

## **Sección A**

### **Factores históricos y ambientales**

- 1. El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico.**
- 2. La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales.**
- 3. Heterogeneidad ambiental y nichos de regeneración.**
- 4. Régimen de incendios y regeneración.**



# CAPÍTULO 1

## El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico

**Fernando Valladares, Jesús Julio Camarero, Fernando Pulido  
y Eustaquio Gil-Pelegrín**

**Resumen.** *El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico.* Tanto el clima como la estructura y funcionamiento de los bosques y matorrales mediterráneos han estado en constante cambio, cambios que se han acelerado en los últimos milenios como resultado de la intervención humana. Durante las oscilaciones glaciares del Cuaternario, los hábitats favorables del sur de Europa constituyeron un importante reservorio de diversidad vegetal, lo cual es un sólido argumento para insistir en la importancia de la conservación de los bosques mediterráneos. El fuego y el pastoreo han influido muy significativamente en la evolución de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno. La acción antrópica es un elemento crítico de perturbación que determina cambios en las especies dominantes y conlleva cambios radicales en la diversidad y la cobertura arbórea y arbustiva. La aridificación climática de los últimos milenios supone en muchos casos poco más que una influencia de fondo a la que se superponen perturbaciones más bruscas. La consecuencia más extendida de la intervención humana es el adehesamiento de los densos bosques originales. Las dehesas albergan una notable biodiversidad derivada de ciertas prácticas que aumentan la diversidad a escala de explotación y de paisaje. La gestión de los bosques mediterráneos debe ser adaptativa, variando en función de la evolución del sistema, del efecto del manejo y de los cambios en las prioridades de la gestión. La integración de la silvicultura clásica y la ecología irá haciendo posible una mejor gestión y predicción del funcionamiento y evolución del bosque mediterráneo, si bien el marco temporal de las predicciones es necesariamente corto debido a la complejidad del sistema y a lo limitado de nuestros conocimientos.

**Summary.** *Mediterranean forests, a man-made and changing system.* Both the Mediterranean climate and the structure and functioning of Mediterranean forests and shrublands have undergone continuous changes, with increasing rate over the last millennia due to the influence of human activities. Favorable habitats in southern Europe were important reservoirs for plant diversity during Quaternary glaciations a fact that enhances the conservation value of present day Mediterranean forests. Fire and livestock husbandry have exerted an important influence on the evolution of the vegetation over the second half of the Holocene. Human practices became a critical perturbation that determined changes in dominant species, diversity and vegetation cover. The climatic aridification experienced over the last millennia influenced these changes only marginally. The main consequence of anthropization in low land Mediterranean forests is their transformation into savana-like dehesas, a semi-natural open wood pasture very of high biological diversity. Dehesas are an example

of how certain human practices may lead to increasing diversity at various scales. Management of Mediterranean forests must be adaptative, and should be able to change according to the evolution of the system, the effect of management, and the changes in management priorities. The integration of traditional silviculture with ecology will allow for a better management and enhanced prediction of the functioning and evolution of Mediterranean forests under changing environmental conditions. However, the time frame for these predictions is short due to the complexity of the system and to our still limited knowledge.

## 1. Introducción

La visión que se tiene del bosque mediterráneo es, o al menos incluye, un combinado de paradigmas en cierta medida falsos. Y esto es así empezando por las propias especies leñosas que lo forman, muchas de las cuales no son auténticamente mediterráneas al ser, en realidad, supervivientes del Terciario (Palamarev 1989, Herrera 1992). El verano seco, típico del clima mediterráneo, al que teóricamente estaría adaptada la vegetación mediterránea sólo ha sido típico en la Cuenca Mediterránea durante los últimos 5.000 años (Grove y Rackham 2001), un plazo demasiado breve para la evolución y especiación, sobre todo en el caso de especies longevas como los árboles mediterráneos actuales. Por tanto muchas de las presuntas adaptaciones de las plantas al clima mediterráneo no son sino pre-adaptaciones o rasgos funcionales que no han evolucionado bajo las condiciones ambientales de la actualidad. Tal es el caso, por ejemplo, de la esclerofilia de las hojas de muchas especies presentes en la Región Mediterránea (ver Capítulos 5 y 7). El significado real de este rasgo, tradicionalmente considerado “mediterráneo” al conferir presuntas ventajas adaptativas ante la sequía estival, es objeto de controversia y las fuerzas selectivas que han dado lugar a la evolución, distribución geográfica y papel funcional de la esclerofilia no están esclarecidas (Aerts 1995, Blondel y Aronson 1999). Además, ni el propio clima mediterráneo ni la fisonomía del paisaje mediterráneo han permanecido nunca constantes durante más de un siglo, con lo que la visión arquetípica del bosque mediterráneo está sesgada por nuestra incapacidad de integrar la variabilidad temporal en la estructura y funcionamiento del mismo más allá de unas pocas décadas (Carrión *et al.* 2000). Y unas pocas décadas es un periodo demasiado corto para captar la esencia de un sistema que como éste presenta dinámicas poblacionales y ciclos complejos de siglos, si no milenios, de duración. Esta lentitud de algunos procesos, como los de la regeneración natural de ciertas especies del género *Quercus*, compromete la viabilidad a largo plazo del bosque mediterráneo ya que una de las características de nuestro tiempo es la aceleración de las tasas de cambio ambiental. De esta forma, los procesos microevolutivos, que pueden darse en plazos de tiempo cortos en sistemas como las lagunas temporales y compensar así los efectos negativos de una tasa de cambio ambiental muy rápida, no son operativos para especies longevas y de lento crecimiento como las encinas (Rice y Emery 2003). Sin embargo, esta lentitud de algunos procesos clave no significa que la vegetación mediterránea no haya sufrido profundos cambios durante los últimos miles de años, cambios relacionados con fluctuaciones climáticas no menos profundas combinados en tiempos más recientes con alteraciones en el régimen de perturbaciones (e.g. por fuego) y en el nivel de explotación de los ecosistemas (e.g. pastoreo, carboneo y leña). Sin embargo, tanto las características adaptativas y competitivas de las especies como diversos procesos estocásticos han sido tan importantes o más que la conclusión de las fases glaciares y los cambios climáticos del Holoceno para el establecimiento de las especies dominantes después de cada crisis (Carrión 2003). Esta combinación de factores bióticos y abióticos ha permitido que algunos tipos de ecosistemas forestales hayan sido capaces de amortiguar el estrés que supusieron los cambios climáticos.

