

EL BANCO DE SEMILLAS DEL SUELO: SU PAPEL EN LA REGENERACIÓN DEL BOSQUE MEDITERRÁNEO

Malole Díaz Villa / Teodoro Marañón / IRNA, CSIC, Sevilla
Juan Arroyo / Universidad de Sevilla

RESUMEN

El suelo constituye un almacén de semillas de las especies vegetales que componen una comunidad; el banco de semillas es por tanto una parte oculta de la diversidad de un hábitat determinado, que sólo se expresará cuando se den las condiciones favorables para la germinación.

La composición y abundancia de las especies en el banco de semillas puede diferir de la comunidad de plantas adultas, en mayor o menor grado según el tipo de comunidad y la proporción de tipos biológicos. En la vegetación mediterránea una parte importante de la riqueza de especies está escondida en el banco y se expresa sólo cuando tiene lugar una perturbación. En este artículo se tratará el papel del banco de semillas en las comunidades de bosque mediterráneo, tomando como referencia un estudio realizado en comunidades del Parque Natural Los Alcornocales, haciendo especial hincapié en su importancia en la regeneración del bosque tras una perturbación.

INTRODUCCIÓN

Al suelo de una comunidad vegetal llegan semillas que pueden haber caído directamente de la planta madre por gravedad, o bien proceden de plantas lejanas y han sido dispersadas a mayor o menor distancia por diversos *vectores de dispersión* como el viento, el agua o animales frugívoros. Algunas semillas acaban de llegar al suelo y germinan rápidamente, mientras otras permanecen enterradas por un período de tiempo variable, pudiendo germinar al cabo de años o incluso décadas. Las semillas de algunas especies serán abundantes en el suelo, mientras que otras estarán poco o nada representadas.

El conjunto de semillas viables —es decir, con capacidad de germinar— que se acumula en el suelo es el "banco de semillas". Este banco constituye una reserva de lo más heterogénea, no sólo en lo que respecta a su composición, sino también en sentido espacial y temporal; no todo el suelo de una comunidad alberga la misma cantidad de semillas, y el aporte de semillas varía a lo largo del año (Marañón 2003).

Las semillas que forman parte del banco pasan en el suelo un período de tiempo determinado hasta que se dan las condiciones ambientales idóneas para su germinación, y entonces emergen como plántulas. El banco de semillas constituye así la principal fuente de regeneración de la comunidad vegetal. Sin embargo, existen comunidades, como los bosques tropicales, donde la mayoría de las especies vegetales no forman banco de semillas; en cambio producen semillas que germinan rápidamente tras la dispersión y persisten como «banco de plántulas», siendo éste la principal fuente de reclutamiento (Bazzaz 1996). Varias especies leñosas típicas del bosque mediterráneo, como el agracejo (*Phillyrea latifolia*) o el durillo (*Viburnum tinus*) parecen mostrar un comportamiento semejante.

El banco de semillas puede ser "transitorio", con semillas de viabilidad limitada que germinan antes de que pase un año desde su incorporación, o "persistente", en el que las semillas permanecen enterradas durante varios años sin perder su viabilidad. Las hierbas anuales en ecosistemas mediterráneos generalmente forman bancos transitorios, de manera que pasan la época más desfavorable (el verano) en el suelo y germinan tras las primeras lluvias otoñales, agotando el banco. Los pastizales mediterráneos son comunidades dominadas por especies anuales que dependen por tanto del banco de semillas para regenerarse.

Muchas especies leñosas frecuentes en los bosques y matorrales mediterráneos forman bancos persistentes. Las semillas de estas especies pueden permanecer enterradas en el suelo a cierta profundidad durante largos períodos, hasta que se produzca una alteración de las condiciones ambientales en la comunidad que haga posible su germinación. La característica que hace posible la persistencia de las semillas en el banco se denomina "dormancia o latencia", y puede ser de varios tipos. Las semillas de las jaras (*Cistus* spp.) constituyen un buen ejemplo de dormancia física; su dura cubierta impermeable debe ser erosionada (escarificada) para que la semilla pueda hidratarse y germinar. En el acebo (*Ilex aquifolium*) la dormancia es de diferente naturaleza; cuando los frutos maduran y son dispersados, el embrión de la semilla está inmaduro y su desarrollo no se completará hasta pasar al menos dos años en el suelo, después de los cuales podrá germinar (Marañón 2003).

