

Díaz, M., Pulido, F.J. y Marañón, T. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adhesados. *Ecosistemas* 2003

Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas

adhesados.

Mario Díaz¹ (mariod@amb-to.uclm.es), Fernando J. Pulido² (nando@unex.es) y Teodoro Marañón³ (teodoro@irnase.csic.es)

¹Departamento de Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias del Medio Ambiente. Universidad de Castilla-La Mancha. E-45071 Toledo

²Departamento de Biología y Producción de los Vegetales, E.U.I.T. Forestal. Centro Universitario, Universidad de Extremadura. 10600 Plasencia, Cáceres

³Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Apartado 1052, E-41080, Sevilla

Los bosques mediterráneos son sistemas naturales con elevados niveles de diversidad biológica, que tiende además a aumentar cuando son explotados para formar dehesas arboladas. Dentro de este sistema de explotación, las riquezas de especies varían en función de los efectos del manejo humano sobre la estructura de la vegetación, tanto subarbórea (presencia de cultivos de cereal o manchas de matorral) como arbórea (densidad de árboles). Estas tendencias se observan en varios grupos de organismos y para un amplio rango de escalas espaciales, y parecen deberse a la íntima coexistencia espacial en las dehesas de elementos faunísticos y florísticos forestales, asociados al arbolado y al matorral, y de elementos propios de zonas abiertas, asociados a los pastizales y cultivos sobre los que crecen los árboles. La coexistencia a escala de finca de distintos usos, así como la coexistencia regional de las dehesas y otros tipos de hábitat, contribuye al mantenimiento de especies adicionales. No obstante, estos elevados niveles de diversidad no contribuyen a mantener estas mezclas de usos y hábitats, sino que se requieren perturbaciones como el fuego o el uso humano, que serían las causas últimas de esta diversidad. De este modo, la diversidad biológica de las dehesas podría contribuir a su sostenibilidad económica si esta diversidad es valorada adecuadamente por la sociedad, pero se requerirían medidas adicionales que garantizaran situaciones temporales de menor diversidad pero indispensables para la regeneración del arbolado y la sostenibilidad ecológica de este peculiar sistema de explotación.

Diversidad biológica y su papel en el mantenimiento de los sistemas forestales mediterráneos

La riqueza de especies, que es el índice más sencillo para medir la diversidad biológica de un sistema, alcanza niveles tan elevados en la Cuenca Mediterránea (unas 25000 especies de plantas y 770 de animales vertebrados, muchas de ellas endémicas) que hacen considerarla uno de los 25 "puntos calientes" de biodiversidad mundial (Myers *et al.*, 2000). Estos elevados niveles de diversidad están íntimamente asociados con la elevada heterogeneidad geológica, climática y de usos humanos de la región Mediterránea y sus complejos cambios históricos, que han permitido la llegada de especies de muy variado origen, la especiación *in situ* y el desarrollo de muy variados sistemas biológicos, tanto naturales como debidos al uso humano (Blondel y Aronson, 1999). Entre estos últimos destacan las dehesas arboladas, un sistema de explotación del bosque mediterráneo original tan notable por su diversidad biológica (Díaz *et al.*, 1997) que ha sido incluido dentro de la lista de sistemas protegidos por la Directiva Hábitats de la Unión Europea. La diversidad de

especies mantenidas por las dehesas arboladas tiende a ser mayor que la mantenida por otros tipos de hábitats, tanto naturales (incluyendo los bosques mediterráneos de los que derivan) como manejados por el hombre. Esta tendencia se observa para un amplio elenco de grupos de organismos, tales como plantas herbáceas y leñosas, mariposas diurnas, aves y mamíferos, y para un amplio rango de escalas espaciales, desde todo el planeta hasta parcelas concretas dentro de fincas con usos múltiples, pasando por regiones en que las dehesas coexisten con otros usos de la tierra y con bosques escasamente manejados (véase Díaz, 1997 para una revisión). La amplitud de grupos de organismos y escalas espaciales en los que se da esta mayor diversidad sugiere que nos encontramos ante un fenómeno general, de manera que cabría esperar una mayor riqueza de especies de otros grupos de organismos en las dehesas que en otros tipos de hábitat.

La diversidad biológica ha sido un parámetro muy utilizado para valorar la integridad ecológica de los sistemas naturales. El valor de la diversidad como indicador de sostenibilidad ecológica se deriva en última instancia de la redundancia funcional de las especies dentro de los niveles tróficos a los que pertenecen. Las comunidades más ricas en especies tendrían mayor probabilidad de contener especies capaces de subsistir frente a condiciones ambientales extremas y por tanto mayor probabilidad de mantener o recuperar su funcionamiento tras sufrir perturbaciones (hipótesis del efecto de seguridad; Tilman *et al.*, 1998; Yachi y Loreau, 1999). Esta y otras hipótesis parecen explicar bien las relaciones empíricas entre diversidad y funcionalidad en sistemas simples como el plancton y los pastizales. Sin embargo, en sistemas más complejos como el bentos o los bosques existen especies, las especies clave y los ingenieros de ecosistemas, que están íntimamente ligadas o incluso son responsables del funcionamiento de procesos clave para el funcionamiento del sistema, mientras que otras se asocian de modo más o menos pasivo con rasgos del hábitat derivados del funcionamiento de estos procesos (véase Díaz, 2002 para una revisión). Ejemplos típicos de especies ingenieras de ecosistemas son los árboles en los sistemas forestales, como son las dehesas arboladas, que modifican las condiciones climáticas, edáficas y estructurales dentro del bosque determinando de este modo la composición de las comunidades de organismos forestales.