En este capítulo mostraremos que tanto el clima mediterráneo como la estructura y funcionamiento de los bosques y formaciones leñosas de estos ecosistemas han estado en constante cambio durante los últimos millones de años. Veremos la importancia de incluir la intervención humana para comprender los procesos que han dado lugar a los bosques que ahora tenemos. Y finalmente resumiremos algunos aspectos que deben tenerse en cuenta en la gestión de los bosques mediterráneos como reservorios de una notable diversidad biológica.

## **2. Reconstruyendo el pasado para comprender el futuro: paleoclima y paleovegetación**

La Tierra ha experimentado en los últimos dos millones de años una alternancia periódica de fases glaciares e interglaciares, de forma que aproximadamente el 80% del Cuaternario del norte de Europa ha sido tiempo glacial. Estos descensos sostenidos de temperatura han tenido efectos directos e indirectos, a través de las repercusiones en la disponibilidad hídrica, sobre la distribución de los bosques. De esta forma, las latitudes mediterráneas experimentaron un incremento de la aridez mientras muchas de las especies arbóreas y arbustivas desaparecían en las zonas glaciadas (Carrión *et al.* 2000). Las especies forestales sobrevivieron en refugios microclimáticos en las montañas del sur de Europa y en algunas áreas próximas al mar (ver Capítulos 2 y 3). Con la llegada de cada fase interglacial, las poblaciones refugiadas serían el punto de partida para la colonización de las regiones centrales y septentrionales de Europa, lo cual requirió de procesos de migración a larga distancia y gran escala (Carrión 2003). De esta forma los hábitats favorables del sur de Europa constituyeron un importante reservorio de diversidad vegetal para todo el continente europeo. En consecuencia, considerar especies como el haya, los abetos o los robles como propias de zonas templadas centroeuropeas no es muy real, ya que históricamente han estado más tiempo en la región mediterránea que fuera de ella; en particular durante los últimos dos millones de años (Carrión *et al.* 2000, Carrión 2003). Los estudios paleopolínicos de muestras obtenidas en turberas y lagunas han permitido identificar algunas de estas zonas de refugio, aunque su estructura ecológica está todavía por dilucidar. Por ejemplo, los valles interiores de Sierra Nevada y del macizo Segura-Cazorla-Alcaraz han actuado como importantes zonas de refugio para especies como *Quercus ilex-rotundifolia*, *Q. faginea*, *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Corylus avellana*, *Betula celtiberica*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor-glabra*, *Juglans regia*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia* u *Olea europaea*, mientras que el litoral de Murcia y Almería sirvió de refugio durante la última glaciación para diversos pinos, encinas y robles, además de coscojares con palmito, acebuchares y matorrales ibero-norteafricanos de cornical (*Periploca angustifolia*) y arto (*Maytenus europaeus*), acompañados de otras especies termófilas como *Osyris quadripartita*, *Myrtus communis*, *Lycium intricatum*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia* (Carrión *et al.* 2000, Carrión 2003). Las reconstrucciones paleoecológicas de las secuencias polínicas sugieren que los cambios de vegetación pueden llegar a ocurrir en pocos siglos o incluso décadas, como consecuencia de cambios climáticos marcados que fuerzan migraciones altitudinales o latitudinales de las especies.

## **3. Reconstruyendo el pasado para comprender el futuro: el cambiante régimen de perturbaciones y la intervención humana**

Además del clima, la intensa intervención humana es otra característica propia de los ecosistemas mediterráneos. Estos ecosistemas han sido muy alterados por el hombre desde comienzos del Neolítico (Cuadro 1.1), lo que ha provocado una reducción de su área original (Pons y Suc 1980). En ausencia del hombre, los ecosistemas que deberían cubrir la Península

CUADRO 1.1  
BREVE HISTORIA DEL CLIMA Y LOS BOSQUES MEDITERRÁNEOS

Los bosques mediterráneos han sufrido numerosos avatares climáticos e históricos que han determinado la estructura y dinámica de los bosques actuales y que tendrán indudables repercusiones en su respuesta futura al cambio global. La cronología que se incluye a continuación resume algunos de los principales momentos en la historia del clima y de los bosques mediterráneos y ha sido elaborada a partir de otros estudios lógicamente mas extensos (Costa *et al.* 1998, Grove y Rackham 2001, Maldonado *et al.* 2002, Mesa-Jimenez 2002, Carrión 2003).

