

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

IX. Antropocoria: las fagosilvas

Juan Carlos Guix



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

P u b l i c a c i o n s d e l

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal
Volum 15, 2021

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

IX. Antropocoria: las fagosilvas

Juan Carlos Guix

Coordinador del Proyecto Neopangea

e-mail: jcguix@pangea.org



© Centre de Recursos de Biodiversitat Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. 2021.

Maig, 2021

Publicat per:

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

crba@ub.edu

www.ub.edu/crba

Guix, J.C. 2021. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. IX. Antropocoria: las fagosilvas. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 15, 47 pp.

Portada: La zoocoria ha possibilitado la existencia de florestas de *Quercus ilex* (Fagaceae) en las cumbres montañosas del Parque Natural de la Muntanya de Montserrat, Catalunya. Foto: Juan Carlos Guix.

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

IX. Antropocoria: las fagosilvas

Juan Carlos Guix

Los humanos hemos participado en la diseminación de numerosas especies de plantas que producen semillas grandes en las florestas paleárticas, entre las cuales se incluyen representantes de las familias Fagaceae, Juglandaceae y Betulaceae. En este proceso de dispersión antropocórica, las distribuciones geográficas de varias de estas especies fueron notablemente ampliadas en Eurasia, y al mismo tiempo se seleccionaron especies y variedades de plantas productoras de semillas con características más favorables al consumo humano.

Diseminación de semillas grandes en florestas paleárticas

La región paleártica, que engloba gran parte de Eurasia, África septentrional y el norte de la península arábiga, abriga diferentes tipos de florestas que pueden ser categorizadas de muy diversas formas según el criterio que se aplique. De este modo, a escala continental se pueden reconocer grandes masas forestales, tales como las florestas mediterráneas esclerófilas (que incluyen también los bosques de este tipo en el norte de África), las florestas caducifolias mixtas de Europa Central y del Norte y las florestas boreales de coníferas (en este caso, la taiga de la zona septentrional de Eurasia). En este contexto geográfico, otro tipo de categorización posible es el de las *fagosilvas*, es decir, las florestas cuyos estratos arbóreos están dominados por una o más especies pertenecientes a la familia Fagaceae (figura 1). Todas estas grandes masas forestales pueden subdividirse en otras categorías en función de la escala geográfica, el clima, la latitud, la altitud, la composición florística, etc. (figura 2).



Figura 1. Fagosilva formada por *Quercus x cerrioides* y *Q. ilex* (Fagaceae) junto a un barranco húmedo en el término municipal de Abrera (comarca del Baix Llobregat, Catalunya) (Foto: Proyecto Neopangea).

En este capítulo se abordarán algunos de los patrones generales que engloban las interacciones entre animales (incluyendo los humanos) y plantas del continente euroasiático que producen semillas de medianas y grandes dimensiones no envueltas por una pulpa carnosa. Entre las plantas con estas características destacan, por su diversidad, abundancia y distribución geográfica, las especies pertenecientes a la familia de las fagáceas (especialmente de los géneros *Quercus*, *Lithocarpus*, *Castanopsis*, *Castanea* y *Fagus*), así como determinados representantes pertenecientes a otros grupos, como *Aesculus* (Sapindaceae), *Carya*, *Juglans* (Juglandaceae), *Prunus* (Rosaceae) y *Corylus* (Betulaceae). Aparte de las especies que cuentan con abundantes registros de paleopolen en Eurasia en el final del Pleistoceno, también se incluyen datos de algunas especies arqueófitas en el continente euroasiático, con especial enfoque en la región paleártica occidental.

Se ha especulado que la mayoría de estos géneros de plantas habría evolucionado a partir de ancestrales que poseían semillas diseminadas por el viento, del mismo modo que los *Prunus* que producen “frutos secos” habrían evolucionado a partir de ancestrales que producían frutos cubiertos por una pulpa carnosa y que eran diseminados por endozoocoria. En este sentido, el surgimiento de especies de *Prunus* que producen frutos secos podría ser una respuesta adaptativa a la carencia de agua en los ambientes áridos y semiáridos donde habitan de forma natural (Vander Wall, 2001). Por otra parte, Vander Wall (2001) remarca el hecho de que el valor nutricional de los cotiledones y el endospermo de los frutos secos suele ser mucho mayor (especialmente en carbohidratos y lípidos) que el de las pulpas de los frutos carnosos por unidad de peso seco. Sin embargo, las elevadas concentraciones de taninos presentes en las bellotas (género *Quercus*) suelen actuar como inhibidores digestivos, dificultando la metabolización de proteínas y la absorción de aminoácidos.

Cabe destacar también que gran parte de las especies que producen frutos secos de dimensiones medianas y grandes se distribuyen en regiones de clima templado del hemisferio norte dominadas por florestas caducifolias y semicaducifolias. En estos ambientes, estos tipos de frutos suelen madurar en otoño, lo que obliga a muchos animales a almacenarlos para así tenerlos disponibles como fuente de alimento durante el invierno.



Figura 2. Gran parte de las florestas caducifolias (o deciduas) mixtas de Europa, América del Norte y Asia Oriental están formadas por especies arbóreas pertenecientes a la familia Fagaceae. Loch Lomond National Nature Reserve, Escocia (Foto: Proyecto Neopangea).

Así mismo, las fagosilvas esclerófilas de hojas “perennes” (ej.: de *Quercus ilex*, *Q. suber*) del sur de Europa y norte de África también producen cantidades considerables de semillas medianas y grandes.

Flora y dispersión de diásporas

El nogal y los castaños en Europa

Las fagáceas (familia Fagaceae, orden Fagales) constituyen un grupo de plantas muy diversificado y con una distribución geográfica concentrada sobre todo en el hemisferio norte. La gran mayoría de los fósiles de este grupo también proviene del hemisferio norte, lo que ha llevado a diversos estudiosos a considerar que su origen se encuentra en esta región del planeta. Sin embargo, recientemente se han encontrado fósiles del

Eoceno en la Patagonia argentina con características que parecen compatibles con las presentes en el género *Castanopsis* (véase Vaughan, 2019).

Actualmente se reconocen entre nueve (Kew, 2013) y trece (Košňovská, 2013) especies de castaños (*Castanea* spp.; Fagaceae) repartidas por Asia, Europa y el Nuevo Mundo.

El castaño común (*Castanea sativa*) se extiende por los bosques caducifolios de gran parte de la región meridional de Europa, desde el norte de la península ibérica hasta Anatolia y el Cáucaso (en el linde entre Europa y Asia Occidental). Durante el Holoceno, el castaño común habría expandido su área de distribución a partir de diversos refugios del final del Cuaternario, probablemente gracias a la intervención humana (Košňovská, 2013; Mattioni et al., 2013; Mercuri et al., 2013). De hecho, algunos autores consideran que la importancia de la castaña común en la dieta de diversas antiguas poblaciones de montaña del sur de Europa fue tan considerable que incluso postulan que existiera una especie de “civilización de la castaña” (Gabrielli, 1994; Conedera et al., 2004). Los antiguos griegos y sobre todo los romanos extendieron también el consumo de castañas hacia otras regiones climáticamente favorables a su crecimiento y a su propagación espontánea (Hajdas et al., 2007; Mattioni et al., 2013). Durante el Medievo fue un alimento especialmente asociado a la dieta de la nobleza, mientras que la gran mayoría de la población europea apenas tenía acceso a este preciado recurso (Košňovská, 2013). A partir de la introducción del maíz y la patata del Nuevo Mundo, la recolecta y el consumo de *C. sativa* en Europa disminuyó considerablemente.

El castaño de Indias (*Aesculus hippocastanum*; Sapindaceae) ha sido introducido en las zonas más húmedas de la península ibérica (ejemplares en su mayor parte plantados con finalidades ornamentales). Su capacidad de colonización espontánea aparentemente es menor que la del castaño común y la del nogal europeo y, consecuentemente, su distribución geográfica es también más localizada. Una posible razón para ello podría ser el hecho de que las castañas de Indias en un principio no son aptas para el consumo humano (Ravazzi & Caudullo, 2016) y, en la península ibérica, no se tiene el hábito de utilizarlas para la alimentación de animales domésticos (cosa que sí ocurre en su área de distribución natural, en las zonas montañosas de los Balcanes y en los montes del Pindo).

Las castañas de Indias contienen altas concentraciones de aesculina (una saponina tóxica para los humanos) y otras sustancias con aplicaciones medicinales (Foca et al., 2011).

Apenas hay registros de dispersión de castañas de Indias por parte de la fauna autóctona en la península ibérica. No obstante, cabe destacar que los niños a veces juegan con estas semillas (lanzándolas por el bosque) y, por tanto, las diseminan a distancias considerables. Por otra parte, la fauna (autóctona y alóctona) potencialmente dispersora de grandes semillas con frecuencia tiene una escasa incidencia en la dispersión de *A. hippocastanum*. De hecho, en los parques urbanos más extensos de Glasgow o Edimburgo (Escocia), donde abundan diversas especies autóctonas de córvidos y la ardilla de Carolina (*Sciurus carolinensis*), en la mayoría de los casos tan solo es posible encontrar plantas jóvenes de esta especie introducida de árbol creciendo espontáneamente a escasos metros de los árboles madre.

El género *Juglans* (Juglandaceae) se encuentra ampliamente distribuido por diversas regiones del hemisferio norte, y tres especies (*Juglans neotropica*, *J. boliviana* y *J. australis*) habitan en regiones del Nuevo Mundo situadas al sur del ecuador (Stone et al., 2009; Paniagua-Zambrana et al., 2020) (anexo I). En diversas regiones de la península ibérica, el nogal europeo (*Juglans regia*), una especie que posiblemente es oriunda de Asia Central (Rigo et al., 2016), suele encontrarse en pequeños agrupamientos en los entornos de masías y otras construcciones rurales y, en menores densidades, en el interior de antiguas explotaciones forestales. El mismo patrón de distribución espacial se observa en diversas regiones de Gran Bretaña, donde *J. regia* fue introducido hace alrededor de 2000 años (se han encontrado numerosos restos de nueces en yacimientos arqueológicos romanos en Londres y otras localidades de la isla; Hemery, 2000).

El almendro

Actualmente se reconocen cerca de 250 especies de *Prunus* (Rosaceae) repartidas por diferentes regiones climáticas del mundo (Kew, 2013). La gran mayoría de estas especies produce semillas envueltas por una pulpa carnosa. En el caso del almendro (*Prunus*

dulcis), el mesocarpio del fruto se seca, se endurece y se abre cuando está maduro (figura 3).