Por otro lado, la conservación de la biodiversidad se ha convertido en uno de los temas prioritarios de investigación a escala mundial. La acumulación de evidencias sobre la amenaza que la creciente capacidad de transformación humana del medio natural representa para la diversidad biológica del planeta y la importancia de este recurso natural para el mantenimiento de nuestra sociedad (por ejemplo, Meffe y Carroll, 1997; Leakey y Lewin, 1997) se han abierto paso paulatinamente, con un claro punto de inflexión marcado por la aprobación del Convenio sobre la Diversidad Biológica en la cumbre de Río de Janeiro (1992). El uso sostenible de la

diversidad biológica, evitando su deterioro a medio y largo plazo, es en la actualidad un componente de creciente importancia en el desarrollo de las políticas de uso de la tierra de las sociedades de nuestro entorno. En el contexto concreto de la Política Agraria Comunitaria europea (PAC), una proporción creciente de su presupuesto se dirige a financiar tipos de uso de la tierra menos productivos desde el punto de vista comercial (bienes de mercado), pero que deberían servir para mantener e incrementar la diversidad biológica a escala local, regional o continental (EC 1998). Aunque esta segunda suposición raramente se ha evaluado con rigor (Kleijn *et al.*, 2002), la legislación que la sustenta introduce un valor económico y social a la diversidad biológica de los sistemas agrarios, como también son las dehesas arboladas, que puede ser clave para su sostenibilidad económica a largo plazo (Díaz *et al.*, 1997).

Si la diversidad biológica contribuye a la sostenibilidad ecológica del sistema de explotación, estos valores económicos de la diversidad pueden contribuir también a asegurar su permanencia a largo plazo; en caso contrario, se plantearía una situación de conflicto entre el mantenimiento de sistemas diversos pero no funcionales sin una intervención continuada (una especie de grandes parques cuidados por los agricultores y ganaderos) y el mantenimiento de sistemas menos diversos, y puede que económicamente menos viables, pero ecológicamente sostenibles. En este trabajo revisamos la información disponible sobre los procesos que explican la elevada diversidad biológica mantenida por los sistemas adehesados y sobre los procesos responsables de su mantenimiento a largo plazo, analizando si ambos conjuntos de procesos están o no ligados funcionalmente. En caso de que no lo estén, se propondrán posibles modos de solventar el conflicto entre sostenibilidad económica y ecológica de las dehesas arboladas.

Diversidad biológica de las dehesas arboladas: patrones y procesos

La riqueza de especies mantenidas por las dehesas tiende a ser mayor que en otros tipos de hábitat, tanto naturales como manejados por el hombre (véase Díaz, 1997 para una revisión). A modo de ejemplo, una superficie estándar de 0.1 ha de alcornocal puede albergar unas 60-100 especies de plantas vasculares (Díaz-Villa *et al.*, 1999; Ojeda *et al.*, 2000), mientras que en la misma superficie de bosque o chaparral de California no supera las 40 especies de plantas (Westman, 1988). Si el bosque está adehesado, estos valores pueden llegar a las 135 especies/0.1 ha (Marañón, 1985). La razón que se ha aducido tradicionalmente para dar cuenta de esta mayor diversidad se basa en que las dehesas arboladas pueden considerarse como una mezcla íntima de varios tipos de hábitat distintos: bosques, por un lado, y pastizales, matorrales e incluso cultivos por otro (véase Díaz, 1997 y Díaz *et al.*, 1997 para una revisión). Esta mezcla permitiría la coexistencia de organismos forestales y organismos típicos de medios abiertos dentro del mismo tipo de hábitat 'híbrido'.

Así, la riqueza de especies de oligoquetos tiende a ser mayor bajo las copas de los árboles que lejos de ellas, hecho que parece ser debido a la mejor calidad general del suelo bajo las encinas y no a unos requerimientos específicos de las diferentes especies por una u otra localización, ya que todas ellas, en conjunto, se encontraron tanto bajo las copas como lejos de ellas (Díaz *et al.*, 2003). El caso de las plantas herbáceas es justo el opuesto: la riqueza de especies es en promedio menor bajo las copas, pero la composición específica del pastizal difiere entre estos lugares y en zonas lejos de las copas. Este patrón, que ocasiona una mayor riqueza de especies a escala de la dehesa, parece deberse, por un lado, a los diferentes requerimientos de luz y nutrientes de las distintas especies y, por otro, al diferente papel de la facilitación y la competencia entre especies bajo las copas y lejos de ellas (Marañón, 1986). Finalmente, la riqueza de especies de aves nidificantes aumenta con el aumento de la cobertura de árboles en dehesas de encina sin matorral del entorno de Monfragüe, y este aumento sigue un patrón encajado, de manera que las especies de medios abiertos típicas de las dehesas más abiertas no son sustituidas por especies forestales a medida que aumenta la cobertura de arbolado, sino que se añaden a ellas (**Figura 1**).

A la mezcla de árboles y pastizales a escalas de metros se superpone la mezcla de distintos tipos de vegetación subarbórea dentro de cada finca, a escalas típicas del orden de cientos de hectáreas. Por ejemplo, la riqueza de especies de aves nidificantes y oligoquetos tiende a ser mayor en las áreas con pastizal bajo los árboles que en las zonas con matorral o cultivos, mientras que las riquezas de mamíferos tienden a ser mayores en dehesas matorralizadas (**Figura 2**). En el caso de los lacértidos, las mayores diversidades también se encontraron en zonas matorralizadas o con afloramientos rocosos (Martín y López, 2002). Los posibles mecanismos que determinan estos patrones parecen tener que ver con la selección de hábitat de las especies presentes en las faunas regionales en el caso de aves y mamíferos, mientras que en el caso de lombrices y lacértidos, dos grupos mucho menos móviles, son los requerimientos generales de estos tipos de organismos los que parecen restringirles a uno u otro tipo de vegetación (véase; Tellería, 2001; Díaz *et al.*, 2003). Por último, las dehesas coexisten con otros usos del suelo y elementos del paisaje a escala regional. Estas mezclas de usos del suelo a escalas de paisaje permiten la coexistencia a escala regional de grupos de organismos ligados de manera exclusiva a hábitats contrastados, caso de las aves exclusivas de cultivos o matorrales (Pulido y Díaz, 1992) o de plantas herbáceas heliófilas o nemorales, permiten el asentamiento de especies y grupos de especies ligadas a elementos singulares del paisaje, tales como organismos acuáticos en balsas y riberas, aves comensales o animales que requieren zonas rocosas o arenosas para construir sus refugios, y permiten la existencia de especies de gran tamaño y movilidad, que explotan las zonas adehesadas como fuente de alimento y los otros tipos de hábitat como refugios temporales o

permanentes. Este es el caso de las grandes aves de presa, mamíferos como el lince ibérico *Lynx pardina*, el ciervo *Cervus elaphus* o el jabalí *Sus scrofa*, o de aves invernantes como la grulla común *Grus grus* y la paloma torcaz *Columba palumbus* (Díaz *et al.*, 1995; Díaz y Martín, 1998).