*Las siglas BP, a.C. y MA indican antes del presente, antes de Cristo y millones de años respectivamente.*

6.5 MA BP	Desecación Messiniense (Terciario, Mioceno) del Mediterráneo (crisis de salinidad). Expansión de táxones esteparios y de zonas salinas.
3.2 MA BP	Se establece por primera vez el clima Mediterráneo (Terciario, Plioceno), pero será interrumpido por grandes y duraderos cambios climáticos. Empobrecimiento inicial de especies. Dominio de coníferas. Bosques más abiertos. Se expanden las especies mediterráneas.
2.3 MA BP	Glaciaciones en Europa. Hasta 20 oscilaciones climáticas que son paralelas a alternancias de bosques y formaciones abiertas registradas durante el Cuaternario (Pleistoceno, 1.6-0.01 MA). La alternancia de bosques caducifolios y perennifolios se debe a oscilaciones pluviosidad-xericidad en el Norte de Europa y calentamiento-enfriamiento en el Sur.
100.000 BP	Última glaciación (Würm), comienzo del Holoceno. Desaparece la flora subtropical del Terciario de extensas zonas.
18.000 BP	Condiciones extremadamente frías y áridas. La mayoría de las especies actuales ya están caracterizadas. El registro fósil y polínico permite reconstrucciones precisas. Se distinguen ya en la Península Ibérica las tres zonas climáticas principales (atlántica al noroeste, mediterránea al sureste, de transición y muy continental en el interior).
10.000 BP	Crisis de aridez del Dryas.
8.000 BP	Período Atlántico, recuperación de bosques templados. Predominio de <i>Quercus</i> spp. en el Mediterráneo. Encinares y quejigares se expanden en periodos favorables y son dominantes. El alcornoque se hace más abundante. Los pinos suponen menos de un 20% de los registros polínicos, pero pueden ser localmente abundantes en zonas más secas y frías.
7.000 BP	Comienza a ser importante la incidencia de las actividades humanas (Neolítico, fuego). La deforestación favorece la expansión de matorrales heliófilos. Se inicia un periodo de 2.000 años de buena pluviometría.
5.000 BP	El clima mediterráneo, marcado por cierta aridez, se establece y se mantiene hasta la actualidad con sólo breves y moderadas interrupciones.
4.000 BP	La cultura de El Argar (Edad de Bronce) hace uso de herramientas para la tala de árboles. Se incrementa el mercado a larga distancia (incrementándose la diseminación de propágulos y especies exóticas) y la explotación intensiva de recursos.
3.000 BP	El pastoreo comienza a ser importante en el Mediterráneo.
2.800-2.000 BP	La Edad de Hierro trae nuevas tecnologías para la explotación del bosque, el cual es supeditado a la ganadería en el Norte y a la agricultura en el Sur.
s. II a.C.-s. IV	La dominación romana de la Península Ibérica trae sistemas agrosilvopastorales precursores de la dehesa. Los cultivos se extienden en los valles y se conservan los bosques y matorrales en zonas poco fértiles y montañosas que son aprovechadas para ganadería. Se introducen voluntaria e involuntariamente muchas especies animales y vegetales.
s. IV-s. VIII	La época visigótica y premusulmana mantiene las costumbres romanas de uso del terreno y se establecen medidas protectoras de la propiedad forestal y de la madera.
s. VIII-s. XV	Epoca musulmana. Se intensifican los cultivos, los agroecosistemas denotan un uso sostenido durante la cultura árabe. Se introducen muchos cultivos arbóreos, algunos de los cuales se naturalizan en el área mediterránea.
s. XI	Bajo el auspicio de Alfonso X se crea el Consejo de la Mesta, que incrementa su poderío hasta la época de los Reyes Católicos. Disminución de la superficie arbolada por uso ganadero y construcción de barcos, a pesar de medidas de protección de zonas boscosas de uso comunal.
s. XII-s. XIII	Desarrollo de la Marina militar (Fernando III) que consume mucha madera.

1320-1370	Primer máximo de la Pequeña Edad de Hielo. Inundaciones. Inviernos prolongados y elevada precipitación estival.
s. XVI	Auge de la Marina militar con Felipe II. Construcción de la Armada Invencible a costa de algunos de los mejores bosques ibéricos. Desaparecen grandes extensiones de bosque en la zona centro (Madrid y Toledo).
1560-1620	Segundo máximo de la Pequeña Edad de Hielo. Inundaciones y sequías. Inviernos fríos. Lluvia en verano.
s. XVII	Protección de masas arboladas por Felipe IV que apenas afectan la tendencia general de deforestación del territorio.
1680-1720	Tercer máximo de la Pequeña Edad de Hielo: sequía y frío.
s. XVIII	Los Borbones Felipe V y Fernando VI promueven la repoblación forestal, pero no frenan el avance general de la deforestación por el incremento poblacional, fomento de la Marina y requerimiento de leña para minas y herrerías. Primeras grandes sustituciones de quercíneas por pinos influidas por actividades humanas (e.g. <i>Quercus faginea</i> por <i>Pinus nigra</i> en la Sierra de Cazorla).
1810	Cuarto máximo de la Pequeña Edad de Hielo. Inviernos y veranos fríos
1812	Las Cortes de Cádiz y el pensamiento liberal llevan el suelo a manos del trabajador. Se inicia la “tragedia del bien común” a gran escala y se acelera la deforestación.
1837	La desamortización de Mendizábal retira tierras de manos de la Iglesia y se acrecienta el deterioro de los bosques. El proceso sigue hasta el último tercio del siglo XIX y se talan o dañan seriamente 4,5 millones de hectáreas de bosque.
1848	Surge el cuerpo de técnicos de montes (ingenieros), el cual logra proteger 8 millones de hectáreas de bosques en Guadarrama, Cazorla, Cuenca y Pirineos.
1902-1903	Se crea la Guardería Forestal y el Cuerpo de Auxiliares Administrativos de Montes. Se inician grandes programas de repoblación. Comienzan plantaciones a gran escala de coníferas y más tarde de eucaliptos, con fines productivistas.
s. XX	Crisis del mundo rural con grandes migraciones a las ciudades. Se abandonan campos que pasan a ser tierras forestales.
1960-actualidad	Abandono de prácticas tradicionales: crisis de la dehesa, reviejado del monte bajo de quercíneas. La superficie arbolada general aumenta (e.g. un 16% entre 1965 y 1976). Se incrementa el número de espacios naturales protegidos. Surge la visión conservacionista del bosque.
1970-actualidad	Recuperación natural de encinares y alcornoques en áreas marginales submediterráneas menos secas. Los encinares se expanden en zonas montañosas y disminuyen de los llanos cerealistas, con balance neto negativo. El balance es ligeramente positivo para los alcornoques. Se acrecienta el deterioro ambiental del aire y las aguas, y el ritmo del cambio climático. A pesar de que España cuenta con 540 espacios protegidos (3,3 millones de hectáreas), la protección de espacios naturales fuera de áreas de montaña o lugares históricos o emblemáticos es escasa. Los bosques mediterráneos quedan fragmentados y desconectados. España, con 40 millones de hectáreas en la zona climática Mediterránea, llega al final del segundo milenio con 15 millones de hectáreas de bosque, sólo 3 de ellos de bosque mediterráneo, y más de 3 millones de hectáreas de matorral mediterráneo.