MÉTODOS DE ESTUDIO DEL BANCO DE SEMILLAS

Se pueden considerar, a grandes rasgos, dos tipos de métodos de análisis del banco de semillas: el *directo*, o de separación de semillas, y el *indirecto* o de emergencia de plántulas. El método directo consiste en extraer las semillas de la muestra de suelo e identificarlas y contarlas. La extracción puede llevarse a cabo por dos procedimientos: el de *flotación*, que se basa en lavar las muestras con soluciones salinas de diferente densidad específica; las semillas de menor densidad que la

solución flotan, separándose de la muestra de suelo. El segundo método, de *lavado y tamizado*, consiste en lavar las muestras sobre tamices con un tamaño de poro que retenga las semillas y deje pasar gran parte de partículas de suelo, de forma que el volumen de la muestra se reduce y es más fácil identificar las semillas en el microscopio.

En el método indirecto o de emergencia de plántulas, las muestras de suelo se extienden en bandejas sobre un sustrato estéril, formando una capa fina para que ninguna semilla quede demasiado profunda, y luego las bandejas se mantienen en condiciones idóneas de luz, temperatura y riego para facilitar la germinación del máximo número de especies y semillas. A medida que van emergiendo las plántulas, se van contando, identificando y extrayendo lo antes posible para eliminar posibles efectos de competencia.

Los métodos directos son extremadamente laboriosos y presentan varios problemas: resultan apropiados para obtener datos sobre el banco de semillas de una sola especie, sobre todo si sus semillas son de gran tamaño, pero se revelan altamente ineficaces cuando se trata de estudiar el banco de una comunidad completa, con semillas de tamaños variados, muchas de ellas pequeñas (Thompson *et al.* 1997). La identificación de las semillas es complicada y precisa de claves específicas o baterías de semillas ya elaboradas para la zona de estudio en cuestión que certifiquen una fiabilidad al nivel de especie. Además, los métodos directos no discernen entre semillas viables y no viables, de forma que para estimar el banco de semillas hay que realizar posteriormente algún test de viabilidad, lo cual complica y alarga aún más el estudio.

El método de emergencia de plántulas también presenta inconvenientes. Proporciona estimaciones mucho más completas del banco de una comunidad, pero se corre el riesgo de subestimar el banco de semillas porque sólo se cuantifica la parte del banco que germina fácilmente, mientras que las semillas viables "durmientes", que no germinan con las condiciones estándar, no pueden detectarse. Hay diferentes procedimientos que pueden ayudar a romper la dormancia de esas semillas; por ejemplo golpes de frío que simulen el período invernal previo a la primavera, época idónea de germinación de muchas especies (Gross 1990). Por otra parte, es aconsejable someter las muestras a, por lo menos, dos ciclos de germinación (Malo 2000).

Otro serio problema que plantea el método de emergencia es la enorme cantidad de espacio en invernadero que se necesita. Una solución podría ser concentrar las muestras tamizando el suelo para eliminar partículas finas (Ter Heerd *et al.* 1996), pero esta práctica puede llevar a la pérdida de semillas de pequeño tamaño (Traba *et al.* 1998).

En definitiva, el estudio del banco de semillas es costoso, laborioso y requiere un amplio espacio en el invernadero, del que no siempre se dispone. En general, los estudios sobre diversidad de la vegetación en regiones de clima mediterráneo se limitan a analizar la diversidad de la vegetación epígea e ignoran los bancos de semillas del suelo, pese a que forman parte de la diversidad de la comunidad.

El papel del banco de semillas en la comunidad

La densidad de semillas, persistencia y composición en especies del banco de una comunidad vegetal son factores que varían enormemente, dependiendo de la región climática a la que pertenezca dicha comunidad, del tipo de vegetación que la componga y de las perturbaciones a las que se vea sometida (Thompson 1992).