Figura 3. Fruto del almendro (*Prunus dulcis*; Rosaceae) en desarrollo (Foto: Proyecto Neopangea).

El almendro es probablemente originario de Asia Central y habría sido domesticado ya a mediados del Holoceno en el sudoeste de Asia y, desde esta última región, diseminado y cultivado en gran parte de Eurasia (Homet-Gutiérrez et al., 2015; Peña-Chocarro et al., 2017; Pérez-Jordà et al., 2017). Más tarde, con el desarrollo de la navegación transoceánica, pasó a ser cultivado también en diversas regiones de clima mediterráneo del Nuevo Mundo y de Australia. En su largo proceso de domesticación, se seleccionaron para el consumo humano las variedades que producen bajas concentraciones de toxinas, como es el caso de la amígdalina, un glucósido cianogénico que reacciona en el tracto digestivo humano produciendo ácido cianhídrico (Arrázola Paternina et al., 2015). Mientras tanto, las variedades con más toxinas (amargas) fueron seleccionadas para uso farmacéutico y cosmético.

Esta especie presenta una floración temprana (entre el invierno y la primavera en el hemisferio norte) respecto a otros *Prunus* spp. En algunas regiones de la península ibérica

puede florecer en pleno invierno (enero/febrero), pero, en las últimas décadas, dependiendo de las temperaturas, incluso puede comenzar la florada a comienzos de enero, tal y como ha ocurrido en algunos años del siglo XXI. En estas regiones se han detectado también temperaturas medias inusualmente elevadas en invierno (cf. NASA, 2020). En 2017, uno de los años más calurosos registrados en la historia desde que existen registros meteorológicos, el fenómeno de floración avanzada de los almendros fue ampliamente observado en diversas regiones mediterráneas de Europa. Igualmente, la fenología de floración de esta especie en el período 2018-2021 en estas regiones parece corroborar también una tendencia al avance de la floración respecto a décadas anteriores.

El hecho de florecer masivamente en una época de baja actividad de abejas y otros insectos potencialmente polinizadores podría comportar un problema para el transporte eficaz del polen de los almendros si las temperaturas bajaran repentinamente durante los episodios de entrada de frentes fríos. No obstante, en estas condiciones se han observado otros potenciales diseminadores de polen visitando las flores en busca de néctar, especialmente especies de aves del género *Sylvia* (familia Sylviidae).

En determinadas zonas del sur de la península ibérica los almendros producen semillas maduras en una época en la que la disponibilidad general de semillas (tanto de frutos secos como de frutos carnosos) puede llegar a ser relativamente baja. En estas condiciones, las almendras constituyen un recurso trófico especialmente importante para aves y roedores granívoros.

Los principales diseminadores de almendras son roedores, como la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*). En las regiones de clima mediterráneo de España y Francia, donde *P. dulcis* fue introducido, con frecuencia estos roedores almacenan sus semillas en el interior y en las lindes de los bosques mixtos secundarios en proceso de sucesión (ej.: de *Pinus halepensis* y *Quercus ilex*). De este modo, no es raro observar almendros jóvenes y adultos asilvestrados creciendo en este tipo de ambientes (Balaguer-Romano, 2021). Además, las urracas (*Pica pica*) y otros córvidos han sido vistos transportando semillas de almendro, por lo que también

desempeñan un papel considerable en la dispersión de esta y otras especies que producen frutos secos.

Avellanos

Existen alrededor de 16 especies de avellanos (*Corylus* spp.) reconocidas, gran parte de ellas repartidas por la región paleártica, indomalaya (u oriental) y neártica (Kew, 2013). El avellano común (*Corylus avellana*) se encuentra ampliamente distribuido por Europa y habita en regiones climáticas tan distintas como el sur de la península ibérica y el norte de Escocia.

Los registros de paleopolen pertenecientes al género *Corylus* son frecuentes en la península ibérica a lo largo del Holoceno (véase Carrión et al., 2000, 2003; García Antón et al., 2006; Moreno et al., 2012 y referencias en estas publicaciones). Los registros de restos de *C. avellana* encontrados en diversos yacimientos íberos (entre los siglos VI y IV a.C.) en la península ibérica sugieren que las avellanas eran ampliamente recolectadas entonces (Sanmartí & Santacana, 2005), así como en el Neolítico. Actualmente esta especie puede ser encontrada repartida por el sotobosque de diferentes tipos de florestas, así como en agrupaciones bastante densas en diversas regiones de Europa, muchas de las cuales se originaron a partir de antiguas plantaciones abandonadas des de hace décadas. En prospecciones realizadas en los años 2014 y 2015 en las florestas del valle del río Rigart (comarca del Ripollès, Catalunya), los ejemplares jóvenes de esta especie (n = 724) fueron hallados a distancias de entre 0,20 a 98 m de los árboles adultos coespecíficos (teniendo en cuenta un radio máximo de prospección de 100 m a partir del borde de la proyección de la copa del ejemplar adulto más cercano). Sin embargo, el 76,8% de estos ejemplares jóvenes se situaba a menos de 5 m de distancia de un ejemplar adulto (figura 4).



Figura 4. Al centro, planta joven de avellano (*Corylus avellana*) en un bosque de la comarca del Ripollès, Catalunya (Foto: Proyecto Neopangea).

En este valle se ha observado que la dispersión de avellanas es realizada especialmente por roedores y córvidos (a distancias relativamente cortas) y, en menor medida, pero a distancias más largas, por la actividad recolectora del hombre. La fauna silvestre tiende a depositar las semillas en fendas de troncos de árboles caídos, en huecos de piedra o insertándolas en el musgo denso (véase también el apartado de “consideraciones finales”).

Robles y encinas

El género *Quercus* es un grupo especialmente diversificado entre las angiospermas. En el período Terciario numerosas especies asignadas a este género habitaban los bosques subtropicales secos y tropicales mesofíticos de diversas regiones de la península ibérica, como es el caso de la depresión del Vallès-Penedès en Catalunya (Sanz de Siria, 2001).

Se estima que actualmente haya más de 600 especies de este género, la mayoría de las cuales se encuentran en la región holártica. Sin embargo, varias de las especies de *Quercus* suelen hibridarse con cierta facilidad en la naturaleza (Petit et al., 2003; Curtu et al. 2007; Gerber et al., 2014; Sullivan et al., 2016), lo que dificulta notablemente la obtención de una estimativa más precisa sobre el número total de especies. Se han documentado ya diversos casos de introgresión (McVay et al., 2017) y existe la posibilidad de que la hibridación críptica sea relativamente común entre algunas especies de este género (Nixon, 2006). Este grupo también tiene una notable representación en el norte de la región neotropical (Centroamérica y extremo noroeste de Sudamérica).

En diversas zonas de Eurasia pueden llegar a formarse extensos bosques con una o más especies de *Quercus* dominantes en el estrato arbóreo. Sus semillas suelen ser de dimensiones medianas, aunque en algunas especies de robles, así como en el mismo alcornoque (*Quercus suber*), pueden superar fácilmente los 16-19 mm de diámetro.

Debido a las dimensiones de las bellotas y la frecuente gran cantidad de estas semillas producidas por árbol, en las zonas con mayores densidades de *Quercus* sp./spp., las productividades de biomasa por superficie de terreno pueden llegar a ser notables. Este hecho es aprovechado por una variada fauna de insectos, aves y mamíferos que se alimentan del abundante material de reserva de las semillas. De este modo, usualmente las densidades de especies arbóreas de *Quercus* y de los animales que consumen sus bellotas están correlacionadas (Guix & Ruiz, 2003).

De acuerdo con el registro polínico, el género *Quercus* tuvo una notable expansión en la península ibérica durante el Holoceno (Carrión et al., 2000). En las regiones mediterráneas de la península ibérica, las encinas suelen colonizar con mayor facilidad terrenos bien drenados en los interfluvios (frecuentemente arenosos y/o pedregosos), incluso fuera del ámbito estrictamente boscoso, mientras que la colonización de los robles es más frecuente en ambientes húmedos de los fondos de los valles y zonas de drenaje. De este modo, es habitual encontrar plantas jóvenes y adultas de *Q. ilex* creciendo espontáneamente en olivares y campos de frutales abandonados, y pequeños robles en áreas más sombreadas, junto a márgenes de pinares, viejos muros de piedra y zanjas densamente cubiertas por vegetación arbustiva y arbórea (figura 5).



Figura 5. Colonización espontánea de *Quercus ilex* en una antigua zona de cultivo abandonada en el término municipal de Abrera (comarca del Baix Llobregat, Catalunya) (Foto: Proyecto Neopangea).

Depredadores de semillas

Una semilla es, en sí misma, un individuo en el estadio embrionario. Así pues, en un sentido ecológico, su destrucción significa la muerte de una potencial planta y, por tanto, el término *depredación de semillas* es aplicable.

Un elevado número de especies de animales, pertenecientes a grupos zoológicos distintos, actúan como depredadores de semillas de Fagaceae, Juglandaceae y Betulaceae, así como también de diversas especies de *Prunus* (Rosaceae). Entre estas especies es posible diferenciar dos grupos principales en cuanto a su papel potencial en las redes de interacciones plantas-animales: a) especies que actúan tan solo como depredadoras de semillas (ej.: gorgojos y en este caso también jabalíes y aves

columbiformes), b) especies que actúan principalmente como depredadoras de semillas, pero en menor medida también como diseminadoras.

El ser humano ha introducido diversas especies alóctonas de aves y mamíferos que pueden actuar como depredadoras de semillas en ecosistemas naturales y seminaturales. Este es el caso de algunas especies foráneas de roedores (como la rata asiática, *Rattus norvegicus*, en islas) y de psitácidos (Guix et al., 2006). En el caso de los psitácidos se ha observado que algunas especies, como la cotorra argentina (*Myiopsitta monachus*), pueden llegar a destruir o deteriorar gravemente la mayor parte de las bellotas de las encinas (*Quercus ilex*) de algunos parques urbanos de la ciudad de Barcelona. Así pues, a medida que la especie se extiende hacia nuevas áreas, aumenta también el riesgo de que produzca interferencias en las redes de depredación y dispersión de semillas autóctonas en ecosistemas naturales y seminaturales.