Coexistencia de árboles y herbáceas y sostenibilidad ecológica de los sistemas adehesados

La cuestión que se plantea inmediatamente es cuáles son los procesos responsables de la coexistencia de árboles y herbáceas a escalas de unos pocos metros (esto es, cómo se mantiene una estructura sabanoide) y qué papel juega la diversidad biológica en estos procesos. Existen varios modelos clásicos (revisados en Marañón *et al.*, 2002 y Díaz *et al.*, 2003), algunos de ellos basados en mecanismos que evitan la exclusión competitiva o en mecanismos de facilitación, y otros que incorporan el efecto de las perturbaciones, ocasionales o frecuentes. Entre estos últimos, que actualmente son considerados como los más realistas, destaca el publicado por Jeltsch *et al.* (1996) para explicar la estructura de las sabanas africanas. Los resultados de este modelo indican que, en ausencia de fuego y pastoreo, no existen combinaciones estables del arbolado con los otros tipos de vegetación. Para un amplio rango de patrones de precipitación (modelizados por su efecto en la disponibilidad de agua en la capa superficial y profunda del suelo, una vez descontado el efecto de la vegetación preexistente en dicha precipitación), o bien se produce una expansión continuada del arbolado dando un bosque cerrado o bien se da una retracción continuada hasta su extinción. El fuego moderado es capaz de producir coexistencia en condiciones de precipitación intermedia, mientras que el pastoreo moderado también es capaz de producir coexistencia excepto en las condiciones climáticas más extremas. No obstante, estos modelos predicen que la distribución espacial de los árboles, matorrales y pastizales debería ser agregada en lugar de homogénea, con lo que se requieren factores adicionales para explicar la distribución dispersa de los árboles. Jeltsh *et al.* (1996) sugieren que algunos de estos factores pueden ser las variaciones a pequeña escala de las características del suelo, o la dispersión heterogénea de las semillas de los árboles debida a la topografía del terreno, riadas, o animales dispersantes. Un estudio reciente en sabanas norteamericanas de *Quercus emoryi* (Weltzin y McPherson, 1999) postula que la germinación y establecimiento casi exclusivos de esta especie bajo la copa de árboles adultos sería el mecanismo que mantiene la estructura sabanoide, pero no explica su origen. Otros trabajos (Reid y Ellis, 1995; Pulido y Díaz, 2003) ponen de manifiesto la importancia de los animales dispersantes de semillas en la regeneración del arbolado en sabanas y dehesas, aunque no abordan el modo en que estos animales pueden contribuir al mantenimiento de la distribución uniforme de los árboles.

En el caso de la península Ibérica, las condiciones climáticas y edáficas parecen favorecer a la vegetación leñosa sobre las herbáceas, que no son capaces de inhibir la germinación y

crecimiento de los matorrales y árboles mediante competencia por la humedad edáfica (Joffre y Rambal, 1993). De hecho, la estructura de pastizal o de pastizal arbolado no parece ser estable en la Península, sino que tiende más o menos rápidamente a un matorral o a un matorral arbolado, mientras que en otras zonas de clima mediterráneo como California estas cuatro configuraciones de vegetación herbácea y leñosa son más o menos estables (Huntsinger y Bartolome, 1992). En la península Ibérica la matorralización de los pastizales tiende a ser muy rápida, en parte debido a la dispersión de semillas de matorrales heliófilos por mamíferos como el ciervo y el conejo (Malo y Suárez, 1995; 1996), de modo que esta invasión debe ser compensada mediante intervención humana (laboreo y pastoreo). En California esta invasión parece ser lo suficientemente lenta como para que pueda ser compensada por el pastoreo de los animales salvajes y por fuegos naturales de baja intensidad (Huntsinger y Bartolome, 1992).

Los diferentes subtipos de bosque mediterráneo y sus formaciones sucesionales (matorrales y pastizales) que coexisten en una localidad dada pueden agruparse en una misma unidad funcional, gobernada en su dinámica espacial y temporal por los mismos procesos fundamentales (véase Díaz, 2003 para una revisión). Los árboles y arbustos de los bosques mediterráneos influyen sobre las condiciones microclimáticas y edáficas locales, que a su vez determinan la composición y diversidad de las comunidades de organismos del bosque (Blanco *et al.*, 1997). Árboles y arbustos interactúan además entre sí mediante procesos de competencia y facilitación (Callaway, 1992; Callaway y Davis, 1998), así como con los animales que se alimentan de ellos y de sus frutos (Herrera *et al.*, 1994; J. Herrera, 1995), polinizan sus flores (Herrera, 1997 y referencias allí dadas) y dispersan sus frutos (Herrera, 1995; Pulido y Díaz, 2003), y con los hongos micorrícicos con los que establecen relaciones simbiotes (Torres y Honrubia, 1997). En estas condiciones, los factores que determinan la dinámica del bosque son en gran parte internos al sistema, mientras que los factores externos (fundamentalmente, climatología y suelo) suponen el marco de referencia que determina la especie o especies dominantes en el bosque (Blanco *et al.*, 1997). Estas especies dominantes, una vez establecidas, actúan como especies ingenieras de ecosistemas, esto es, crean y mantienen las características físico-químicas del bosque (véase Jones *et al.*, 1994; Jones y Lawton, 1995). De este modo, el funcionamiento de los bosques y matorrales mediterráneos está regido fundamentalmente por la demografía de las especies arbóreas y arbustivas dominantes, modulada por procesos abióticos (variaciones locales en condiciones edáficas y microclimáticas que afectan a la mortalidad y probabilidad de establecimiento de las distintas especies de árboles) y bióticos (competencia entre especies de plantas, e interacciones entre plantas, herbívoros, polinizadores, diseminadores y simbiotes) que influyen en dicha demografía.

