohistorical and prehistorical vegetation in Cádiz Bay. *Quaternary International* 93-94: 197-206.

26. Stevenson, A. C. 1984. Studies in the vegetational history of SW Spain. III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography* 11: 527-551.

27. Stevenson, A.C. 1985. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, Huelva. *Journal of Biogeography* 12: 243-268.

28. Stevenson, A. C. y P.D. Moore. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV. Palynological investigations at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography* 15: 339-361.

29-30. Yll, R., C. Zazo, J. L. Goy, R. Pérez-Obiol, J. Pantaleón-Cano, J. Civis, C. Dabrio, A. González, F. Borja, V. Soler, J. Lario, L. Luque, F. Sierra, F. M. González-Hernández, A. M. Lezine, M. Deneffe y J. M. Roure. 2002. Quaternary palaeoenvironmental changes in South Spain. En: M. B. Ruiz, M. Dorado, A. Valdeolmillos, M. J. Gil, T. Bardají, I. de Bustamante y I. Martínez (Eds.): *Quaternary Climatic Changes and Environmental Crises in*

the Mediterranean Region. Universidad de Alcalá de Henares, formato CD (producido por: J. Alpuente, R. Sánchez, P. López, M. Dorado y A. Vadeolmillos).

31. Parra, I. 1994. Quantification des précipitations à partir des spectres polliniques actuels et fossiles: du Tardiglaciaire à l'Holocène Supérieur de la côte méditerranéenne espagnole. Tesis doctoral, Universidad de Montpellier.

Direcciones de los autores

Elena Angulo
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
angulo@ebd.csic.es

Juan Arroyo
Departamento de Biología Vegetal y
Ecología
Facultad de Biología
Universidad de Sevilla
Apartado 1095
41080 Sevilla
arroyo@us.es

Baltasar Cabezudo
Departamento de Biología Vegetal
Facultad de Ciencias
Universidad de Málaga
Apartado 59
29080 Málaga
bcabezudo@uma.es

José S. Carrión
Departamento de Biología Vegetal
(Botánica)
Facultad de Biología
Universidad de Murcia
30100 Murcia
carrion@um.es

Miguel Delibes de Castro
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
mdelibes@ebd.csic.es

Mario Díaz Esteban
Departamento de Ciencias
Ambientales
Facultad de Ciencias del Medio
Ambiente
Universidad de Castilla-La Mancha
45071 Toledo
mariod@amb-to.uclm.es

Carmen Díaz Paniagua
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
paniagua@cica.es

María J. Díez
Departamento de Biología Vegetal y
Ecología
Facultad de Biología
Universidad de Sevilla
41940 Sevilla
mjdiez@us.es

José A. Donázar
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
donazar@ebd.csic.es

Juan Fernández Haeger
Area de Ecología
Facultad de Ciencias
Universidad de Córdoba
Campus de Rabanales
14071 Córdoba
bvlfhaj@uco.es

Carlos M. Herrera
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
herrera@ebd.csic.es

Javier Herrera
Departamento de Biología Vegetal y
Ecología
Facultad de Biología
Universidad de Sevilla
Apartado 1095
41080 Sevilla
maliani@us.es

Fernando Hiraldo
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
hiraldo@ebd.csic.es

Juan Manuel Infante
Area de Ecología
Departamento de Ciencias
Ambientales
Universidad Pablo de Olavide
Ctra. Utrera, km. 1
41013 Sevilla
jminfvaz@dex.upo.es

Diego Jordano Barbudo
Area de Ecología
Facultad de Ciencias
Universidad de Córdoba
Campus de Rabanales
14071 Córdoba
bv1jobad@uco.es

Teodoro Marañón
Instituto de Recursos Naturales y
Agrobiología de Sevilla, CSIC
Avenida de Reina Mercedes, 10
41012 Sevilla
teodoro@irnase.csic.es

Adolfo Marco
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
amarco@cica.es

Ángel Martín
Departamento de Biología Vegetal y
Ecología
Facultad de Biología
Universidad de Sevilla
Apartado 1095
41080 Sevilla
angelm@us.es

José Merino
Area de Ecología
Departamento de Ciencias
Ambientales
Universidad Pablo de Olavide
Ctra. Utrera, km. 1
41013 Sevilla
jamerort@dex.upo.es

Baldomero Moreno-Arroyo
Delegación Provincial, Consejería de
Medio Ambiente
Tomás de Aquino s/n
14071 Córdoba
baldomero.moreno.arroyo@juntade-
andalucia.es

Juan J. Negro
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
negro@ebd.csic.es

Fernando Ojeda
Departamento de Biología
Universidad de Cádiz
Campus Rio San Pedro
11510 Puerto Real (Cádiz)
fernando.ojeda@uca.es

Francisco Palomares
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Avda. María Luisa s/n
41013 Sevilla
ffpaloma@ebd.csic.es

Andrés V. Pérez Latorre
Departamento de Biología Vegetal
Facultad de Ciencias
Universidad de Málaga
Apartado 59
29080 Málaga
avperez@uma.es

Juan Puigdefábregas
Estación Experimental de Zonas
Aridas, CSIC
General Segura, 1
04001 Almería
puigdefa@eeza.csic.es

José L. Tellería
Departamento de Biología Animal I
Facultad de Biología
Universidad Complutense de
Madrid
28040 Madrid
telleria@bio.ucm.es