Las redes de depredación y dispersión de semillas, así como la colonización de plantas, son sumamente complejas y frecuentemente están altamente relacionadas entre ellas. De este modo, cada vez que un nuevo componente es introducido en el sistema, existen muchas posibilidades de que se produzcan efectos en cascada. Por ejemplo, muchos de los depredadores-dispersores de semillas de especies de Fagaceae, Juglandaceae y Betulaceae (grupo "b") en Europa y Norteamérica suelen almacenar semillas en el suelo o en cavidades de troncos y piedras. En los años de mayor abundancia de alimento es frecuente que algunas o varias de las semillas almacenadas por un ejemplar de ave o roedor no sean recuperadas por este, lo que posibilita que germinen y produzcan una o más plantas adultas. En un principio, cada individuo almacenador de semillas es el único que conoce la ubicación de las diásporas almacenadas (no siempre es así, puesto que las parejas de algunas especies de córvidos habitualmente almacenan juntas las semillas o incluso otros individuos ajenos a la pareja a veces observan dónde se encuentran algunos escondites). Cada vez que un individuo almacenador muere, aumentan las posibilidades de que un mayor número de semillas no sea recuperado y germine. De este modo, la simple introducción de un nuevo depredador de aves o roedores, como puede ser el visón americano (*Neovison vison*), puede interferir en la colonización de determinadas especies de plantas. De forma similar, la extinción local de un depredador de animales silvícolas,

como de una especie de ave rapaz o de un mamífero carnívoro, puede interferir en los patrones de depredación y dispersión de semillas, así como en la colonización de determinadas plantas.

Diseminadores de semillas

Los patrones de depredación y diseminación de semillas grandes no recubiertas por tejidos carnosos (ej.: en Fagaceae, Betulaceae, Juglandaceae) pueden llegar a ser bastante similares a los de semillas de dimensiones parecidas de determinados frutos carnosos (ej.: en Arecaceae). En los primeros tipos de patrones, es la semilla en sí misma (en este caso, su abundante material de reserva) la que atrae al potencial depredador/diseminador y no un recubrimiento carnoso que sirva de oferta de alimento. En este caso, las especies diseminadoras de estas semillas suelen ser también sus potenciales depredadores, es decir, parte de las semillas transportadas y almacenadas por estos animales pueden ser abandonadas (sea por una abundancia circunstancial de alimento en el ámbito del área vital del depredador/diseminador o por la muerte del mismo) (Guix & Ruiz, 2003).

En el caso de las palmeras (Arecaceae), distintos patrones de dispersión de semillas se superponen: uno constituido por especies de vertebrados que se nutren exclusivamente de la pulpa carnosa de los frutos (frugivoría) y otro constituido por vertebrados que se nutren del material de reserva de la semilla y del embrión (depredadores-diseminadores de semillas).

Roedores

Diversas especies de roedores holárticos son capaces transportar semillas a cortas distancias de los árboles madre y almacenarlas en el suelo o en cavidades en las piedras y en los árboles. Entre estas especies se encuentran las pertenecientes a los géneros *Sciurus*, *Tamias*, *Spermophilus*, *Apodemus* y *Peromyscus*, así como también *Eliomys quercinus*. Por lo general, los pequeños roedores terrestres suelen formar despensas en el suelo con algunas o varias semillas juntas. Muchas de las semillas que más tarde no son

recogidas para la alimentación logran germinar, y algunas dan origen a plantas vigorosas y en condiciones de reproducirse.

Las distancias a las que estos pequeños roedores suelen transportar las bellotas que recogen son más bien pequeñas (ej.: menos de siete u ocho metros, en el caso de *Apodemus sylvaticus* y *Eliomys quercinus*) comparadas con las distancias a las que son capaces de transportar las semillas algunos córvidos, como *Garrulus glandarius* (máximo estimado para esta especie: 1000 m) (Gómez et al., 2008; De Montis et al., 2014).

La gran demanda de madera puso en jaque a las florestas nativas europeas. El ejemplo del retroceso, a gran escala, del área de distribución de la ardilla común (*Sciurus vulgaris*) es bastante ilustrativo de la escasez de masas arboladas durante los últimos siglos en Europa. La ardilla común europea tiene su hábitat en los bosques mixtos donde abundan las coníferas, cuyas semillas son su principal fuente de alimento. Entre los siglos XVI y XX, esta especie de ardilla desapareció de amplias regiones de Portugal y España, junto con los bosques que constituían su hábitat. Probablemente el inicio de la pérdida de grandes superficies de bosques de este tipo en la península ibérica fue impulsado por la gran demanda de madera para la construcción naval durante el llamado Período de los Descubrimientos, en el que Portugal y España ocuparon y colonizaron amplias extensiones de nuevas tierras en el Nuevo Mundo (Ferreira et al., 2001). De hecho, en la actualidad, la especie aún no ha recuperado parte de su distribución original en el sudoeste de España y en el centro y sur de Portugal. Por otra parte, la ardilla, junto con algunas especies de córvidos, es uno de los escasos diseminadores de las semillas de robles, alcornoques y encinas. Su ausencia prolongada en amplias regiones de Europa probablemente tuvo consecuencias importantes en la capacidad regenerativa de los bosques de *Quercus* spp.

A mediados del siglo XIX, la revolución industrial, iniciada en el Reino Unido un siglo antes se alimentó de los escasos bosques que quedaban en las regiones montañosas de Europa. La madera procedente de los bosques alpinos fue la primera materia prima que hizo mover las calderas a vapor. Luego, cuando los bosques mermaron, el carbón mineral las sustituyó. Pero, antes de que eso ocurriera, la leña y el carbón vegetal para la combustión doméstica también escaseaban y muchas veces tenían que ser transportados decenas de

kilómetros desde sus puntos de origen hasta los lugares de consumo. Prácticamente solo en las regiones de relieves más abruptos de la península ibérica y de la península itálica, los ecosistemas pudieron mantener parte de las redes de interacciones mutualistas entre animales y plantas originales.

Córvidos

En general, los córvidos (familia Corvidae) suelen transportar y almacenar semillas relativamente grandes en el suelo y en cavidades. Como en el caso de los roedores diseminadores, muchas de las semillas no recuperadas germinan y algunas forman plantas jóvenes y adultas. A diferencia de los roedores terrestres, los córvidos son capaces de transportar este tipo de semillas a distancias mucho mayores y con frecuencia las almacenan individualmente (no en pequeños grupos).

En el hemisferio norte, diversas especies pertenecientes a los géneros *Aphelocoma*, *Gymnorhinus*, *Cyanocitta* (América del Norte), así como *Garrulus* y *Nucifraga* (Eurasia), se encuentran entre los principales diseminadores de semillas de Fagaceae y Pinaceae, en determinados casos a distancias relativamente grandes (Pesendorfer et al., 2016).

En Europa Occidental, el arrendajo (*Garrulus glandarius*) se encuentra entre las principales especies diseminadoras de *Quercus* spp., siendo a veces clasificada como especie clave (*keystone species*) en las fagosilvas de Europa (Guix & Ruiz, 2003; Hougner et al., 2006). Por tratarse de una especie forestal, el arrendajo suele ser poco común en las dehesas y en los montados muy abiertos (Catry et al., 2010). En zonas mediterráneas de la península ibérica donde dominan los mosaicos de bosques y áreas de vegetación abierta se estimó que el arrendajo puede llegar a diseminar bellotas de *Quercus ilex* a distancias de entre 250 y 1.000 m de los árboles madre (Gómez, 2003).

También las especies de *Corvus* son potenciales diseminadoras de semillas, incluyendo algunas de grandes dimensiones como las de *Juglans regia* (Pesendorfer et al., 2016) y *Quercus* spp. (Vander Wall, 2001). En menor medida, la urraca (*Pica pica*) también dispersa semillas de Fagaceae (Vander Wall, 2001), en este caso en pinares y en ecotonos de bosques y formaciones abiertas.

En diversas zonas de montados de sobro (*Quercus suber*) y/o azinho (*Quercus ilex*) del Alentejo portugués donde no existen ardillas (*Sciurus vulgaris*) y donde los arrendajos escasean o están ausentes se ha observado que las bellotas de *Quercus* spp. suelen ser dispersadas por cuervos (*Corvus* spp.). Así pues, es frecuente encontrar plantas jóvenes de *Quercus suber* creciendo espontáneamente bajo las hileras de viñas viejas o abandonadas.

En algunos parques públicos de la ciudad de Barcelona donde tampoco hay ardillas, es habitual encontrar plantas jóvenes de *Quercus* spp. y *C. avellana* creciendo espontáneamente bajo plantas leñosas pertenecientes a otras especies. En determinadas épocas del año se ha podido observar en estos parques cómo las urracas enterraban semillas grandes bajo la hojarasca, a escasos centímetros de distancia de los troncos de árboles y arbustos. En este sentido, se ha observado que *P. pica* y algunas especies de *Corvus* a veces dejan caer bellotas en el suelo del bosque mientras las transportan en vuelo o mientras intentan comerlas. Incluso también la paloma torcaz (*Columba palumbus*; Columbidae), una especie que actúa mayoritariamente como depredadora de semillas por vía digestiva, puede dejar caer bellotas en el suelo cuando es perseguida por otra paloma o una rapaz.

Por lo general, la intervención por parte de especies de aves frugívoras migrantes en la diseminación de diásporas vegetales aumenta las posibilidades de que las semillas que ingieren puedan ser transportadas a áreas situadas a grandes distancias del lugar donde se encontraban originalmente. Sin embargo, las especies recolectoras-almacenadoras, cuando transportan semillas, suelen realizar desplazamientos a distancias relativamente cortas en el ámbito de sus áreas vitales. Aunque algunos córvidos a veces también migran, cuando lo hacen, no transportan semillas grandes en el pico, como castañas, bellotas y avellanas.

A pesar de que en general las distancias de transporte de semillas por los córvidos no llegan a ser tan largas como las del *Homo sapiens*, estas aves desempeñan un papel

ecológico muy importante, ya que pueden dispersar semillas en ambientes donde los humanos no suelen transportarlas habitualmente. Por ejemplo, los ejemplares jóvenes de *C. avellana* que colonizan los límites superiores de distribución de la especie en las zonas montañosas (ya junto a la franja de dominio de las coníferas) frecuentemente surgen a partir de semillas diseminadas por estas aves.

Cabe destacar también el importante papel que desempeñan los córvidos (sobre todo, los arrendajos) en la restauración ambiental de ecosistemas mediterráneos, papel que puede ser potenciado si se aplican determinadas acciones que faciliten la dispersión de semillas grandes por parte de estas aves (Rey Benayas et al., 2008; Rey Benayas & Bullock, 2012; Pesendorfer et al., 2016).