La regeneración natural de las dehesas arboladas es claramente insuficiente para el mantenimiento a largo plazo de sus poblaciones de árboles (**Figura 3**), de manera que estas dehesas no son ecológicamente sostenibles a pesar de que tienden a mantener mayores diversidades de organismos. La falta de regeneración produce un envejecimiento y una disminución progresivos de la densidad de árboles, ocasionando finalmente una transformación de la dehesa en un pastizal desarbolado si no se produce un abandono temporal de los usos productivos, como el que ocurre, por ejemplo, en las cunetas de las carreteras (Plieninger *et al.*, 2003). La regeneración de la mayor parte de las especies leñosas mediterráneas está limitada durante la fase de reclutamiento, ya sea por la limitación en la lluvia de semillas o la mortalidad de las plántulas (Jordano *et al.*, 2001). En el caso de la encina, su reclutamiento parece depender de la actividad de animales dispersantes (rodeadores como *Apodemus sylvaticus* y aves como el arrendajo *Garrulus glandarius*) que almacenan las bellotas para su consumo posterior (Pulido y Díaz, 2003; Gómez, 2003), así como de matorrales facilitadores que evitan la muerte por desecación de las plántulas durante su primer verano de vida (Pulido y Díaz, 2003). La escasez de estos organismos clave en las dehesas explicaría la falta de regeneración del arbolado y por tanto su insostenibilidad ecológica, así como el reclutamiento tras su abandono. La matorralización de la dehesa, aunque disminuye su productividad y diversidad biológica, propicia la entrada de las especies clave para la regeneración de la encina, matorrales por un lado, y especies dispersantes ligadas a altas coberturas de matorrales (roedores) o de árboles (arrendajos; Díaz, 2003; Pulido y Díaz, 2003).

Conclusiones: diversidad biológica y sostenibilidad de los sistemas adehesados

La dinámica natural de los bosques mediterráneos propicia la coexistencia de la vegetación herbácea y leñosa, pero no a la escala local que caracteriza las dehesas. Perturbaciones como el fuego o la acción de rebaños de grandes herbívoros generan un mosaico de manchas con distinta edad sucesional, en las que dominan herbáceas, matorrales o árboles, pero la escala de coexistencia de estas manchas es del orden de cientos o miles de hectáreas, de paisaje, y no del orden de metros cuadrados (por ejemplo, He y Mladenoff, 1999). La rápida matorralización de los pastizales arbolados, dirigida por unas pocas especies de matorrales heliófilos y sus dispersantes, disminuye localmente la riqueza de especies de plantas y animales, un proceso que es sin embargo interrumpido en las dehesas por la actividad del hombre y sus animales domésticos. Por otro lado, la matorralización favorece un número menor de especies de matorrales facilitadores y de animales dispersantes de semillas, que son sin embargo fundamentales para el reclutamiento de los árboles y por tanto para la sostenibilidad ecológica

del bosque y de la dehesa (Pulido y Díaz, 2003). Estos hechos, que se derivan últimamente de la tendencia a la homeostasis que caracteriza a los ecosistemas forestales, ponen de manifiesto que la diversidad de las dehesas no se relaciona directamente con su estabilidad a largo plazo, sino más bien todo lo contrario.

La intervención humana parece ser imprescindible en la península Ibérica para mantener la coexistencia local entre pastizal y arbolado, derivándose directamente de esta coexistencia la capacidad de las dehesas para albergar ricas comunidades de plantas y animales. No obstante, es necesario señalar que aún no sabemos a ciencia cierta por qué es tan importante el uso humano para el mantenimiento de esta coexistencia. Puede que la climatología o el régimen de fuegos de la Península haya favorecido a las especies leñosas en detrimento de las herbáceas durante los últimos miles o millones de años (Blondel y Aronson, 1999), y que ésta sea la causa última de este papel del uso humano, pero estos condicionantes pueden cambiar, y de hecho están cambiando (Moreno y Oechel, 1994; IPCC, 1996). Aunque estos cambios abren la posibilidad de que quizás puedan mantenerse las dehesas (y las especies que albergan) por medios distintos al uso humano actual, es evidente que, hoy por hoy, tanto las dehesas como la diversidad que albergan dependen de su correcta gestión forestal y ganadera.

Aunque la diversidad biológica de las dehesas no contribuya a su sostenibilidad ecológica, podría contribuir a su mantenimiento a través del valor que la sociedad otorga a las especies amenazadas de extinción o a los sistemas que mantienen una elevada riqueza de especies (Campos *et al.*, 2003). Dada la larga historia de uso humano del continente europeo en general y de la Cuenca Mediterránea en particular (Blondel y Aronson, 1999), una gran proporción de las especies europeas dependen del uso agropecuario del territorio (véase Tucker y Heath, 1994 para el caso de las aves). Además, los cambios recientes en estos usos parecen ser una de las principales causas de disminución de la diversidad europea (Krebs *et al.*, 1999; Donald *et al.*, 2000). Estos hechos, junto con los problemas económicos (por ejemplo, coste de subvenciones directas y de almacenamiento de excedentes), políticos (por ejemplo, dificultad de mantenimiento de aranceles sobre productos no europeos para mantener los precios agrarios en Europa) y sociales (por ejemplo, reparto desigual de los costes y beneficios de la Política Agraria Comunitaria -PAC- entre países y regiones) derivados del modelo de intensificación agrícola propiciado por la PAC (Robson, 1997), motivaron la reforma de dicha PAC y la introducción de las denominadas medidas agroambientales. Dichas medidas persiguen la disminución de la producción agrícola en Europa sin perjudicar las rentas de los agricultores, promoviendo sistemas de cultivo de baja intensidad y alto valor ambiental mediante subvenciones directas y apoyo a productos de alta calidad y usos complementarios como el turismo rural (Robson, 1997). Los elevados niveles de

diversidad biológica mantenidos por las dehesas podrían por tanto contribuir a su sostenibilidad económica, ya que dichos niveles y las prácticas que los mantienen serían argumentos de peso para la captación de fondos procedentes de medidas agroambientales.