Los bancos de semillas pueden tener un papel fundamental en la regeneración de la comunidad vegetal, como sucede en los pastizales mediterráneos. En bosques, matorrales y pastizales mediterráneos es frecuente que la composición y abundancia relativa del banco sea muy poco semejante a la de la vegetación epígea (López-Mariño *et al.* 2000, Trabaud 2000). El papel del banco de semillas en los bosques presenta diferentes aspectos; en primer lugar, puede influir en los procesos evolutivos de la comunidad, dada su tendencia a tener una estructura genética distinta de la de la vegetación epígea

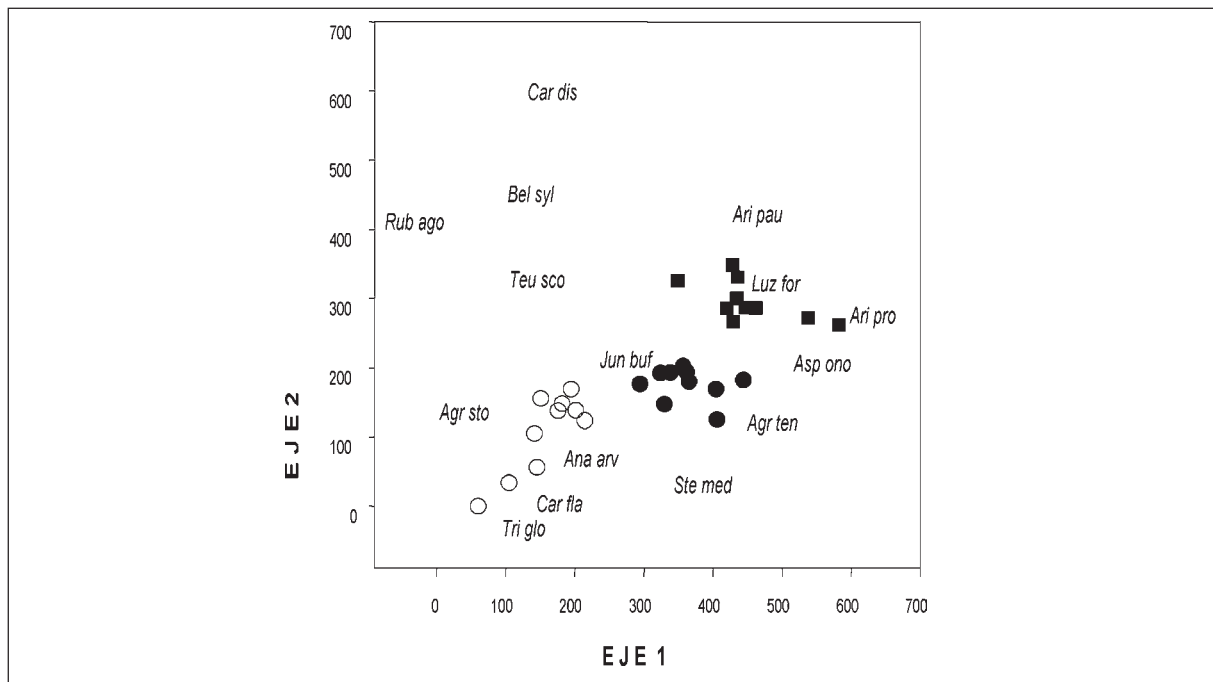


Figura 1. Análisis de ordenación (DCA) de las muestras de banco de semillas del alcornocal (A) y el quejigar (Í) junto con los cuadros de 0,25 m² de vegetación adyacentes del alcornocal (G) y el quejigar (J). Abreviaturas de especies: *Agr sto* = *Agrostis stolonifera*; *Agr ten* = *Agrostis tenerrima*; *Ana arv* = *Anagallis arvensis*; *Ari pau* = *Aristolochia paucinervis*; *Ari pro* = *Arisarum proboscideum*; *Asp ono* = *Asplenium onopteris*; *Bel syl* = *Bellis sylvestris*; *Car dis* = *Carex distachya*; *Car fla* = *Carex flacca*; *Jun buf* = *Juncus bufonius*; *Luz for* = *Luzula forsterii*; *Rub ago* = *Rubia agostinhoi*; *Ste med* = *Stellaria media*; *Teu sco* = *Teucrium scorodonia*; and *Tri glo* = *Trifolium glomeratum*. Extraído de Díaz et al. (2003).