Primeros estadios de colonización

Una forma indirecta de analizar el resultado de la dispersión de semillas de una especie o un conjunto de especies es evaluar la colonización temprana, es decir, los primeros estadios de colonización. Se trata de un procedimiento que no nos permite saber, por ejemplo, cuántas semillas de cada especie han sido dispersadas en un área, puesto que una cierta cantidad de estas semillas después acabará siendo destruida por depredadores de semillas (depredación posdispersión) o no llegará a germinar y crecer por no ser depositada en un lugar adecuado. Por tanto, no es un método de evaluación ni de la eficiencia ni de la eficacia de la dispersión, pero nos permite saber si la colonización de una especie en un área determinada es elevada o baja. Con este fin, es posible emplear diferentes métodos y análisis. Uno de ellos consiste en realizar muestreos en la superficie del suelo por cuadrantes (que pueden ser de 1 x 1 m o de 10 x 10 m) y contar todas las plántulas y plantas jóvenes hasta una cierta altura arbitraria (predeterminada).

Por ejemplo, en una de estas evaluaciones realizadas a comienzos de la década del 2000 en dos áreas de estudio con superficies próximas, se centró la atención en los primeros estadios de colonización de las especies del género *Quercus*. Una de ellas se situó en el Parque Natural de la Serra de Collserola (aproximadamente 8.000 ha, provincia de

Barcelona, Catalunya) y otra en el Pinhal de Leiria (11.667 ha, concelho da Marinha Grande, Portugal). Se realizaron 1.230 cuadrantes de vegetación en los que se contaron todas las plántulas y plantas jóvenes (en este caso de hasta 2 m de altura) repartidos por el Parque de Collserola (712 cuadrantes) y por el Pinhal del Leiria (518 cuadrantes). Se utilizó el índice probabilístico (IP) y su equivalente para efectos de comparación (IP'') con el fin de determinar la presencia de cada especie en el conjunto de cuadrantes de cada área (véase el capítulo IV: Insularidad continental). Aunque algunas especies de *Quercus* habitan en ambas áreas (ej.: *Quercus coccifera*), otras tan solo se encuentran en una de ellas (ej.: *Quercus x cerriodes*, en Parque de Collserola, y *Quercus robur*, en el Pinhal de Leiria).

Los resultados del muestreo pusieron en evidencia que la presencia de *Quercus coccifera* en los cuadrantes era mucho mayor en el Pinhal de Leiria (IP'' = 61,59) que en el Parque de Collserola (IP'' = 2,55). Esta gran diferencia podría deberse a que existe más superficie de hábitats favorables a la colonización de esta especie en Leiria que en Collserola. Sin embargo, está claro también que en Leiria la especie cuenta con un buen sistema de dispersión de sus semillas que le permite alcanzar y colonizar estos hábitats. Al comparar los resultados de colonización temprana de las especies de robles que habitan cada área, se evidencia también una diferencia notable: en Collserola, se obtuvo un IP'' = 14,71 para *Quercus x cerriodes*, mientras que, en Leiria, se obtuvo un IP'' = 0,98 para *Q. robur* (Guix & Ruiz, 2003).

La ardilla roja no habita el Pinhal de Leiria (o al menos no lo habitaba cuando esta área fue muestreada a comienzos del 2000), mientras que las densidades poblacionales de arrendajos halladas en esta área durante este estudio fueron hasta nueve veces más bajas que las encontradas para esta especie en Collserola (Guix & Ruiz, 2003).

Durante los muestreos, se pudo constatar también que el número de matrices de dispersión (árboles adultos) de *Q. robur* en el Pinhal de Leiria y su entorno eran muy escasos en comparación con las matrices de dispersión de *Quercus x cerriodes* en el Parque de Collserola (que en este último caso eran mucho más abundantes y se encontraban mejor repartidas a lo largo de todo el parque). Así pues, esta escasez de

robles adultos productores de bellotas en Leiria, podría explicar en parte la baja tasa de colonización encontrada en los cuadrantes de muestreos en esta área.

La sinzoocoria en el contexto de las redes de interacciones animales-plantas

La sinzoocoria (dispersión de diásporas vegetales por animales recolectores-almacenadores) es un tipo de interacción animal-planta con una particularidad dual cuando se aplica a la dispersión de bellotas y otros tipos de semillas con abundante material de reserva: el animal es al mismo tiempo depredador y dispersor de las diásporas que recoge. Por tanto, estos animales no actúan exclusivamente como antagonistas o como mutualistas, posicionándose más bien en un continuo entre los dos tipos de interacciones entre organismos (Gómez et al., 2019).

***Homo sapiens*: cazadores, recolectores y diseminadores**

La actual relación que diversos grupos indígenas de las tierras bajas amazónicas mantienen con los bosques húmedos nos permite especular sobre el papel de los humanos como dispersores de semillas hace miles de años. Sabemos que el *Homo sapiens* disemina semillas de un gran número de especies, ya sea porque las transporta de manera inadvertida en su ropa (epizoocoria) o en el interior del tracto digestivo (endozoocoria), ya sea porque las traslada activamente a través de distintos medios.

De esta forma, es lícito pensar que tanto un *Australopithecus anamensis* como un *Homo erectus* o un *Homo ergaster* podían ejercer también de diseminadores activos y pasivos de semillas. De hecho, existen evidencias de la recolección de frutos y semillas por parte de *Homo* sp. (probablemente *H. erectus*) hace cerca de 780.000 años en Gesher Benot Ya'aqov (Israel) (Barras, 2016; Melamed et al., 2016). Por tanto, no resulta difícil imaginar a grupos de neandertales (*Homo neanderthalensis*) persiguiendo rebaños de grandes herbívoros durante días con un gran número de semillas enganchadas en las pieles con

las que se cubrían para protegerse del frío. A pesar de que, a lo largo de la historia evolutiva de los homínidos, las proteínas de origen animal fueron ganando peso en la dieta (Andrews & Johnson, 2020), los frutos y las semillas nunca dejaron de ser un recurso alimentario de primer orden. Así pues, es probable que, a medida que las distintas especies de *Homo* se extendían por nuevos territorios, fueran también diseminando semillas (por exo- y endozoocoria) y transformando lentamente sus entornos.

Por otra parte, tampoco es difícil imaginar a grupos de *Homo neanderthalensis* y *H. sapiens* del Paleolítico acarreado semillas que les eran útiles hacia sus campamentos sedentarios o provisionales de caza (véase, por ejemplo, Henry et al., 2014; Sistiaga et al., 2014), de forma similar a como hacen todavía hoy día los indios nukak y yanomamö de la región noroccidental de la Amazonía.

De hecho, la paleontología y la arqueología han aportado diversos indicios de la existencia de interacciones mutualistas entre homínidos y plantas. En este sentido, cabe destacar que las bellotas (*Quercus* spp.) han sido extensivamente utilizadas como fuente de alimento por los humanos desde el Paleolítico (Maluquer, 1972; Caro Baroja, 1977; Jørgensen, 1977; Mason, 1992; Martín Colliga, 1992; Senna-Martinez, 1994, 1995; Zapata, 1996; Buxó, 1987, 1997; Alonso, 2000; Mason & Hather, 2000; Hather & Mason, 2002; Šálková et al., 2011; Peña-Chocarro et al., 2017; Pérez-Jordà et al., 2017). Por otro lado, las bellotas también han sido empleadas para otros fines (alimento para el ganado, curtido de pieles, teñido de tejidos, etc.).

En distintos asentamientos neolíticos del centro de Portugal se han encontrado restos de bellotas carbonizadas junto a carbón vegetal en cabañas de los asentamientos neolíticos. Probablemente las bellotas eran un recurso alimentario importante para las poblaciones humanas de la península ibérica hace 5.000 años. Aparentemente las bellotas eran recogidas y transportadas en grandes cantidades a los campamentos de tipo estacional, y después tostadas en cavidades hechas en el suelo y trituradas para elaborar harinas (Senna-Martinez, 2000; Senna-Martinez & Ventura, 2000). De este modo, los humanos probablemente minimizaban los efectos de las altas concentraciones de taninos y otros compuestos químicos presentes en las bellotas sometiéndolas a altas temperaturas y procesándolas (macerándolas, tostándolas, asándolas, hirviéndolas, triturándolas,

moliéndolas, lavando, lixiviando y/o fermentando la pasta resultante, etc., tal y como aún se sigue haciendo actualmente). Probablemente también estas poblaciones humanas seleccionaban tanto especies como árboles concretos que producían bellotas con menores concentraciones de taninos para su uso en la alimentación.

Más recientemente, se han encontrado también restos de bellotas en yacimientos arqueológicos en Huelva (España) que se remontan a los siglos IX-VIII a.C. (Pérez-Jordà et al., 2017). Por lo general, las poblaciones humanas actuales que aún recolectan bellotas para el consumo propio, en Europa y Norteamérica (véase más adelante), buscan selectivamente las “bellotas dulces”, es decir, con mayor palatabilidad y con menos taninos, en detrimento de las bellotas “amargas”. Estas bellotas dulces también suelen ser las más comúnmente recolectadas y ofrecidas a los cerdos estabulados.

Quercus ilex abarca una gran variabilidad de características morfométricas y químicas a lo largo de su amplia distribución geográfica (Valero Galván et al., 2011a, Valero Galván et al., 2011b). Determinadas especies, poblaciones o variedades que producen bellotas dulces (cf. Rigo & Caudullo, 2016) presentan una distribución geográfica más amplia que las que producen bellotas amargas (Pereira Sieso & García Gómez, 2002).

Una de las especies de *Quercus* cuyas bellotas suelen aparecer en los yacimientos arqueológicos neolíticos europeos es *Q. robur* (o tentativamente identificadas como *Quercus* cf. *robur*; Senna-Martinez, 2000; Senna-Martinez & Ventura, 2000). Precisamente se trata de una especie que contiene concentraciones de taninos relativamente bajas en comparación con otras especies de robles y encinas y que actualmente aún se utiliza como fuente de alimento (Šálková et al., 2011). Así pues, su amplia distribución geográfica en Europa y Asia Occidental (cf. Cottrell et al., 2002; Petit et al., 2003; Moracho et al., 2016) en parte podría deberse a la intervención humana como agente diseminador de semillas a largas distancias.

Considerando además que las concentraciones de carbohidratos, grasas, proteínas, aminoácidos, vitaminas y fibras son muy variables en el género *Quercus* (véase, por ejemplo, Šálková et al., 2011), es posible que otras características hayan sido también seleccionadas por el hombre, por medio del paladar y la consistencia.