Paradójicamente, el uso de las medidas agroambientales para el mantenimiento de prácticas que favorezcan exclusivamente la diversidad o la abundancia de especies amenazadas podría, sin embargo, comprometer la sostenibilidad ecológica de las dehesas, ya que existen fases críticas de su ciclo productivo que dependen de especies comunes y situaciones de baja riqueza de especies. El reclutamiento de los árboles de las dehesas depende de especies de animales dispersantes y de matorrales facilitadores (Pulido y Díaz, 2003) que son relativamente abundantes a escala regional pero aparentemente escasas en las dehesas no matorralizadas (Díaz *et al.*, 1993; Tellería *et al.*, 1999). La matorralización de las dehesas, necesaria para el reclutamiento de los árboles, disminuye además tanto la diversidad como la productividad de las dehesas, de manera que la matorralización supondría, por un lado, pérdidas de renta para el propietario y, por otro, situaciones de baja diversidad que no serían susceptibles de ser apoyadas por medidas agroambientales, a no ser que se reconozca explícitamente que pueden existir situaciones, como las de las dehesas, en que una mayor diversidad no tiene por qué estar asociada con la sostenibilidad ecológica del sistema de explotación. De este modo, un apoyo integral a las dehesas como sistema de explotación sostenible pasa necesariamente por el reconocimiento del papel clave de matorrales y dispersantes, así como por el diseño de medidas agroambientales a escala de paisaje que favorezcan la coexistencia de zonas de alta diversidad y nulo reclutamiento con zonas menos diversas pero claves para la regeneración natural. Estas medidas a escala de paisaje podrían contribuir, además, a la conservación de especies dependientes de mezclas de usos de la tierra. Aunque la implementación de estas medidas requiere información aún no disponible sobre los tiempos de matorralización necesarios para el reclutamiento y sobre la dependencia de la diversidad regional de la configuración del paisaje, ésta parece ser la única vía para evitar situaciones paradójicas y mantener la sostenibilidad económica y ecológica de las dehesas arboladas.

Referencias

- Blanco E., Casado M.A., Costa M., Escribano R., García M., Génova M., Gómez A., Gómez F., Moreno J.C., Morla C., Regato P. y Sáinz H. 1997. *Los Bosques Ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Madrid, España.
- Blondel, J. y Aronson, J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Callaway, R. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglassi* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- Callaway, R.M. y Davis, F.W. 1998. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated patches. *Journal of Vegetation Science* 9: 647-656.
- Campos, P., Rodríguez, Y. y Caparrós, A. 2003. Economía del uso múltiple en el monte mediterráneo. En *Beneficios comerciales y ambientales de la repoblación y la regeneración del arbolado del monte mediterráneo* (eds. Campos, P. y Montero, G.), pp. 000-000. CIFOR-INIA, Madrid, España. www.ieg.csic.es/ben_amb_com/inicio.html
- Díaz, M. 1997. Manejo forestal y diversidad biológica de las dehesas. *Curso sobre ecología, explotación y conservación del arbolado en dehesas y montados ibéricos*. Aula de la Naturaleza de Monfragüe, Torrejón el Rubio, Cáceres, España.
- Díaz, M. 2002. Elementos y procesos clave para el funcionamiento de los sistemas naturales: las medidas con significado funcional como alternativa a los indicadores clásicos. En *Indicadores ambientales. Situación actual y perspectivas* (coord. Ramírez, L.), pp. 229-264. Organismo Autónomo "Parques Nacionales", Madrid, España.
- Díaz, M. 2003. Comunidades de aves del bosque mediterráneo. En *El bosque mediterráneo andaluz* (ed. Herrera, C.M.), pp. 000-000. Estación Biológica de Doñana-Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Díaz, M., González, E., Muñoz-Pulido, R. y Naveso, M. A. 1993. Abundance, seed predation rates, and body condition of rodents wintering in Spanish Holm-oak *Quercus ilex* L. dehesas and cereal croplands: effects of food abundance and habitat structure. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58: 302-311.
- Díaz, M., González, E., Muñoz-Pulido, R. y Naveso, M.A. 1995. Habitat selection patterns of common cranes *Grus grus* wintering in Holm-oak *Quercus ilex* dehesas of central Spain: effects of human management. *Biological Conservation* 75: 119-124.
- Díaz, M. y Martín, P. 1998. Habitat selectivity by wintering woodpigeons (*Columba palumbus*) in Holm-oak *Quercus ilex* dehesas of central Spain. *Gibier Faune Sauvage/Game and Wildlife* 15: 167-181.
- Díaz, M., Campos, P. y Pulido, F.J. 1997. The Spanish dehesas: a diversity of land use and wildlife. En: *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its implications for bird conservation* (eds. Pain, D. y Pienkowski, M.), pp. 178-209. Academic Press, London, UK.
- Díaz, M., Pulido, F.J. y Marañón, T. 2003. Diversidad biológica en los bosques mediterráneos ibéricos: relaciones con el uso humano e importancia para la sostenibilidad de los