la Ibérica diferirían bastante de los actuales (Blondel y Aronson 1995). Uno de los procesos más significativos ocurridos en la Cuenca Mediterránea ha sido la desaparición de bosques de robles caducifolios y marcescentes a favor de bosques de especies esclerófilas como la encina. Los resultados de simulaciones fitoclimáticas demuestran que este proceso podría haber sido causado tanto por un cambio climático debido al incremento de la temperatura (González Rebollar *et al.* 1995), como por la erosión del suelo inducida por las actividades humanas (González Rebollar 1996) (ver Capítulo 11). Probablemente, ambas causas hayan actuado sinérgicamente en el pasado. El proceso de “esclerofilización” de los bosques, iniciado hace miles de años, ha continuado sin interrupción hasta el presente. En los últimos siglos, los bosques caducifolios de media montaña han sido paulatinamente sustituidos por encinares supra-

mediterráneos y por bosques de coníferas muchas veces repoblados (Ibáñez *et al.* 1997). En el norte de Marruecos y posiblemente en el sur de España, los bosques de quejigo (*Q. canariensis*), con hoja marcescente, fueron sustituidos por alcornoques (*Q. suber*), de hoja perenne y más resistente a la sequía y a los incendios (Reille y Pons 1992, Marañón *et al.* 1999). Como consecuencia de la influencia humana, una parte del bosque mediterráneo fue destruido para crear cultivos y pastos, mientras que el resto fue transformado en monte bajo para la producción intensiva de carbón y leña debido a su gran capacidad para el rebrote (por ej., *Q. pyrenaica*, *Q. faginea*). Por tanto, algunos de los bosques originales han desaparecido, mientras que otros han sido muy alterados en su estructura y funcionamiento, pasando a tratarse en régimen de monte bajo.

Los sistemas mediterráneos han estado y están típicamente expuestos a perturbaciones que pueden ser episódicas, como las sequías intensas e incendios, o crónicas, como la sobreexplotación y el pastoreo y ramoneo (ver Capítulos 4 y 6). La vegetación forestal se caracteriza por su inercia y gran resistencia a la invasión, aunque las perturbaciones reiteradas o de gran magnitud pueden provocar respuestas de tipo umbral, desencadenando extinciones locales relativamente abruptas (Carrión *et al.* 2001). La mayoría de los diagramas polínicos del Holoceno ibérico muestran cambios graduales o pautas de vegetación relativamente estables, los cuales han sido tradicionalmente interpretados según la dinámica climática que se observa en el norte de Europa. Algunos estudios en la Península Ibérica han revelado cambios bruscos que no se correlacionan con un proceso climático coetáneo o inmediatamente precedente, revelando la combinación de una inercia inicial con respuestas rápidas una vez que se han traspasado los umbrales de vulnerabilidad del sistema. La secuencia de Villaverde (Jaén) demuestra cómo el fuego es el condicionante primordial de la respuesta vegetal entre 3.500 y 1.000 años BP, con independencia de que su extensión y frecuencia estén determinadas por el régimen climático. En esta secuencia se observa cómo el encinar es remplazado tres veces por pinares de pino carrasco coincidiendo con la frecuencia de microcarbones, indicadores de la incidencia del fuego. Esta respuesta elástica en la que el pino se extiende y vuelve a disminuir rápidamente se volvió irreversible cuando la frecuencia de microcarbones tuvo una periodicidad corta (20-50 años), dando lugar a un cambio abrupto en la estructura ecológica del bosque (Carrión 2003). Otras secuencias de la zona se relacionan con los cambios climáticos del Tardiglacial y Holoceno, pero el control ejercido por el clima sobre la vegetación es modulado por las perturbaciones y la competencia interespecífica, dando lugar a retrasos de varios cientos de años y a respuestas tipo umbral. Al aumentar la escala espacial, el cambio climático aparece como un controlador más inmediato de los desplazamientos en los tipos forestales. Pero el fuego y, más tarde, el pastoreo influyeron muy significativamente en la evolución de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno. El aumento de la aridez en ciertos casos supone poco más que una influencia de fondo. Por tanto, la acción antrópica durante los últimos milenios es un elemento crítico de perturbación que determina cambios en las especies dominantes y conlleva cambios radicales en la diversidad y la cobertura arbórea y arbustiva.