(Levin 1990); de esta forma, puede reducir el riesgo de extinción local de especies vulnerables (Venable y Brown 1988; Aparicio y Guisande 1997). Por otro lado, es una fuente crucial de regeneración de la comunidad vegetal tras un episodio de perturbación, sea natural, como un incendio o la apertura de claros en el bosque por derrumbe de árboles, o de origen antrópico, como la deforestación o los tratamientos selvícolas.

Finalmente, debe señalarse que las especies que forman banco de semillas pueden coexistir en ambientes temporalmente variables, contribuyendo a la diversidad de la comunidad. La diversidad florística de una comunidad debería incluir a las especies contenidas en el banco de semillas (Major y Pyott 1966).

El Parque Natural Los Alcornocales, situado en el extremo sur de la península Ibérica, una zona considerada como uno de los diez "puntos calientes" de diversidad de la cuenca Mediterránea (Médail y Quézel, 1997), está constituido por un mosaico de comunidades de bosques, matorrales y pastizales altamente biodiversos. A continuación se presenta un estudio realizado por los autores del presente artículo en comunidades de bosque y pastizal del Parque en las que se analiza conjuntamente la diversidad de la vegetación y el banco de semillas de cada comunidad. Tomaremos los resultados del estudio como referencia para discutir sobre la importancia del banco en el mantenimiento de la biodiversidad y la regeneración.

BIODIVERSIDAD Y BANCO DE SEMILLAS EN COMUNIDADES MEDITERRÁNEAS

En Díaz *et al.* (2003) estudiamos el banco de semillas y la diversidad florística en tres comunidades características del Parque Natural Los Alcornocales: bosque de alcornoque (*Quercus suber*), bosque de quejigo (*Q. canariensis*) y pastizal abierto. En cada comunidad se estudió la diversidad en una parcela de 0,1 ha; se midió la cobertura de especies leñosas en dos transectos de 50 m, y la frecuencia de especies herbáceas en 20 cuadros de 0,25 m². El banco se estimó por el método de emergencia de plántulas.

Los bosques estudiados presentaron un banco de semillas de densidad relativamente alta (11,240 y 14,125 semillas/ m² en alcornocal y quejigar, respectivamente) y su composición resultó ser poco semejante a la de la vegetación establecida. En el análisis de ordenación de muestras y especies de las comunidades de bosque, el eje 1 separó las muestras por comunidad y el eje 2 las muestras de vegetación de las de banco dentro de cada comunidad (figura 1). La densidad del banco del pastizal fue mayor (31,811 semillas/m²) y el índice de semejanza con la vegetación también fue algo más alto.

La diversidad completa de los bosques era de 78 y 71 especies/0.1 ha para alcornocal y quejigar respectivamente, incluyendo 12-15 especies encontradas sólo en el banco de semillas. El pastizal fue la comunidad más biodiversa, con un total de 113 especies/0.1 ha (tabla 1).

Hábito	Alcornocal	Quejigar	Pastizal	Mosaico local
Árboles y arbustos de monte alto	8	8	0	8
Arbustos-monte bajo	11	4	0	14
Plantas trepadoras	2	3	0	3
Herbáceas perennes	33	37	28	78
Herbáceas anuales	12	4	65	78
Diversidad de la vegetación	66	56	93	181
Diversidad regional	78	71	113	212

Tabla 1. Riqueza de especies y formas de vida de tres comunidades de alcornocal, quejigar y pastizal a escala 0,1ha. Se ha estimado el valor de riqueza de especies total del mosaico compuesto por bosques y pastizal en el área de estudio. La diversidad regional contempla la riqueza de especies de la vegetación establecida y del banco de semillas (extraído de Díaz *et al.* 2003).