- sistemas adeshados. En *Beneficios comerciales y ambientales de la repoblación y la regeneración del arbolado del monte mediterráneo* (ed. Campos, P. y Montero, G.), pp. 000-000. CIFOR-INIA, Madrid, España. www.ieg.csic.es/ben_amb_com/inicio.html
- Díaz-Villa, M.D., Hidalgo, R., Garrido, B., Arroyo, J. y Marañón, T. 1999. Componentes de biodiversidad en bosques y pastos del Parque Natural "Los Alcornocales" (Cádiz-Málaga). *Actas de la 39 Reunión Científica de la SEEP, Almería*, págs. 69-74.
- Donald, P.F., Green, R.E. y Heath, M.F. 2000. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society London* 268: 25-29.
- EC 1998. *State of application of regulation (EEC) n° 2078/92: Evaluation of agri-environment programmes*. http://europa.eu.int/comm/agriculture/envir/programs/evalrep/text_en.pdf.
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in an heterogeneous landscape. Enviado a *Ecology*.
- He, H.S, y Mladenoff, D.J. 1999. Spatially explicit and stochastic simulation of forest-landscape fire disturbance and succession. *Ecology* 80: 81-99.
- Herrera C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- Herrera C.M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos* 78: 601-611.
- Herrera C.M., Jordano P., López-Soria L. y Amat J.A. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Herrera J. 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 76: 197-201.
- Huntsinger, L. y Bartolome, J.W. 1992. Ecological dynamics of *Quercus* dominated woodlands in California and southern Spain: a state-transition model. *Vegetatio* 99-100: 299-305.
- IPCC, 1996. *Climate Change 1995: The science of climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jeltsch, F., Milton, S.J., Dean, W.R.J. y Van Rooyen, N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84: 583-595.
- Joffre, R. y Rambal, S. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74: 570-582.
- Jones C.G. y Lawton J.H. (eds.) 1995. *Linking species and ecosystems*. Chapman & Hall, New York, USA.

- Jones, C.G., Lawton, J.H. y Schachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T. y Arroyo, J. 2001. Ecological and demographic research in Mediterranean forests of southern Spain: applications to conservation and restoration. *Proceedings of the Symposium of Forest Research*, Tesalónica, Grecia, pp. 000-000.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B. y Siriwardena, G. M. 1999. The second silent spring? *Nature* 400: 611-612.
- Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R. y Gilissen, N. 2001. Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413: 723-725.
- Leakey, R. y Lewin, R. 1997. *La sexta extinción*. Tusquets, Barcelona, España.
- Lomolino, M.V. 1996 Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinction? *Journal of Biogeography* 23: 699-703.
- Malo, J.E. y Suárez, F.J. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255.
- Malo, J.E. y Suárez, F.J. 1996. *Cistus ladanifer* recruitment - not only fire, but also deer. *Acta Oecologica* 17: 55-60.
- Marañón, T. 1985. Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena. *Anales de Edafología y Agrobiología* 44: 1183-1197.
- Marañón, T. 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "dehesa" of S.W. Spain. *Ecología Mediterránea* 12: 131-141.
- Marañón, T., Pugnaire, F.I. y Callaway, R.M. 2002. Oak trees and herbaceous plants in Mediterranean oak savannas: facilitation and interference relationships. En *Mediterranean oak woodlands facing environmental changes* (eds. Joffre, R., Rambal, S. y Mooney, H.), pp. 000-000. Springer, Berlín, Germany.
- Martín, J. y López, P. 2002. The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation* 108: 213-219.
- Meffe, G. K. y Carroll, C. R. (eds.) 1997. *Principles of Conservation Biology, 2nd edition*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Moreno, J.M. y Oechel, W.C. (eds.) 1994. *The role of fire in Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Ojeda, F., Marañón, T. y Arroyo, J. 2000. Plant diversity patterns in the Aljibe Mountains (S. Spain): a comprehensive account. *Biodiversity and Conservation* 9: 1323-1343.

- Plieninger, T., Pulido, F.J. y Konold, W. 2003. Effects of land-use history on size structure of hola oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration. *Environmental Conservation* 30: 61-70.
- Pulido, F.J. y Díaz, M. 1992. Relaciones entre la estructura de la vegetación y las comunidades de aves nidificantes en las dehesas: influencia del manejo humano. *Ardeola* 39: 63-72.
- Pulido, F.J. y Díaz, M. 2003. Recruitment of holm oaks: disparate determinants of regeneration in Mediterranean forests and dehesas. Enviado a *Ecological Monographs*.
- Pulido, F.J., Díaz, M. e Hidalgo, S.J. 2001. Size-structure and regeneration of holm oak (*Quercus ilex*) forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146: 1-13.
- Reid, R.S. y Ellis, J.E. 1995. Impact of pastoralists on woodlands in South Turkana: livestock-mediated tree recruitment. *Ecological Applications* 5: 978-992.
- Robson, N. 1997. The evolution of the Common Agricultural Policy and the incorporation of environmental considerations. En *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its implications for bird conservation* (eds. Pain, D. y Pienkowski, M.), pp. 43-78. Academic Press, London, UK.
- Tellería, J.L. 2001. Passerine bird communities of Iberian dehesas: a review. *Animal Biodiversity and Conservation* 24: 67-78.
- Tellería, J.L., Alcántara, M., Asensio, B., Cantos, F.J., Díaz, J.A., Díaz, M. & Sánchez, A. 1992. *Evaluación del Impacto Ambiental del Embalse de Monteagudo (Avila-Toledo) sobre la Fauna de Vertebrados Terrestres*. Ministerio de Obras Públicas y Urbanismo, Madrid, España. Informe inédito.
- Tellería, J.L., Asensio, B. y Díaz, M. 1999. *Aves Ibéricas. II. Paseriformes*. J.M. Reyero, Madrid, España.
- Tilman D., Lehman C.L. y Bristow C.E. 1998. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *American Naturalist* 151: 277-282.
- Torres P. y Honrubia M. 1997. Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest. *Forest Ecology and Management* 96: 189-196.
- Tucker y Heath 1994
- Weltzin, J.F. y McPherson, G.R. 1999. Facilitation of conespecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs* 69: 513-534.
- Westman, W.E. 1988. Species richness. En *Mediterranean-type ecosystems. A data source* (ed. Specht, R.L.), pp. 80-91. Kluwer, Dordrecht, Holanda.

Yachi S. y Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the Natinal Academy of Sciences of the United States of America* 96: 1463-1468.