## 4. La explotación como factor de cambio: las dehesas

El reflejo más generalizado de la acción humana sobre los bosques mediterráneos ha sido la creación de pastizales arbolados para facilitar el aprovechamiento de pastos y frutos por los herbívoros domésticos. Aunque la existencia de extensos bosques abiertos se ha documentado con anterioridad, no es hasta después de la Reconquista cuando comenzaron a establecerse las dehesas como tipo de paisaje íntimamente asociado a un régimen de gestión controlado a largo plazo y sobre grandes latifundios (Linares-Luján y Zapata-Blanco 2003). Sin embargo, al igual

que sucede con las fluctuaciones derivadas de fenómenos naturales descritas, la existencia de estos bosques abiertos ha de contemplarse enmarcada en una dinámica de cambio continuo, esta vez condicionado por tendencias socioeconómicas. Así, las dehesas (“monte hueco”) comenzaron a extenderse a costa del bosque denso (“monte pardo”) a medida que la presión demográfica implicaba una mayor demanda de tierras de labor y pasto, proceso que conoció un apogeo a mediados del siglo XIX (Linares-Luján y Zapata-Blanco 2003). Durante poco más de un siglo la superficie de pastizal arbolado sin matorral alcanzó su máxima extensión (entre 3 y 6 millones de hectáreas según las estimaciones), gracias a una gestión tradicional intensa que favoreció a las especies arbóreas más productivas (encina y alcornoque) y generalizó el uso de los antiguos pastos y matorrales como tierra de cultivo para abastecimiento humano.

A partir de esta época de máximo arriago, los cambios ocurridos en las dehesas han tenido presumiblemente dos tipos de efectos ecológicos: 1) modificaciones de la diversidad paisajística (Charco y García 2002) y 2) alteración específica de rasgos ambientales de los que dependen críticamente ciertas especies (Pulido y Díaz 2003). Los estudios modernos sobre cambios en el paisaje adeshado se basan en la comparación de tres instantáneas tomadas en los años 50, 80 y en la actualidad, analizándose generalmente los cambios de superficie de las unidades de paisaje y de densidad del arbolado allí donde se mantiene. Estos estudios identifican una primera fase (1956-1984) de abandono en áreas marginales y de intensificación en áreas productivas para el cultivo o la ganadería (Plieninger 2001, Charco y García 2002). Las consecuencias para el paisaje son la matorralización de zonas antes cultivadas y el aclareo parcial o total de áreas pastoreadas, es decir la sustitución del sistema tradicional de dehesa por un sistema simplificado de menor diversidad y con un fallo crónico de regeneración del arbolado (Pulido y Díaz 2003). La segunda fase de cambio abarca las dos últimas décadas, en las que la tendencia a la matorralización continúa pero cesa la desaparición de superficie arbolada, lo que provoca un incremento neto de superficie y densidad del arbolado. Aunque faltan estudios al respecto, estos cambios serían atribuibles en gran parte al nuevo uso cinagético del territorio y/o la declaración de espacios protegidos.

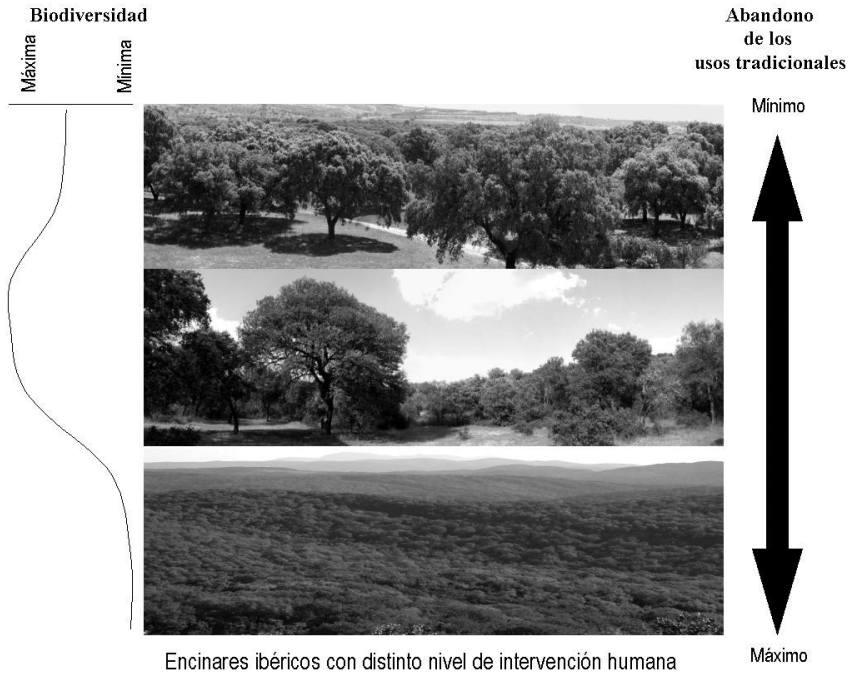
En la historia de las dehesas, desde su creación medieval hasta su reciente degradación o desaparición, puede reconocerse pues una dinámica de continuos cambios en la extensión y distribución espacial del mosaico de pastos, matorral, cultivos, acompañado de fluctuaciones en la densidad arbórea, asociados a la intensificación, el abandono o el cambio de aprovechamiento (Plieninger 2001). Pero además, estos cambios cuantitativos tienen repercusiones en la diversidad y la identidad de los organismos integrantes, algunos de los cuales (por ejemplo las aves necrófagas) han sido primero favorecidos por el aumento de la densidad de herbívoros, después amenazados por la intensificación y más tarde recuperados por la protección de espacios naturales (Díaz *et al.* 2003). Para los grupos indicadores bien documentados (pájaros, herbáceas y algunos gremios de invertebrados), la diversidad o la riqueza de especies de las dehesas aumenta respecto a los bosques de los que derivan. Este hecho ha sido tradicionalmente explicado por la mezcla de varios tipos de hábitat distintos, que permite la coexistencia 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 (Díaz *et al.* 2003). Por ejemplo, la riqueza de especies de plantas herbáceas es en promedio menor bajo las copas de los árboles que fuera de ellos, pero las especies presentes son distintas bajo la copa y fuera de ella por lo que la riqueza de especies a nivel de la parcela adeshada es grande (Marañón 1986). Y algo parecido ocurre con las aves nidificantes, cuyo número de especies aumenta con la cobertura arbolada en dehesas de encina sin matorral, pero las especies características 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 (Díaz *et al.* 2003).