Aunque durante la recolección de bellotas destinadas a la alimentación humana y animal se haya producido un largo proceso de selección de especies y variedades de *Quercus* productoras de achenios más “dulces” (ej.: *Quercus robur*, *Q. rotundifolia*) en detrimento de los más “amargos” (ej.: *Quercus coccifera*), esto no excluye que distintas poblaciones humanas hubieran recolectado y diseminado también especies que producen bellotas menos palatables. De este modo, se han encontrado también restos de bellotas de *Q. coccifera* (que suelen contener elevadas concentraciones de taninos) en yacimientos del Bronce argárico en la península ibérica, destinadas a un posible uso medicinal (Buxó, 1997).

Las bellotas han sido un recurso abundante y fácil de obtener en Europa durante el otoño, de forma que es probable que los pastores trashumantes del Neolítico las utilizaran a menudo para alimentarse durante sus desplazamientos con el ganado. En esta época del año, cuando estos pastores se alejaban de las florestas en busca de pastos naturales, harían provisiones de estas semillas. En sus idas y venidas hacia los bosques cercanos, las bellotas que eran descartadas (ej.: por la disponibilidad a otros recursos alimentares) podrían ser dispersadas en ambientes adecuados para su germinación y colonización. De este modo, los prados naturales de altitud situados por encima de los límites de los bosques (ej.: en los Alpes y en los Pirineos) podrían haber sido los corredores de dispersión para algunos *Quercus* spp., así como para especies vegetales pertenecientes a otros grupos (Guix, 2008).

Balanoculturas

Este término hace referencia a sociedades humanas con dietas basadas en el consumo de bellotas. Evidencias arqueológicas apuntan a que estas sociedades se dieron en regiones tan distantes entre sí como Eurasia y América del Norte a principios del Holoceno. En este sentido, en 2005, William B. Logan propuso que no todos los grupos humanos pasaron directamente de ser cazadores de grandes animales a agricultores. Según este autor, durante mucho tiempo, diversos grupos que habitaban el hemisferio norte habrían sido balanófagos (consumidores de bellotas) antes y durante el desarrollo de los procesos de domesticación de plantas y animales. Es decir, las bellotas habrían desempeñado un importante papel de transición entre la caza o la recolección fortuita y el desarrollo de la agricultura (Logan, 2005). Actualmente las bellotas siguen constituyendo una parte muy importante de la dieta de algunos grupos indígenas de California.

La actividad recolectora de bellotas por los humanos siguió siendo bastante generalizada durante la Edad del Hierro, cuando la agricultura cerealista y de leguminosas adquirió importancia en Europa (Buxó, 1997). Así pues, es relativamente frecuente encontrar restos carbonizados de bellotas en los yacimientos de la primera Edad del Hierro (625-575 a.C.; ej.: en el Turó de la Font de la Canya, Avinyonet del Penedès, Catalunya) junto con semillas de distintas especies de plantas silvestres y cultivadas. En este sentido, Sanmartí y Santacana (2005) determinaron una importancia relativa del 30% (en relación con otros frutos) en el consumo de bellotas en la Catalunya subpirenaica durante la primera Edad del Hierro y del 16% durante el período Ibérico. Por otro lado, los abundantes restos de residuos de bellotas encontrados en el yacimiento íbero del Barranc de Gàfols (Ginestar), de la primera mitad del siglo VI a.C., sugieren que estas semillas eran también molidas para la elaboración de harina y posiblemente procesadas en forma de pan o galletas (Sanmartí et al., 2000; Sanmartí & Santacana, 2005). Indicios similares recolectados en otros yacimientos arqueológicos de la península ibérica indican que estas prácticas

estaban bastante extendidas durante el Bronce Final y la Edad del Hierro (véase, por ejemplo, Oliveira et al., 1991).

Los futuros estudios sobre genética de poblaciones de *Quercus* y otras plantas leñosas que producen semillas de medianas y grandes dimensiones podrán aportar luz sobre la dispersión de estas plantas en el final del período Cuaternario.

¿Hemos dejado de ser recolectores?

En realidad siempre hemos sido una especie recolectora de recursos naturales diversos. Con el tiempo, las formas y las técnicas de recolección han cambiado bastante, pero incluso las más antiguas aún se mantienen en la actualidad (por ejemplo, la recogida de plantas silvestres con usos medicinales, de plantas y setas para la alimentación, etc.). Estos hábitos continúan teniendo implicaciones ecológicas considerables. Por ejemplo, la recogida, el transporte y el descarte de semillas para diversos fines continúan practicándose en muchas zonas rurales repartidas por el mundo y tienen una considerable incidencia en la dispersión de diversas especies de plantas autóctonas y foráneas (véase el anexo II). La recogida y el transporte de setas en áreas boscosas contribuyen también a la diseminación de las esporas de hongos en estos ambientes.

Hasta mediados del siglo XX, la práctica de confeccionar pan de bellota se encontraba aún bastante extendida por diversas zonas rurales de la península ibérica. En la década de 1990, aún era posible encontrarse con pastores y agricultores de subsistencia que recolectaban bellotas de *Quercus ilex* de forma selectiva (mayoritariamente de azinheiras doces) en los montados portugueses y las transportaban a otros lugares donde las procesaban para confeccionar harina y pan.

Poco a poco, las interacciones mutualistas entre diversas especies de *Quercus* y los humanos se transformaron en un tipo de relación mucho más profunda. En los montados del sur de Portugal y en las dehesas del sudoeste de España, las encinas y muy especialmente los alcornoques han sido manejados por comunidades humanas desde como mínimo la colonización romana. En estos ecosistemas sabanoides de origen

antrópico, la actividad forestal se alía con la pastoril tradicional. Así pues, es probable que la influencia modeladora de la actividad humana en la vegetación y el paisaje sea bastante más antigua (Blondel, 2006; Ellis et al., 2021), gracias al uso del fuego como herramienta de renovación y ampliación de los pastizales.

Sin embargo, con la ampliación de la agricultura de tipo cerealista, la recolección de bellotas como fuente de alimento humano fue disminuyendo hasta convertirse en una actividad meramente testimonial. No obstante, como se ha mencionado ya, algunas comunidades indígenas norteamericanas todavía recolectan regularmente bellotas para su consumo (Heizer, 1978; Kroeber, 1984), de forma similar a algunas comunidades de agricultores tradicionales de Portugal y España, que recolectan periódicamente bellotas para confeccionar harinas, pan, dulces y quesos o para consumirlas asadas.

Además de en la península ibérica, la recolección y la ingesta de bellotas perdura todavía hoy (a pequeña escala) en otras regiones, como en el sur de Italia, Turquía, así como en determinadas zonas de Asia. Actualmente, gran parte de la recolección de este tipo de semillas se destina a la alimentación del ganado porcino. Por ejemplo, en el Alentejo y en el norte de Portugal, los niños a veces reciben el encargo de recoger bellotas para suministrarlas a los cerdos estabulados de explotaciones de tipo familiar. Por otra parte, recientemente se ha observado un modesto resurgimiento en el consumo de bellotas y sus subproductos. Así pues, actualmente (2021) es posible encontrar pan, bizcochos y otros productos confeccionados con bellotas en el Mercado da Ribeira (Cais do Sodré) en Lisboa.

Tal y como ocurre aún hoy día, en este proceso de selección, recogida y transporte de semillas de *Quercus* es probable que muchas semillas se perdieran por el camino o fueran descartadas alrededor de los antiguos asentamientos humanos. De esta forma, posiblemente algunas especies de robles y encinas han extendido de forma considerable sus respectivas áreas de colonización.

Consideraciones finales

Por lo general, las especies que producen semillas grandes en Europa (ej.: *Aesculus hippocastanum*, *Castanea sativa*, *Juglans regia*), cuando son diseminadas exclusivamente por la fauna (es decir, sin intervención humana), presentan una capacidad de colonización espontánea más reducida que las especies que producen semillas medianas (ej.: *Corylus avellana*) y pequeñas (ej.: *Fagus sylvatica*). Esto se debe, por un lado, a que las semillas grandes suelen contar con un número menor de especies potencialmente diseminadoras, y por otro, a que este tipo de diáspora vegetal suele ser dispersada a distancias más cortas que las semillas pequeñas.

Los humanos, al buscar semillas grandes comestibles (por tanto, con mayor biomasa potencialmente nutritiva), tienden a romper esta tendencia y diseminan sus semillas a distancias mayores. Sin embargo, con la disminución de la actividad recolectora tradicional por parte de las poblaciones rurales en las últimas décadas, este fenómeno parece haberse reducido.

El hecho de que muchas especies de córvidos y roedores entierren las semillas que diseminan constituye una clara ventaja para las plantas, dado que este comportamiento en un principio ofrece a estas diásporas mayores posibilidades de sobrevivir a la depredación (Cheng et al., 2007; Portolés, 2009).

Sin embargo, es necesario tener en cuenta que algunas de estas especies diseminadoras (entre las cuales se encuentran representantes del género *Sciurus*) con frecuencia realizan incisiones en los embriones de las semillas antes de almacenarlos, lo que impide su germinación (Vander Wall, 2001). Otras especies a veces almacenan parte de las semillas en lugares que podrían ser considerados como poco o nada adecuados a la colonización (ej.: cavidades en los árboles, muros, entre piedras, etc.). Aunque algunas de ellas consiguen germinar y crecer en estos lugares hasta el estadio de planta joven, difícilmente logran alcanzar la fase adulta (figura 6).



Figura 6. Planta joven de avellano (*Corylus avellana*) creciendo en la pared de un granero abandonado en Toses, comarca del Ripollès, Catalunya (Foto: Proyecto Neopangea).

Cabe considerar también que muchas de las semillas diseminadas en el suelo y que no son enterradas rápidamente son cubiertas por la hojarasca durante el otoño en las florestas caducifolias holárticas. Los períodos de dormancia de las semillas grandes en las plantas que producen frutos secos suelen ser más bien cortos (en algunas especies, de tan solo unas pocas semanas; Vander Wall, 2001), lo que, en un principio, reduciría las posibilidades de que fueran depredadas.

En Sierra Nevada (sudeste de España), Gómez et al. (2003) detectaron que menos del 4% de las bellotas de *Quercus pyrenaica* depositadas en sitios conocidos (diseminación experimental) sobrevivieron hasta producir plántulas, incluso cuando estas eran enterradas a 4 cm de profundidad en el suelo. En este caso, los autores estimaron que gran parte de estas bellotas eran depredadas por jabalíes (*Sus scrofa*) y ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*).