En general, los bosques y matorrales mediterráneos presentan una mayor riqueza de especies que los templados europeos (Naveh y Whittaker 1979; Grubb 1987). Por su parte, los pastizales mediterráneos de la península Ibérica resultan ser especialmente ricos en especies al compararlos con otros pastizales mediterráneos (Leiva *et al.* 1997). La comunidad de pastizal estudiada presenta una alta riqueza de especies, aunque es más homogénea y pobre en tipos biológicos que los bosques. También las comunidades de bosque estudiadas presentan una diversidad relativamente alta dentro del contexto de la vegetación mediterránea (tabla 2).

Tipo de comunidad	Localización	Riqueza de especies media	Fuente
Bosque y matorral (N=9)	Francia	33	Westman (1987)
Bosque y matorral (N=14)	California (EEUU)	36	Westman (1987)
Matorral (<i>mallee</i>) (N=97)	Australia	47	Westman (1987)
Quejigar (N=1)	España	56	Díaz <i>et al.</i> (2003)
Matorral (<i>fynbos</i>) (N=45)	Sudáfrica	64	Westman (1987)
Alcornocal (N=1)	España	64	Díaz <i>et al.</i> (2003)
Bosque y matorral (N=4)	España	71	Ojeda <i>et al.</i> (2000)
Bosque y matorral (N=10)	Israel	88	Westman (1987)
Pastizal (N=1)	España	93	Díaz <i>et al.</i> (2003)
Dehesa de encinar (N=1)	España	135	Marañón (1985)

Tabla 2. Valores de riqueza de especies a escala 0,1 ha para diferentes comunidades mediterráneas.

La mayoría de las especies constituyentes del banco en los bosques es de hábito herbáceo. Las especies leñosas están generalmente poco representadas. Sin embargo, son éstas las que aportan una mayor densidad de semillas; más del 50% de la densidad de semillas del banco en el alcornocal y casi un 30% en el quejigar se debe a especies leñosas, fundamentalmente a los brezos *Erica arborea* y *E. scoparia*, elementos típicos del sotobosque en el área de estudio que pueden dominar el banco. En bosques maduros y con densa cobertura arbórea, los ejemplares adultos de brezo acaban muriendo por falta de luz y permanecen en la comunidad exclusivamente en forma de semilla.

Las cistáceas (*Cistus* spp. y *Halimium* spp.), frecuentemente abundantes en el banco de semillas del bosque y matorral mediterráneo, aparecen en menor proporción en el banco de las comunidades de bosque estudiadas. Constituyen un típico ejemplo de especie heliófila que coloniza el bosque tras una perturbación y persiste por mucho tiempo en el banco de semillas durante las etapas más maduras del bosque, hasta que se den las condiciones idóneas para su germinación tras otra perturbación.

APORTE DEL BANCO DE SEMILLAS AL MANTENIMIENTO Y REGENERACIÓN DE LA COMUNIDAD

Desde el neolítico, la acción del hombre sobre el paisaje de la península Ibérica ha generado un mosaico estable y muy diversificado estructuralmente, con gran variedad de nichos y por tanto de especies (Mesa 2002). El paisaje en el área de estudio es un entramado de manchas de bosques, matorrales y pastizales que conforman un mosaico natural de vegetación. Esto se debe no sólo a las actividades humanas, sino también a las características propiamente heterogéneas de la región, como varios tipos de roca y suelo y variación en las condiciones lumínicas y la disponibilidad de agua y nutrientes.

La heterogeneidad de los bosques mediterráneos es elevada. El tradicional manejo del alcornocal incrementa la heterogeneidad espacial. El banco de semillas es un reflejo de la heterogeneidad a nivel de microsítio y de la dinámica del bosque. Debemos señalar un porcentaje destacado de especies que se encontraron exclusivamente en el banco y no en la vegetación (12 en el alcornocal, 15 en el quejigar, 20 en el pastizal; en total, 31 especies), muchas de ellas propias de ambientes luminosos, que persisten en el bosque en forma de semilla. Podemos considerarlas como un reflejo de perturbaciones pasadas que abrieron claros en el dosel del bosque, aunque otra posible explicación de la presencia de estas especies en el banco de semillas del bosque sería la constante reintroducción de semillas desde manchas de pastizal adyacentes por medio de herbívoros como el ciervo o el corzo, muy abundantes en el área de estudio. Generalmente, las herbáceas que producen semillas pequeñas suelen ser dispersadas por endozoocoria en ambientes mediterráneos (Malo & Suárez 1995).