Como se deduce de los ejemplos anteriores, la presencia de ciertas especies en los conteos de diversidad depende del mantenimiento de rasgos ambientales críticos para su supervivencia y que están enteramente sujetos a las prácticas de manejo, tales como la densidad y tamaño de los árboles o la estructura de la vegetación subarbórea. De ahí que, a lo largo de los siglos de historia de las dehesas, la intervención humana haya acelerado la tasa de cambio de la estructura y composición de los bosques, relegando en importancia a otros agentes de cambio.

### 5. Bosques *versus* matorrales: interacciones y sucesión secundaria

El avance del bosque que se ha ido experimentando en las últimas décadas en las zonas mediterráneas de Europa (Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000) tiene como contrapartida un empobrecimiento local y regional en el número de especies por dos motivos principales: por el predominio de ambientes nemorales sombreados en sistemas típicamente bien iluminados y por la falta de agua en el sotobosque o en las zonas más bajas de la cuenca al ser transpirada por un dosel arbóreo en expansión. Por otro lado, la destrucción del bosque mediterráneo para favorecer la agricultura o la ganadería, o bien causada por incendios recurrentes, ha favorecido a las especies arbustivas colonizadoras que hoy dan lugar a grandes extensiones de matorrales y confieren al paisaje mediterráneo su fisonomía quizá más característica. La situación inversa, es decir, el abandono de las prácticas agrícolas, ha llevado también a un incremento de la superficie ocupada por matorrales (Brouwer 1991). Así pues, nos encontramos ante dos procesos diferentes en las zonas mediterráneas, el avance del bosque, que se vuelve más cerrado y conlleva en general una disminución de la diversidad biológica (Fig. 1.1), y el avance de los matorrales, que dan lugar con frecuencia a estructuras en mosaico, generalmente muy ricas en especies (Blondel y Aronson 1999). El predominio de un proceso u otro es el resultado de una serie de factores ecológicos, históricos y socio-económicos que operan tanto a escala local como regional (Grove y Rackham 2001).

Dada la frecuencia e intensidad de las perturbaciones en ambientes mediterráneos (ver Capítulo 4), la sensibilidad diferencial de las especies a estas perturbaciones es un mecanismo muy importante en la composición y en la dinámica espacial y temporal de las comunidades vegetales y animales (Zavala 2003) (ver Capítulos 8 y 13). Las comunidades de plantas leñosas mediterráneas experimentan cambios fisonómicos o estructurales muy notables como respuesta a las perturbaciones, pero pueden mantener una composición de especies prácticamente constante. El concepto de sucesión según el cual unas especies van remplazando a otras con el tiempo está muy aceptado para los bosques templados y tropicales, y de alguna forma ha ido impregnando la ecología forestal mediterránea a pesar de las restricciones en estos reemplazos que impone la sequía (Valladares 2003). Para que la sucesión ocurra deben producirse exclusiones competitivas y/o facilitaciones entre especies a lo largo del tiempo. Se sabe que ambos procesos ocurren en los ecosistemas mediterráneos y se sabe que el signo de la interacción entre especies (negativa si es competencia, positiva si es facilitación) está modulado por el grado de adversidad ambiental (Pugnaire y Luque 2001, Pugnaire *et al.* 2004). Pero no se sabe con qué frecuencia ocurre cada tipo de proceso ni cuán compleja es la red de factores y procesos que afecta al signo de la interacción, por lo que en muchos sistemas mediterráneos podrían verificarse simultáneamente fenómenos de autosucesión, sucesión secundaria y cambios abruptos tipo umbral, asociados con perturbaciones. Dicho de otro modo, de un matorral se podría pasar a un bosque, quedarse en matorral o pasar a pastizal. Y dada la escasez creciente de agua disponible por efecto tanto del cambio climático como del cambio de usos del suelo, de un bosque podría pasarse a un matorral o a un pastizal no sólo como consecuencia de una perturbación, sino como resultado de una degeneración de la formación arbolada.



**Fig. 1.1.** Tres encinares ibéricos en los que el grado de abandono de los usos tradicionales (explotación agro-silvo-pastoral que da lugar a la dehesa) aumenta de arriba hacia abajo. Los niveles más altos de biodiversidad se encuentran en sistemas sometidos a niveles de intervención moderados, y en general el abandono total conlleva una disminución local de la riqueza de especies de flora y fauna (Díaz *et al.* 2003). No obstante, en los casos de abandono total puede facilitarse la recuperación de poblaciones de especies de gran valor por su grado de amenaza (e.g. águila imperial) o por su papel clave (animales que ayudan a la regeneración del arbolado dispersando sus semillas). Por tanto, la gestión de espacios naturales protegidos en ambientes mediterráneos debe identificar con precisión si el objetivo prioritario es la conservación del mayor número posible de especies o bien la conservación de ciertas especies clave ya que ambos pueden ser incompatibles.