Tal y como se ha señalado, las distancias de transporte de las semillas de grandes dimensiones por los humanos pueden ser bastante mayores en comparación con las

distancias que alcanzan aquellas que suelen ser diseminadas por roedores y aves, lo que aumenta las posibilidades para estas plantas de colonizar nuevas regiones y ambientes.

Hasta el final del Medievo, gran parte de las plantas cultivadas con finalidades alimentarias (ej.: granos, legumbres, frutos) en la península ibérica llegaron de regiones orientales lejanas (Asia) centenares o miles de años antes. Entre ellas, la casi totalidad de las plantas productoras de los frutos secos que se consumían entonces.

Durante la Baja Edad Media, la circulación de productos en la región mediterránea de Europa era ya bastante rápida. Cualquier novedad aparecida en Oriente Próximo, a través de las rutas de la seda y de las especias, se difundía a gran velocidad por la región mediterránea occidental. Una pista de cómo sería la velocidad de penetración de nuevos productos de Oriente a Occidente en la cuenca mediterránea en esta época nos la proporciona la dinámica de propagación de la epidemia de la peste negra en el siglo XIV. En el año 1347, el brote surgido en Constantinopla (posiblemente llegado desde Crimea) se extiende rápidamente a Anatolia y Egipto, y luego a Chipre, Rodas, Palestina, la Meca, Armenia y Bagdad. Por el mar y desde Constantinopla en el mismo año llega también rápidamente a Sicilia, Venecia y a algunas regiones de la Provenza. Tan solo un año después, la epidemia alcanza ya la península ibérica y el noroeste de África (Dudley & Stolton, 1996).

En gran parte de las especies que producen frutos carnosos domesticadas por el hombre (ej.: *Prunus* spp., *Malus* spp., *Pyrus* spp.), la selección de aquellas variedades que produjeran un mayor volumen de biomasa aprovechable hizo que las semillas consumibles de los frutos secos aumentasen progresivamente de tamaño. Este fenómeno habría reducido el número de especies potencialmente diseminadoras de las semillas más grandes y aumentado la dependencia de estas variedades a la antropocoria.

Probablemente, diversas especies leñosas europeas cuyas semillas no eran habitualmente comercializadas (por ejemplo, diversas especies pertenecientes a los géneros *Quercus* y *Fagus*), pero sí frecuentemente recogidas para consumo humano y para la alimentación del ganado porcino y de otros animales domésticos, fueron ampliamente diseminadas por el hombre.

Tal como se ha comentado anteriormente, la capacidad de colonización de una especie vegetal en un lugar dado no siempre es una buena medida de su capacidad de dispersión. Es cierto que una elevada tasa de colonización temprana de un tipo de planta puede ser un indicativo de que existen dispersores eficaces de sus diásporas en una determinada área. Por ejemplo, en algunas laderas del valle del río Llobregat (Catalunya) cubiertas por pinares de *Pinus halepensis*, sin *Quercus* spp. adultos, se han encontrado hasta 49 plántulas y plantas jóvenes de menos de 0,30 m de altura de *Quercus x cerrioides* y 9 de *Quercus ilex* en parcelas de 10 m² de sotobosque. Sin embargo, tampoco la ausencia de colonización puede interpretarse siempre como una escasa capacidad de dispersión de sus diásporas. Algunas especies pertenecientes a la familia Fagaceae tienen unos requerimientos edáficos y microclimáticos bastante específicos para crecer y establecerse con éxito. Un ejemplo ilustrativo es el del alcornoque (*Quercus suber*), que suele colonizar y desarrollarse bien en suelos silíceos (pobres en calcio) y bastante permeables. Así pues, hay regiones del Mediterráneo occidental en las que esta especie se encuentra en elevadas densidades poblacionales en determinados lugares o forma agrupamientos muy restringidos, o incluso está ausente en otros.

Las interacciones mutualistas entre los humanos y las plantas que producen los frutos secos que les han servido de alimento durante miles de años han inducido procesos de selección (por palatabilidad, fácil digestión, oferta de biomasa, etc.) que han influido y modificado las características de las semillas de estas plantas (concentraciones de taninos y otros compuestos químicos, nutrientes, tamaño de los frutos, etc.) en el proceso de domesticación incipiente (prácticas forestales) y más tarde de plena domesticación (por medio de cultivos).

Los procesos de domesticación frecuentemente se presentan como gradientes con poblaciones silvestres y poblaciones cultivadas en ambos extremos. En el caso de algunas especies silvícolas (ej.: *Corylus avellana*), estos procesos parecen ser más evidentes. En otros, sin embargo, son más crípticos. Este puede ser el caso de determinadas poblaciones de *Quercus ilex* o de *Q. robur* que habrían pasado por procesos de domesticación (incipientes en algunos casos y semidomesticación en otros), de forma

similar a lo ocurrido con determinadas especies de árboles y palmeras en la Amazonía (véase, por ejemplo, Clement, 2006, Clement et al., 2010, 2015).

Con la disminución o incluso el completo abandono de las actividades tradicionales de recolección de semillas es probable que muchas de las especies de fagáceas y juglandáceas que producen semillas grandes hayan reducido su capacidad de dispersión, tanto en sus áreas de distribución natural como en aquellas áreas donde fueron introducidas.

Los fenómenos migratorios y de éxodo rural hacia las grandes ciudades iniciado a mediados del siglo XX favorecieron en gran medida la recuperación de los bosques nativos en diversas regiones de Europa. Sin embargo, este proceso de recuperación espontánea de áreas que antaño estaban cubiertas por vegetación nativa ha sido bastante desigual. Mientras que, en gran parte de la península ibérica, las masas forestales han experimentado un notable aumento en las últimas siete décadas, en otras grandes regiones esto no ha ocurrido. Por ejemplo, la capacidad de recuperación natural de las superficies perdidas de bosques que contenían elevadas densidades de especies de *Quercus* en Escocia (en este caso, *Quercus robur* y *Q. petraea*) ha sido mucho menor que en la península ibérica y otras regiones de Europa. Este fenómeno se observa en las Lowlands o Tierras Bajas escocesas (donde los robledales son más frecuentes), pero sobre todo en las zonas de bosques de abedules, robles y avellanos de las Highlands (las Tierras Altas escocesas). Aun teniendo en cuenta que determinadas zonas del noreste de Escocia no son climáticamente favorables a los bosques de robles, se esperaría encontrar cierto grado de colonización espontánea (a pequeña escala) en los fondos de los valles y en los drenajes. Incluso en determinadas áreas naturales protegidas, como el Parque Nacional Loch Lomond & Trossachs, donde existen grandes robles aislados, no se observan indicios de colonización de *Quercus* spp. en extensas zonas.

No obstante, en el norte de Escocia existen potenciales diseminadores de bellotas, como la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) y diversas especies de córvidos (incluyendo el arrendajo), y además en esta vasta región no hay jabalíes (importantes depredadores de bellotas en otras regiones de Europa). Un supuesto sobrepastoreo por ovejas, cabras y vacas (que puede influir en la supervivencia de las plántulas y plantas jóvenes de las especies

caducifolias de *Quercus*) podría ser un importante factor que contribuyera a la escasa regeneración de los robledales. Sin embargo, en diversas zonas del país donde el pastoreo de ungulados domésticos es escaso o prácticamente inexistente con frecuencia no se detectan tampoco elevadas tasas de colonización espontánea de robles. Por otro lado, la extinción en Escocia de grandes mamíferos carnívoros (ej.: *Ursus arctos*, *Canis lupus*, *Lynx lynx*) no permite una regulación natural de las poblaciones de cérvidos (ej.: *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *C. nippon*), por lo que el pastoreo y el ramoneo excesivos en los sotobosques por parte de estos herbívoros podría encontrarse entre las principales causas de esta escasa recuperación natural.

Por lo general, las plántulas y plantas jóvenes de los robles necesitan cierto grado de sombreado y un suelo bien estructurado, con suficiente materia orgánica que permita la retención de humedad en su superficie (anexo III). Estas condiciones normalmente no se dan en los primeros años de abandono de los pastizales. En muchos casos es necesario primero que se genere una sucesión ecológica con arbustos y árboles de especies pioneras que, por un lado, permitan que las especies arborícolas diseminadoras de bellotas utilicen estos nuevos espacios con cierta frecuencia y, por otro, que propicien las condiciones idóneas para la germinación de las bellotas y la colonización de plantas jóvenes (figura 7) (obs.: algunas especies de roedores de suelo entierran bellotas en los pastizales).



Figura 7. Primeros estadios de la formación de un bosque mixto en una antigua zona de pastizales y campos de cultivo situada junto a Drippan, florestas de Glen Finglas (the Trossachs, Highlands escocesas) (Foto: Proyecto Neopangea).

Sin embargo, si un gran número de plantas pioneras y plántulas de robles son consumidas por herbívoros, este proceso de sucesión ecológica se puede ver gravemente afectado. El exceso de pastoreo de los cérvidos sobre las plántulas y plantas jóvenes de sotobosque es bastante evidente en Loch Lomond Oakwoods y muchos otros robledales escoceses, y podría estar afectando también las tasas de colonización por *Quercus* spp. incluso en áreas donde históricamente existen estos tipos de florestas.

Por otro lado, es posible que las bajas densidades de arrendajos y ardillas rojas europeas en algunas zonas estén influyendo negativamente también en las tasas de dispersión de las especies de *Quercus* y en su capacidad de reclutamiento. En este sentido, cabe destacar que los arrendajos y otras especies de córvidos están catalogadas como especies cinegéticas en el Reino Unido (véase la Directiva 92/43/CEE del Consejo, de 21 de mayo de 1992, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y la flora silvestres).

Por último, cabe considerar también que gran parte de las masas forestales que existen actualmente en las islas británicas aún se encuentran bastante aisladas (por pastizales y cultivos diversos) y distantes entre sí, lo que probablemente dificulta los desplazamientos por parte de los potenciales dispersores de semillas de *Quercus* spp.

Agradecimientos

A Sofia Cruz Alves Guix, Isabel Cruz Alves, Lluís Jover, Berta Boira, Montse Mascó, Josep Maria Mascó, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras y Núria López Mercader. A Diana Mota y Noemí Cortés por la revisión del castellano.