Los pastizales mediterráneos son comunidades dominadas por especies anuales que dependen del banco de semillas para regenerarse tras las primeras lluvias otoñales. Sus bancos son densos y con una alta riqueza de especies. Las especies dominantes en la vegetación epígea suelen ser también las más abundantes del banco. Sin embargo, una fracción notable del banco de semillas persistente puede ser responsable de fuertes diferencias en la composición del banco y la vegetación (López-Mariño *et al.* 2000) y es importante para la recuperación de la comunidad tras una perturbación. El papel del banco de semillas es crucial en el mantenimiento de la coexistencia de una alta densidad de especies diferentes en un ambiente temporalmente variable (e.g. Espigares y Peco 1995). De nuestros resultados se desprende que al menos un sexto de la biodiversidad del pastizal está oculta en el suelo. Muchas de estas especies son típicas de ambientes húmedos y pueden ser tenidas en cuenta como un reflejo de períodos húmedos pasados.

La regeneración es hoy en día una cuestión de primer orden entre los profesionales de la silvicultura en España. Tras haber alcanzado una tasa elevada de fracasos históricos en políticas de manejo forestal dirigidas a la regeneración, los esfuerzos

actuales por parte de gestores e ingenieros forestales deben centrarse en la observación y estudio del proceso de regeneración natural (Garitacelaya 2003). Las últimas líneas abiertas en este sentido proponen planes de regeneración por micrositos, en contraposición a las prácticas a gran escala que se viene practicando hasta ahora. La ordenación clásica de montes, que busca la persistencia de la masa forestal, es contraproducente para la conservación de la diversidad en nuestros ecosistemas forestales (Martín 2003). La densidad excesiva de ganado, en el pasado, y de ungulados silvestres actualmente (Charco 2002) es uno de los problemas más acuciantes que afectan a la regeneración natural. Los silvicultores deben intentar corregir los problemas existentes limitando lo menos posible el aprovechamiento de los bosques, como es la extracción del corcho en el alcornoque (Torres 2003).

Conocer el potencial de regeneración que albergan los bancos de semillas de las comunidades mediterráneas es necesario a la hora de evaluar la posible respuesta de una comunidad a la influencia antrópica, especialmente en la cuenca Mediterránea, donde la historia de manejo de los bosques y pastos por parte del hombre se remonta a milenios atrás. Para desarrollar una mejor política de conservación de las comunidades mediterráneas son necesarios estudios a largo plazo tanto de la vegetación como del banco de semillas que pongan de manifiesto los efectos de las perturbaciones (en especial los tratamientos selvícolas) en la biodiversidad, regeneración de la biomasa y regeneración de las poblaciones, y permitan clasificar y predecir el comportamiento de cada especie vegetal en cada caso concreto.