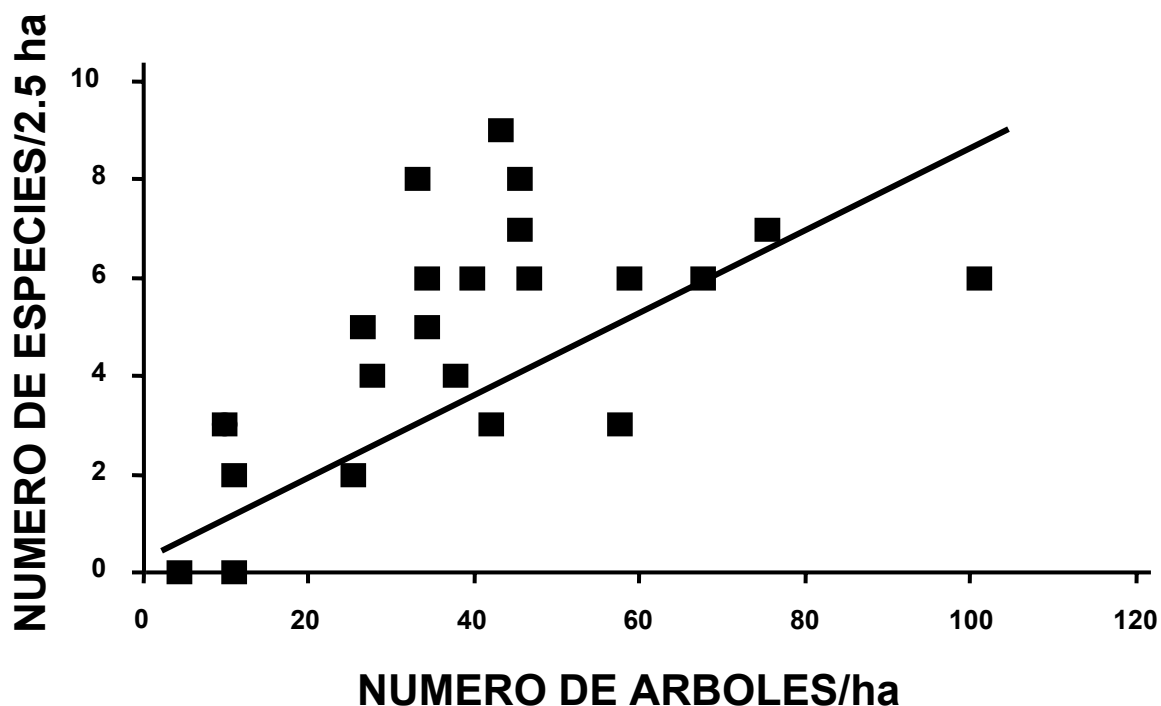


Figura 1. Relación entre la densidad de árboles y la riqueza de especies de aves paseriformes nidificantes en 23 parcelas de 50 x 500 m de dehesa con pastizal (cobertura de arbustos menor del 10%) situadas en el entorno del Parque Natural de Monfragüe (Cáceres) y censadas en la primavera de 1987. La relación fue estadísticamente significativa ($r_{21} = 0.678$, $P = 0.0002$), mientras que el encajamiento de la matriz de presencia/ausencia de especies según densidades crecientes de árboles fue marginalmente significativo ($PN = 8.22$; $P = 0.08$; Lomolino 1996). Fuente: Pulido y Díaz (datos propios inéditos).