Referencias bibliográficas

- Alonso, N. 2000. Registro arqueobotánico de Cataluña Occidental durante el II milenio a.n.e. *Complutum* 11: 221-238.
- Andrews, P. & Johnson, R.J. 2020. Evolutionary basis for the human diet: consequences for human health. *J. Intern. Med.* 287: 226-237. DOI: 10.1111/joim.13011
- Arrázola Paternina, G.; López-Higuera, F.D. & Grané Teruel, N. 2015. Evolución del contenido de amigdalina y prunasina durante el desarrollo de la almendra (*Prunus dulcis* Miller) / Evolution of the amygdalin and prunasin content during the development of almond (*Prunus dulcis* Miller). *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 32: 63-81.
- Balaguer-Romano, R.; Barea-Marquez, A.; Ocaña-Calahorro, F.J.; Gomez, J.M.; Schupp, E.W.; Zhang, J. & Rubio de Casas, R. 2021. The potential role of synzoochory in the naturalization of almond tree. *Basic and Applied Ecology* 50: 97-106. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.11.004>
- Barras, C. 2016. Paleo diet was a veggie feast with a side meat. *New Scientist* 232 (3103):7.
- Blondel, J. 2006. The “Design” of Mediterranean landscapes: a millennial story of humans and ecological systems during the Historic Period. *J. Hum. Ecol.* 34: 713. doi: 10.1007/s10745-006-9030-4
- Buxó, R. 1987. Adopción de la agricultura en el Nordeste de Cataluña. *Revista de Arqueología*. Nº 80.
- Buxó, R. 1997. *Arqueología de las plantas*. Ed. Crítica. Barcelona.
- Caro Baroja, J. 1977. *Los pueblos del Norte de España*. Ed. Txertoa. San Sebastián.
- Carrión, J.S.; Munuera, M.; Navarro, C. & Sáez, F. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. Viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum* 11: 115-142.
- Carrión, J.S.; Yll, E.I.; Walker, M.J.; Legaz, A.J.; Chaín, C. & López, A. 2003. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology & Biogeography* 12: 119-129.
- Catry, P.; Costa, H.; Elias, G. & Matias, R. 2010. *Aves de Portugal. Ornitologia do território continental*. Assírio & Alvim. Lisboa.
- Cheng, J.-R.; Xiao, Z.-S. & Zhang, Z. 2007. Effects of burial and coating on acorn survival of *Quercus variabilis* and *Quercus serrata* under rodent predation. *Chinese Journal of Ecology* 26(5): 668-672.

- Clement, C.R. 2006. Demand for two classes of traditional agroecological knowledge in modern Amazonia (Pp. 33-50). In: *Human impacts on Amazonia: the role of traditional ecological knowledge in conservation and development* (Posey, D.A. & Balick, M.J., eds.). Columbia University Press. New York.
- Clement, C.R.; Cristo-Araújo, M.; Coppens d'Eeckenbrugge, G.; Pereira, A.A. & Picanço-Rodrigues, D. 2010. Origin and domestication of native Amazonia crops. *Diversity* 2: 72-106. doi: 10.3390/d2010072
- Clement, C.R.; Denevan, W.M.; Heckenberger, M.J.; Junqueira, A.B.; Neves, E.G.; Teixeira, W.G. & Woods, W.I. 2015. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proc. R. Soc. B.* 282: 20150813. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0813>.
- Conedera, M.; Krebs, P.; Tinner, W.; Pradella, M. & Torriani, D. 2004. The cultivation of *Castanea sativa* (Mill) in Europe, from its origin to its diffusion on a continental scale. *Vegetation History and Archaeobotany* 13: 161-179.
- Cottrell, J.E.; Munro, R.C.; Tabbener, H.E.; Gillies, A.C.M.; Forrest, G.I.; Deans, J.D. & Lowe, A.J. 2002. Distribution of chloroplast DNA variation in British oaks (*Quercus robur* and *Q. petraea*): influence of postglacial colonisation and human management. *Forest Ecology and Management* 156: 181-195.
- Curtu, A.L.; Gailing, O. & Finkeldey, R. 2007. Evidence for hybridization and introgression within a species-rich oak (*Quercus* spp.) community. *BMC Evol. Biol.* 7: 218. DOI: 10.1186/1471-2148-7-218
- De Montis, A.; Bardi, M.A.; Ganciu, A.; Ledda, A.; Caschili, S.; Mulas, M.; Dessena, L.; Modica, G.; Laudari, L. & Fichera, C.R. 2014. Landscape planning and ecological networks. Part A. A rural system in Nuoro, Sardinia. *TeMA Journal of Land Use, Mobility and Environment* INPUT 2014 (Special Issue): 297-307. DOI: 10.6092/1970-9870/2485
- Dudley, N. & Stolton, S. (coord.) 1996. Boscanes decidues. *Biosfera*, vol. 7. Fundació Encyclopèdia Catalana. Barcelona. 438 p.
- Ellis, E.C. et al. 2021. People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *PNAS* 118 (17): e2023483118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023483118>
- Ferreira, A.F.; Guerreiro, M.; Álvares, F. & Petrucci-Fonseca, F. 2001. Distribución y aspectos ecológicos de *Sciurus vulgaris* en Portugal. *Galemys* 13 (nº especial): 155-170.
- Foca, G. et al. 2011. Chapter 76 – Seeds of Horse Chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) and their possible utilization for human consumption. *Nuts and Seeds in Health and Disease Prevention* 2011. Pp. 653-661. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-375688-6.10076-3>
- Gabrielli, A. 1994. La civiltà del castagno. *Monti e boschi* 65: 3.
- García Antón, M.; Romera, G.G.; Pagés, J.L. & Alonso Millán, A. 2006. The Holocene pollen record in the Villaviciosa Estuary (Asturias, North Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237: 280-292.

- Gerber, S.; Chadoeuf, J.; Gugerli, F.; Lascoux, M.; Buiteveld, J.; Cottrell, J.; Aikaterini, D.; Fineschi, S.; Forrest, L.L.; Fogelqvist, J.; Goicoechea, P.G.; Jensen, J.S.; Salvini, D.; Vendramin, G.G. & Kremer, A. 2014. High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe. *PloS One* 9(1): e85130. DOI: 10.1371/journal.pone.0085130
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584. DOI: 10.1034/j.1600-0587.2003.03586.x
- Gómez, J.M.; García, D. & Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn -and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- Gómez, J.M.; Puerta-Piñero, C. & Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155: 529-537.
- Gómez, J.M.; Schupp, E.W. & Jordano, P. 2019. Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biol. Rev.* 94: 874-902. DOI: 10.1111/brv.12481
- Guix, J.C. 2008. Iron, fire and sheep: their effects on the Holocene expansion of open vegetation in the Iberian Peninsula. *Revista d'Arqueologia de Ponent* 18: 139-145. <https://www.raco.cat/index.php/RAP/article/view/251817>
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 2003. *Estudi dels processos de dispersió i predació de llavors per vertebrats al Parc de Collserola. Quarta fase d'estudi – memòria de resultats. Juliol de 2003.* Informe no publicat. Departament de Biologia Animal (Vertebrats). Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Barcelona. 92 p.
- Guix, J.C.; Martín, M. & Ruiz, X. 2006. The advance of psittaciform species in the Iberian Peninsula: future ecological and economical impacts of new seed predators. In: *4th European Conference on Biological Invasions, Vienna* (Rabitsch, W.; Klingenstein, F. & Essl, F., eds.). NEOBIOTA. BfN-Skripten 184: 141. Bundesamt für Naturschutz. Bonn.
- Hajdas, I.; Schlumpf, N.; Minikus-Stary, N.; Hagedorn, F.; Eckmeir, E.; Schoch, W.; Burga, C.; Bonani, G.; Schmidt, M.W.I. & Cherubini, P. 2007. Radiocarbon ages of soil charcoals from the southern Alps, Ticino, Switzerland. *Nucl. Instr. and Meth. in Phys. Res. B* 259: 398-402.
- Hather, J.G. & Mason, S.L.R. 2002. Introduction: Some issues in the archaeobotany of hunter-gatherers. Pp. 1-14. In: *Hunter-gathers archaeobotany; Perspectives from the Northern Temperate zone* (Mason, S.L.R. & Hather, J.G., eds.). The Institute of Archaeology. London.
- Heizer, R.F. 1978. *Handbook of North American Indians*. Vol. 8. California. Smithsonian Institution. Washington.
- Hemery, G.E. 2000. *Juglans regia L: genetic variation and provenance performance*. PhD Thesis. University of Oxford. Oxford, UK. 184 p.

- Henry, A.G.; Brooks, A.S. & Piperno, D.R. 2014. Plant foods and the dietary ecology of Neanderthals and early modern humans. *Journal of Human Evolution* 69: 44-54.
- Homet-Gutiérrez, P.; Schupp, E.W. & Gómez, J.M. 2015. Naturalization of almond trees (*Prunus dulcis*) in semi-arid regions of the Western Mediterranean. *Journal of Arid Environments* 113: 108-113. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2014.10.005
- Hougnér, C.; Colding, J. & Söderqvist, T. 2006. Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. *Ecological Economics* 59: 364-374. DOI: 10.1016/j.ecolecon.2005.11.007
- Jørgensen, G. 1977. Acorns as food-source in the later stone age. *Acta Archaeologica* 48: 233-239.
- Kew 2013. *The plant list*. Kew Royal Botanic Gardens. Version 1.1 (September 2013). www.theplantlist.org
- Košňovská, J. 2013. The origin, archaeobotany and ethnobotany of sweet chestnut (*Castanea sativa* Miller) in the Czech Republic. *Interdisciplinaria Archaeologica* 4: 163-176.
- Kroeber, T. 1984. *Ishi, el último de su tribu*. Edit. Antoni Bosch. Barcelona.
- Logan, W.B. 2005. *Oak: The Frame of Civilization*. W.W. Norton & Co. 336 p.
- Maluquer, J. 1972. *Proceso histórico económico de la primitiva población peninsular*. Instituto de Arqueología y Prehistoria. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Martín Colliga, A. 1992. La economía de producción a lo largo del Neolítico en Cataluña (Pp. 203-229). In: *Elefantes, ciervos y ovicápridos*. Universidad de Cantabria.
- Mason, S.L.R. 1992. *Acorns in human subsistence*. Unpublished PhD thesis. Institute of Archaeology. University College London. London.
- Mason, S. & Hather, J. 2000. Parenchymateous plant remains. Pp. 415-425. In: *Hunter-gatherer landscape archaeology: The Southern Hebrides Mesolithic Project 1988-98*. Vol. 2 (Mithen, S., ed.). McDonald Institute: Cambridge Monographs Series. Cambridge.
- Mattioni, C.; Martin, M. A.; Pollegioni, P.; Cherubini, M. & Villani, F. 2013. Microsatellite markers reveal a strong geographical structure in European population of *Castanea sativa* (Fagaceae): evidence for multiple glacial refugia. *American Journal of Botany* 100: 951-961.
- McVay, J.D.; Hipp, A.L. & Manos, P.S. 2017. A genetic legacy of introgression confounds phylogeny and biogeography oaks. *Proceedings of the Royal Society B* 284. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0300>
- Melamed, Y.; Kislev, M.E.; Geffen, E.; Lev-Yadun, S. & Goren-Inbar, N. 2016. The plant composition of an Acheulian diet at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *PNAS* 113: 14674-14679. DOI: 10.1073/pnas.1607872113