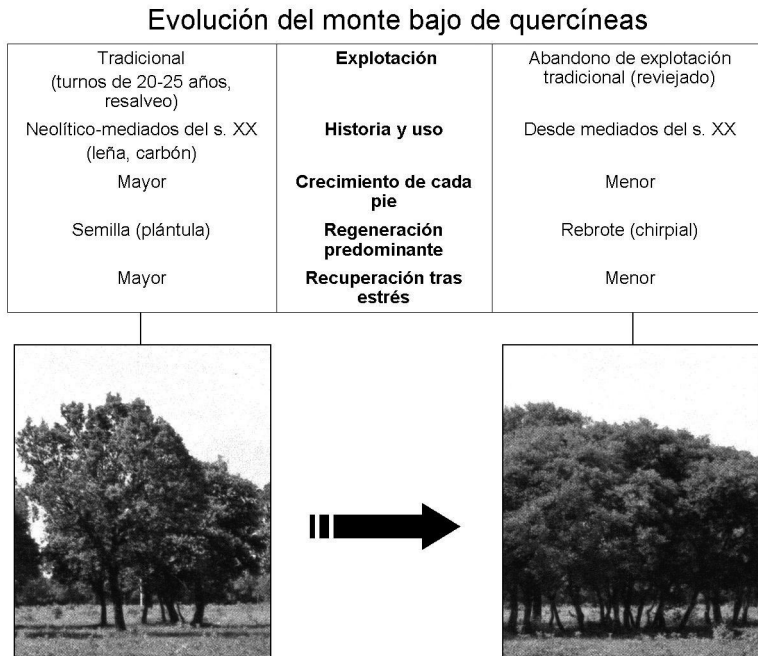
La importancia de los procesos estocásticos e históricos, demostrada por ejemplo en la reconstrucción paleoecológica de secuencias de vegetación, hace que los esfuerzos de modelizar la sucesión y describir el equilibrio más o menos dinámico entre especies que coexisten en un determinado territorio no lleven en principio a modelos con un gran poder predictivo (Carrión 2003). Por tanto, simular y predecir la evolución de las comunidades de matorral o de bosque es en general un ejercicio difícil. Sin embargo, sí se cuenta con información suficiente sobre los principales rasgos funcionales diferenciadores de matorrales y bosques, lo cual permite estimar a corto plazo si los procesos llevan al predominio de unos u otros (ver Capítulos 9, 12 y 13).

## 6. Implicaciones para la gestión

Los modelos paleoecológicos establecen que los principales centros de dispersión post-glaciar europeos han sido el sur de la Península Ibérica, Italia y los Balcanes (Willis y Whitaker 2000). Por tanto, si una especie arbórea se extingue del sur de Europa, las posibilidades de extinción continental ante futuros cambios climáticos son mucho mayores que si la extinción afecta a las Islas Británicas o a Escandinavia (Carrión 2003). Esto representa un

sólido argumento para insistir tanto a nivel nacional como europeo en la importancia de la conservación de nuestros bosques y la aplicación de políticas de gestión forestal sostenible.

Casi el 90% del carbono en forma de biomasa lo acumulan los bosques, lo que supone el 50% del carbono orgánico terrestre. Sin embargo, Körner (2003) ha evidenciado recientemente la asimetría temporal que supone el lento crecimiento de un árbol y la brusquedad de las perturbaciones (incendio, tala, herbivorismo, decaimiento). Esto implica que la lenta asimilación de carbono debida al crecimiento está descompensada respecto a la rápida liberación de carbono asociada a la muerte del árbol. Fijémonos en el caso del monte bajo de encinas y robles dominante en muchas sierras ibéricas. La mayor parte de este paisaje ha experimentado un brusco cambio a partir de la industrialización del país y el despoblamiento de la zonas rurales. El uso tradicional de estos montes para leña y carbón se ha abandonado alargándose mucho los turnos de corta que antes rara vez sobrepasaban los 25 años (Fig. 1.2). Nos encontramos ante un monte bajo “reviejado” en el que las cepas presentan numerosos pies pasados de turno muchas veces con un crecimiento muy lento, lo que puede implicar una mayor vulnerabilidad ante distintos factores de estrés abiótico (por ej., sequía) o biótico (p.ej., defoliadores). Siguiendo el argumento de Körner (2003), la perturbación intensa que supone un tratamiento silvícola de este monte como el resalveo puede producir la liberación rápida de carbono asimilado lentamente durante años. Por otro lado, si no se realiza tratamiento alguno se corre el riesgo de que el escaso crecimiento de estas masas “reviejadas” y su mayor vulnerabilidad ante situaciones de estrés pueda conducir a episodios de decaimiento agudo (p.ej., la seca) y mortalidad, y, de nuevo, provocar la liberación brusca de carbono. Esta paradoja es



**Fig. 1.2.** Características y cambios observados o esperables en la evolución del monte bajo mediterráneo de quercíneas cuando su uso tradicional (resalveo con turnos de corta de 10-25 años) se abandona y se genera un monte bajo pasado de turno o “reviejado”. Un monte “reviejado” mostraría menor crecimiento por pie, una regeneración predominantemente asexual y una mayor vulnerabilidad potencial ante factores de estrés abiótico (e.g. sequía o temperaturas extremas) y biótico (e.g. plagas de insectos defoliadores, micosis).

actualmente irresoluble debido a nuestro desconocimiento del funcionamiento del monte bajo y crea serias dudas sobre el papel de estas formaciones de quercíneas como sumidero “ibérico” de carbono. Estas dudas se trasladan desde la investigación a la gestión y deben resolverse para decidir cómo manejar este paisaje valorando también su papel como reservorio de biodiversidad (ver Capítulos 14, 17 y 18).

El bosque mediterráneo actual no se entiende sin la intervención humana, y un paradigma claro lo suponen los sistemas o adhesados (Fig. 1.1). Aunque los cambios en el clima y en el régimen de fuegos y perturbaciones podrían conducir a que las dehesas se mantengan por medios distintos al uso humano, en la actualidad tanto las dehesas como la diversidad que albergan dependen de una correcta gestión forestal y ganadera (Díaz *et al.* 2003). La gestión de estos sistemas es la gestión de elevados niveles de diversidad biológica, que podrían contribuir a su mantenimiento y conservación gracias al valor que la sociedad otorga a los sistemas ricos en especies (Blondel y Aronson 1995). A pesar de que está demostrada la necesidad de la intervención humana para mantener la coexistencia local entre el pastizal y el arbolado en la dehesa aún no están dilucidados los procesos y mecanismos por los cuales resulta tan importante la intervención humana para el mantenimiento de esta coexistencia (Marañón *et al.* 1999). Por tanto, la gestión de estos sistemas debe ser adaptativa y se debe ir cambiando en función de la propia evolución del sistema y se debe retroalimentar con los resultados del manejo que en cada caso se haya aplicado (Rojas 2001, Charco 2002) (ver Capítulo 18).