BIBLIOGRAFÍA

- APARICIO, A. y R. Guisande. 1997. "Replenishment of the endangered *Echinopartum algibicum* (Genisteae, Fabaceae) from the soil seed bank", *Biological Conservation*, 81: 267-273.
- BAZZAZ, F.A. 1996. *Plants in changing environments*, Cambridge University Press, Cambridge.
- CHARCO, J. 2002. Introducción al estudio de la velocidad de regeneración natural del bosque mediterráneo y de los factores antropozoológicos que la condicionan. En: J. Charco (ed.), *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la península ibérica*, pp.115-152. ARBA, Ciudad Real.
- DÍAZ, M.D., T. Marañón, J. Arroyo y B. Garrido. 2003. "Soil seed bank and floristic diversity in a forest / grassland mosaic of southern Spain", *Journal of Vegetation Science*, 14: 701-709.
- ESPIGARES, T. y B. Peco. 1995. "Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought", *Journal of Ecology*, 83: 135-142.
- GARITACELAYA, J. 2003. "La percepción de la regeneración natural y los síntomas de un nuevo paradigma silvícola", *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.*, 15: 17-25.
- GROSS, K.L. 1990. "A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil", *Journal of Ecology*, 78: 1079-1093.
- GRUBB, P. J. 1987. Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern Hemisphere. En: J. H. R. Gee y P. S. Giller (eds.), *Organization of communities. Past and present*, pp. 99-118. Blackwell, Oxford, UK.
- LEIVA, M.J., F.S. Chapin III y R. Fernandez Ales. 1997. "Differences in species composition and diversity among Mediterranean grasslands with different history—the case of California and Spain", *Ecography*, 20: 97-106.
- LEVIN, D. A. 1990. "The seed bank as a source of genetic novelty in plants", *American Naturalist*, 135: 563-572.
- LÓPEZ-MARIÑO, A., E. Luis-Calabuig, F. Fillat y F.F. Bermúdez. 2000. "Floristic composition of established vegetation and the soil seed bank in pasture communities under different traditional management regimes", *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 78: 273-282.
- MAJOR, J. y W. T. Pyott. 1966. "Buried, viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora", *Vegetatio*, 13: 253-282.
- MALO, J. E. y F. Suárez. 1995. "Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean *dehesa*", *Oecologia*, 104: 246-255.
- MALO, J.E. 2000. "Hardseededness and the accuracy of seed bank estimates obtained through germination", *Web Ecol*, 1: 70-75.
- MARAÑÓN, T. 1985. "Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena", *Anales de Edafología y Agrobiología*, 44: 1183-1197.
- MARAÑÓN, T. 2003. El banco de semillas en el suelo. En: C.M. Herrera (ed.), *El monte mediterráneo en Andalucía*, Consejería de Medio Ambiente.
- MARTÍN, J. 2003. "La ordenación de montes con objetivos de conservación", *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.*, 15: 197-224.
- MÉDAIL, F. y P. Quézel. 1997. "Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin", *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 84: 112-127.
- MESA, S. 2002. Historia de los bosques de la península ibérica. En: J. Charco (ed.), *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la península ibérica*, pp.153-169. ARBA, Ciudad Real.
- NAVEH, Z. y R. H. Whittaker. 1979. "Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas", *Vegetatio*, 41: 171-190.
- OJEDA, F., T. Marañón y J. Arroyo. 2000. "Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account", *Biodiversity and Conservation*, 9: 1323-1343.
- TER HEERDT, G.N.J., G.L. Verweij, R.M. Bekker y J.P. Bakker. 1996. "An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving", *Functional Ecology*, 10: 144-151.

- THOMPSON, K. 1992. The functional ecology of seed banks. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*, CAB International, Wallingford, pp. 231-258.
- THOMPSON, K., Bakker, J. y Bekker, R. 1997. *The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity*, Cambridge University Press, Cambridge.
- TORRES, E. 2003. "Experiencias sobre regeneración natural de alcornoque (*Quercus suber* L.)", *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.*, 15: 37-47.
- TRABA, J., C. Levassor y B. Peco. 1998. "Concentrating samples can lead to seed losses in soil seed bank estimations", *Functional Ecology*, 12: 975-982
- TRABAUD, L. 2000. Seeds: their soil bank and their role in post-fire recovery of ecosystems of the Mediterranean basin. En: Trabaud, L. (ed.) *Life and environment in the Mediterranean*, pp. 229-259. WIT Press, Southampton, UK.
- VENABLE, D. L. y J. S. Brown. 1988. "The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments", *American Naturalist*, 131: 360-384.
- WESTMAN, W. E. 1988. Vegetation, nutrition and climate - data-tables. 3. Species richness. En Specht, R.L. (ed.) *Mediterranean-type Ecosystems. A data source book*, pp. 81-91. Kluwer, Dordrecht, NL.