- Mercuri, A.M.; Bandini Mazzanti, M.; Florenzano, A.; Montecchi, M.C.; Rattighieri, E. 2013. Olea, Juglans and Castanea: The OJC group as pollen evidence of the development of human-induced environments in the Italian peninsula. *Quaternary International* 303: 24-42.
- Moracho, E.; Moreno, G.; Jordano, P. & Hampe, A. 2016. Unusually limited pollen dispersal and connectivity of Pedunculate oak (*Quercus robur*) refugial populations at the species' southern range margin. *Molecular Ecology* 25: 3319-3331. DOI: 10.1111/mec.13692
- Moreno, A.; Pérez, A.; Frigola, J.; Nieto-Moreno, V.; Rodrigo-Gámiz, M.; Martrat, B.; González-Sampériz, P.; Morellón, M.; Martín-Puertas, C.; Corella, J.P.; Belmonte, A.; Sancho, C.; Cacho, I.; Herrera, G.; Canals, M.; Grimalt, J.O.; Jiménez-Espejo, F.; Martínez-Ruiz, F.; Vegas-Vilarrúbia, T. & Valero-Garcés, B.L. 2012. The Medieval climate anomaly in the Iberian Peninsula reconstructed from marine and lake records. *Quaternary Science Reviews* 43: 16-32.
- NASA 2020. *Global Climate Change (1880-2020)*. climate.nasa.gov
- Nixon, K.C. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In: Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests (Kappelle, M., ed.). Ecological Studies, vol. 185. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Oliveira, F.; Queiroga, F.; Dinis, A.P. 1991. O pão de bolota na cultura castreja. Pp. 251-268. In: *Paleoecologia e Arqueologia II* (Queiroga, F. & Dinis, A.P., eds.). Vila Nova de Famalicão.
- Paniagua-Zambrana, N.Y.; Bussmann, R.W. & Romero, C. 2020. *Juglans boliviana* (C.DC.) Dode *Juglans neotropica* Diels Juglandaceae. In: *Ethnobotany of the Andes* (Paniagua-Zambrana, N. & Bussmann, R., eds.). Ethnobotany of Mountain Regions. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-28933-1_155
- Peña-Chocarro, L.; Pérez-Jordà, G.; Alonso, N.; Antolín, F.; Teira-Brión, A.; Tereso, J.P.; Montes Moya, E.M. & López Reyes, D. 2017. Roman and medieval crops in the Iberian Peninsula: A first overview of seeds and fruits from archaeological sites. *Quaternary International* (2017): <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.09.037>
- Pereira Sieso, J, & García Gómez, E. 2002. Bellotas, el alimento de la Edad de Oro. *Arqueoweb* 4(2). 31 p.
- Pérez-Jordà, G.; Peña-Chocarro, L.; García Fernández, M. & Vera Rodríguez, J.C. 2017. The beginnings of fruit tree cultivation in the Iberian Peninsula: plant remains from the city of Huelva (southern Spain). *Veget. Hist. Archaeobot.* 9 April 2017. DOI: 10.1007/s00334-017-0610-6
- Pesendorfer, M.B.; Sillett, T.S.; Koenig, W.D.; & Morrison, S.A. 2016. Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: A review of a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration. *The Condor: Ornithological Applications* 118: 215-237. DOI: 10.1650/CONDOR-15-125.1

- Petit, R.J.; Bodénès, C.; Ducouso, A.; Roussel, G. & Kremer, A. 2003. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytologist* 161: 151-164. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00944.x
- Portolés, J.P. 2009. *Cork oak regeneration: an approach base on species interactions at landscape scale*. Tesis Doctoral. Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat d'Alacant. Cortes de Arenoso (Castelló). 160 p.
- Ravazzi, C. & Caudullo, G. 2016. *Aesculus hippocastanum* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: *European atlas of forest tree species* (San-Miguel-Ayanz, J.; de Rigo, D.; Caudullo, G., Houston Durrant, T. & Mauri, A., eds.). Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e017fc3+
- Rey Benayas, J.M. & Bullock, J.M. 2012. Restoration of biodiversity and ecosystem services on agricultural land. *Ecosystems* 15: 883-899.
- Rey Benayas, J.M.; Bullock, J.M. & Newton, A.C. 2008. Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 329-336.
- Rigo, D. & Caudullo, G. 2016. *Quercus ilex* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: *European atlas of forest tree species* (San-Miguel-Ayanz, J.; de Rigo, D.; Caudullo, G., Houston Durrant, T. & Mauri, A., eds.). Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e014bcd+
- Rigo, D.; Enescu, C.M.; Houston Durrant, T.; Tinner, W. & Caudullo, G. 2016. *Juglans regia* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: *European atlas of forest tree species* (San-Miguel-Ayanz, J.; de Rigo, D.; Caudullo, G., Houston Durrant, T. & Mauri, A., eds.). Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e01977c+
- Šálková, T.; Divišová, M.; Štěpánka, K.; Beneš, J.; Delawská, K.; Kadlčková, E.; Němečková, L.; Pokorná, K.; Voska, V. & Zemličková, A. 2011. Acorn as a food resource. An experiment with acorn preparation and taste. *IANSÁ* 2(2) : 139-147.
- Sanmartí, J.; Belarte, M.C.; Santacana, J.; Asensio, D. & Noguera, J. 2000. L'assentament del bronze final i la primera edat del ferro del Barranc de Gàfols (Ginesta, Ribera d'Ebre). *Arqueomediterrània* 5. Barcelona.
- Sanmartí, J. & Santacana, J. 2005. *Els íbers del nord*. Rafael Dalmau, Ed. Barcelona.
- Sanz de Siria C., A. 2001. Flora y vegetación del Mioceno medio de la depresión del Vallès-Penedès. *Paleontologia i Evolució* 32-33: 79-92.
- Senna-Martinez, J.C. 1994. Megalitismo, habitat e sociedades: a Bacia do Médio e Alto Mondego no conjunto da Beira Alta (c. 5200-3000 BP) (Pp. 15-29). In: *O Megalitismo no Centro de Portugal. Estudos Pré-Históricos* 2. Viseu.
- Senna-Martinez, J.C. 1995. Entre Atlântico e Mediterrâneo: algumas reflexões sobre o Grupo Baiões/Santa Luzia e o desenvolvimento do Bronze Final peninsular (Pp. 118-122). In: *A idade do Bronze em Portugal. Discursos de Poder*. Instituto Português de Museus. Museu Nacional de Arqueologia. Lisboa.

- Senna-Martinez, J.C. 2000. Habitat do Ameal-IV (Oliveira do Conde, Carregal do Sal) Pp. 63-64. In: *Por Terras de Viriato: arqueologia da Região de Viseu* (Senna-Martinez, J.C. & Pedro, I., eds.). Governo Civil do Distrito de Viseu e Museu Nacional de Arqueologia. Viseu.
- Senna-Martinez, J.C. & Ventura, J.M.Q. 2000. Pastores, recolectores e constructores de megálitos: o Neolítico Final. Pp. 53-62. In: *Por Terras de Viriato: arqueologia da Região de Viseu* (Senna-Martinez, J.C. & Pedro, I., eds.). Governo Civil do Distrito de Viseu e Museu Nacional de Arqueologia. Viseu.
- Sistiaga, A.; Mallol, C.; Galván, B. & Summons, R.E. 2014. The Neanderthal meal: a new perspective using faecal biomarkers. *PLOS ONE* 9(6): e101045. DOI:10.1371/journal.pone.0101045
- Stone, D.E.; Oh, S-H.; Tripp, E.A.; Ríos, L.E. & Manos, P.S. 2009. Natural history, distribution, phylogenetic relationships and conservation of Central American black walnuts (*Juglans* sect. *Rhysocaryon*). *The Journal of the Torrey Botanical Society* 136: 1-25.
- Sullivan, A.R.; Owusu, S.A.; Weber, J.A.; Hipp, A.L. & Galing, O. 2016. Hybridization and divergence in multi-species oak (*Quercus*) communities. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 99-114. <https://doi.org/10.1111/boj.12393>
- Valero Galván, J.; Jorrín Novo, J.J.; Cabrera, A.G.; Ariza, D.; García-Olmo, J. & Navarro, R.M.C. 2011a. Population variability based on the morphometry and chemical composition of the acorn in Holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* [Desf.] Samp.). *Eur. J. Forest Res.* 131: 893. DOI: 10.1007/s10342-011-0563-8
- Valero Galván, J.; Valledor, L.; Navarro Cerrillo, R.M.; Gil Pelegrín, E.; Jorrín-Novo, J.V. 2011b. Studies of variability in Holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* [Desf.] Samp.) through acorn protein profile analysis. *J. Proteomics* 74: 1244-1255.
- Vander Wall, S.B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *The Botanical Review* 67: 74-117.
- Vaughan, A. 2019. Hunt for roots of the oak tree heads south. *New Scientist* 242 (3234): 18.
- Zapata, L. 1996. Modos de subsistencia en el Cantábrico oriental durante el cuarto milenio B.C. *Rubricatum* 1: 101-108.

Anexo I. Las especies de *Juglans* (Juglandaceae) se encuentran repartidas por Eurasia y el Nuevo Mundo. Arriba, el nogal (*Juglans regia*) de Asia Central. Abajo, el tocte (*Juglans neotropica*) de los Andes septentrionales (Fotos: Proyecto Neopangea).



Anexo II. Ejemplos de recolección de semillas (en este caso, de *Prunus dulcis*; Rosaceae) y el uso contemporáneo de piedras para abrirlas, a modo de martillo sobre yunque. Estos restos fueron encontrados entre 2013 y 2021 en diferentes zonas del término municipal de Abrera (comarca del Baix Llobregat, Catalunya) (Fotos: Proyecto Neopangea).



Anexo III. Colonización espontánea de *Quercus x cerrioides* en campos de cultivo abandonados en la comarca del Baix Llobregat, Catalunya (Fotos: Proyecto Neopangea).