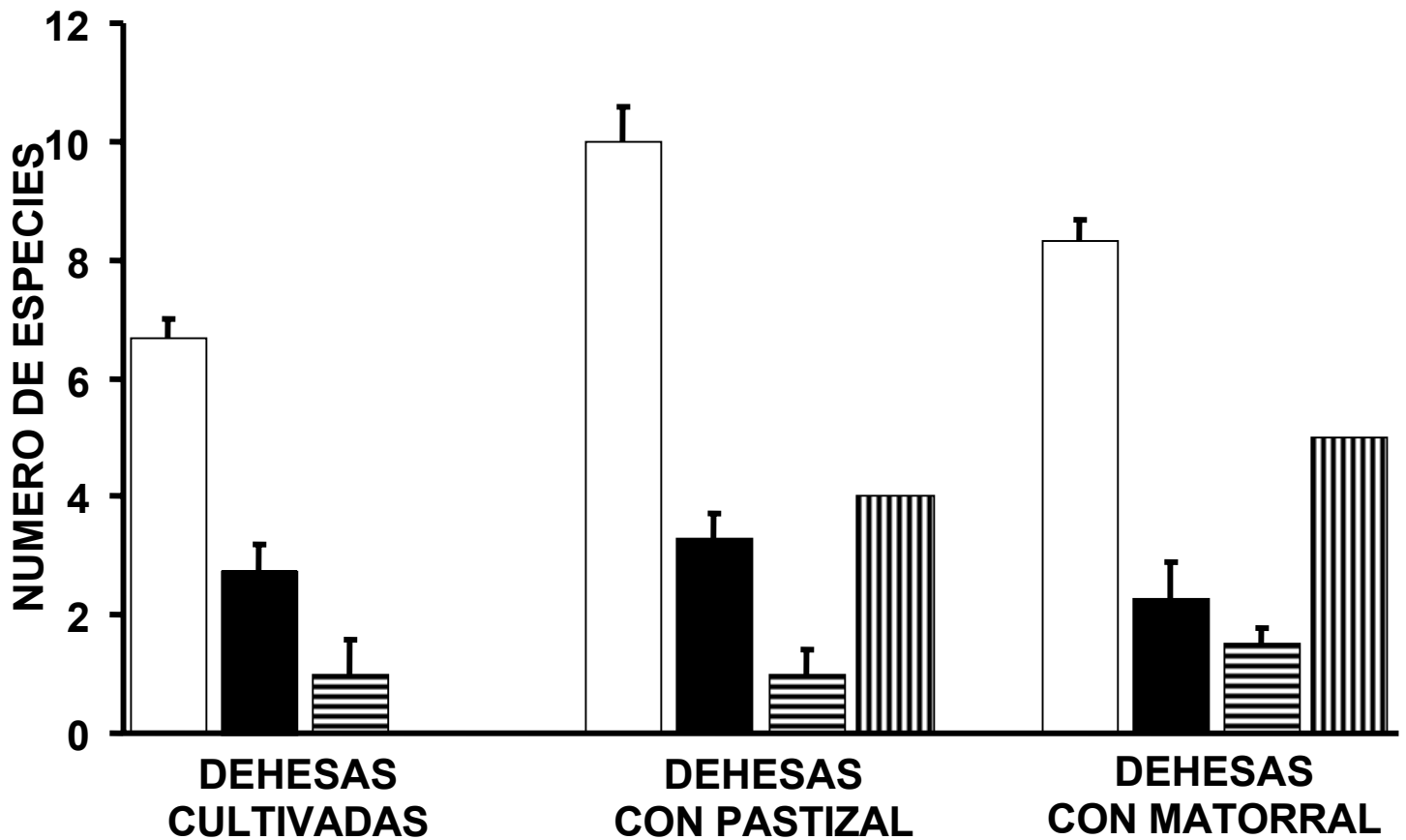


Figura 2. Patrones de riqueza de especies de aves (numero medio de especies de paseriformes+ES en parcelas de 2.5 ha, blanco), oligoquetos (lombrices de tierra en 0.5 m², negro), micromamíferos (roedores en 240 trampas-noche, rayado horizontal) y mesomamíferos (ungulados, lagomorfos y carnívoros en 150 ha, rayado vertical) según el tipo de vegetación subarbórea en las dehesas arboladas. Las diferencias fueron estadísticamente significativas en el caso de las aves paseriformes (prueba de Kruskal-Wallis: $H_2=7.00$, $P=0.030$, $n=9$), no alcanzaron la significación estadística en el caso de micromamíferos y oligoquetos ($H_2=0.83$, $P=0.661$ y $H_2=1.82$, $P=0.402$, respectivamente; $n=12$) y no pudieron analizarse en el caso de los mesomamíferos. Fuentes: Pulido y Díaz (1992) para las aves, Díaz et al. (1995) y Díaz y González (datos inéditos) para los oligoquetos, Díaz et al. (1993) para los micromamíferos y Tellería et al. (1992) para los mesomamíferos.

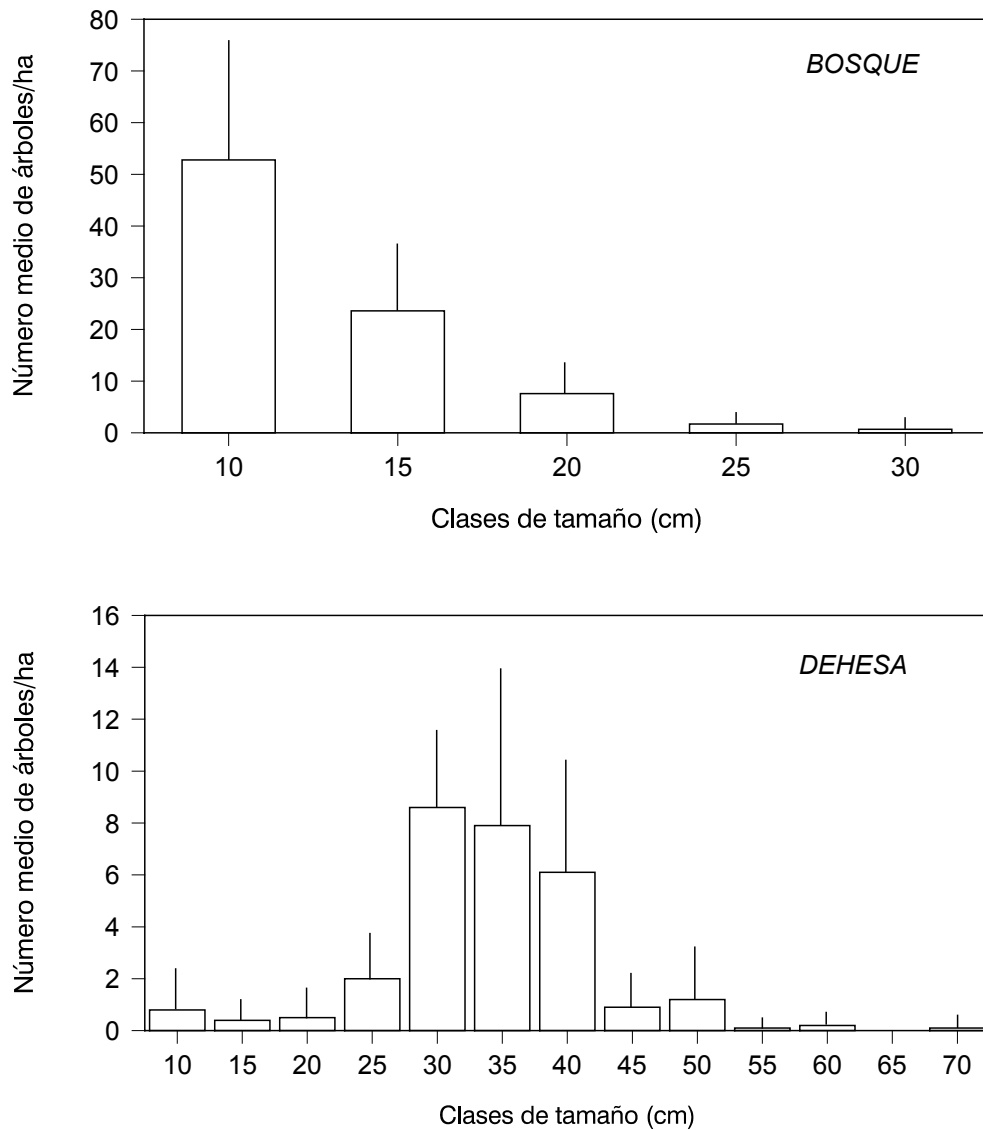


Figura 3. Estructura de tamaños (DBH, en cm) de las poblaciones de encina *Quercus ilex* en bosques y dehesas del entorno del Parque Natural de Monfragüe, Cáceres. Se muestran las frecuencias medias (+DS) resultantes de promediar 10 poblaciones en fincas adhesadas y 10 poblaciones en bosques escasamente manejados. Fuente: Pulido et al. (2001).