Si bien la intervención humana en los bosques mediterráneos tiende a aumentar los niveles de diversidad biológica, en los casos de abandono total de los usos tradicionales puede facilitarse la recuperación de poblaciones de especies de gran valor por su grado de amenaza (e.g. águila imperial) o por su papel clave (e.g. animales que ayudan a la regeneración del arbolado dispersando sus semillas) (Fig. 1.1). La gestión se enfrenta pues a la asociación entre elevados valores de diversidad y ausencia de sostenibilidad (baja regeneración del arbolado), paradoja que debe resolverse mediante la identificación del objetivo prioritario en cada caso.

A la luz de los estudios paleoecológicos, la contingencia histórica aparece como un responsable significativo de la trayectoria temporal de las comunidades vegetales. La exploración de secuencias vegetales de varios miles de años revela interacciones múltiples, abundancia de pautas no repetidas y una gran sensibilidad a la situación inicial, todo lo cual hace poco apropiadas las explicaciones mecanicistas y desafían la simulación. Debemos, por tanto, resignarnos y aceptar que la mayor parte de la naturaleza no es lineal y no puede predecirse con facilidad. Sin embargo, hay cada vez más evidencia de que la paulatina integración de los conocimientos de la silvicultura clásica y la ecología aplicada irán haciendo posible la gestión y predicción del funcionamiento y de la evolución del bosque mediterráneo en un ambiente cambiante (Zavala 2003) (ver Capítulos 15 y 18). No obstante, tanto la gestión como la predicción han de barajar por el momento escalas temporales necesariamente cortas dada la complejidad de los procesos, la lentitud de algunas de las respuestas del bosque mediterráneo y nuestro aún limitado conocimiento.

## Agradecimientos

Gracias a Teodoro Marañón por sus sugerencias y revisiones críticas. Este trabajo se ha escrito gracias a resultados obtenidos mediante diversos proyectos del Ministerio de Ciencia y Tecnología (ECOFIARB REN2000-0163-P4 y TALMED REN2001-2313 de FV).

## Bibliografía

- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 402-407.
- Blondel, J. y J. Aronson. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: Human and non-human determinants. Páginas: 43-105 *En*: G. W. Davis y D. M. Richardson, edit. *Mediterranean-Type ecosystems: The function of biodiversity*. Springer-Verlag, Berlin.
- Blondel, J. y J. Aronson. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, New York.
- Brouwer, F. M. 1991. Land use changes in Europe: processes of change, environmental transformations and future patterns. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Campos-Palacín, P. 1984. *Economía y energía en la dehesa extremeña*. Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios, Madrid.
- Carrión, J. S. 2003. Sobresaltos en el bosque mediterráneo: incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica. *Ecosistemas* 2003-3: URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/revision1.htm>.
- Carrión, J. S., A. Andrade, K. D. Bennett, C. Navarro y M. Munuera. 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635-653.
- Carrión, J. S., M. Munuera, C. Navarro y F. Sáez. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. *Viejas falacias y nuevos paradigmas*. *Complutum* 11: 115-142.
- Charco, J. 2002. Conclusiones generales y propuestas para la regeneración de los bosques mediterráneos ibéricos. Páginas: 279-290 *En*: J. Charco, edit. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Costa, M., C. Morla y H. Sainz. 1998. *Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica*. Geoplana, Barcelona.
- Díaz, M., F. J. Pulido y T. Marañón. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adherados. *Ecosistemas* 2003-3: URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion4.htm>.
- González Rebollar, J. L. 1996. Sistemas agrarios sostenibles en áreas marginales. Páginas: 173-182 *En*: T. Lasanta y J. M. García Ruíz, edit. *Erosión y Recuperación de Tierras en Áreas Marginales*. Instituto de Estudios Riojanos y Sociedad Española de Geomorfología, Logroño.
- González Rebollar, J. L., A. García-Álvarez y J. J. Ibáñez. 1995. A mathematical model for predicting the impact of climate changes on Mediterranean plant landscapes. Páginas: 757-762 *En*: S. Zewer, R. S. A. R. van Rompaey, M. T. J. Kok y M. M. Berk, edit. *Climate Change Research: Evaluation and Policy Implications*. Elsevier, Amsterdam.
- Grove, A. T. y O. Rackham. 2001. *The nature of Mediterranean Europe. An ecological history*. Yale University Press, New Haven.
- Herrera, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140: 421-446.
- Ibáñez, J. J., J. L. González Rebollar, A. García Álvarez y A. Saldaña. 1997. Los Geosistemas mediterráneos en el espacio y en el tiempo. Páginas: 27-130 *En*: J. J. Ibáñez, B. L. Valero-Garcés y C. Machado, edit. *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo: implicaciones en la desertificación*. Geoforma, Logroño.
- Körner, C. 2003. Slow in, rapid out-carbon flux studies and Kyoto targets. *Science* 300: 1242.
- Linares-Lujan, A. M. y S. Zapata-Blanco. 2003. Una visión panorámica de ocho siglos de la dehesa. Páginas: *En*: F. Pulido, P. S. Campos y G. Montero, edit. *La gestión forestal de las dehesas*. Junta de Extremadura-IPROCOR, Mérida.
- Maldonado, J., M. Benito, R. A. Sanchez y H. Sainz. 2002. Evolución reciente de las áreas de los bosques esclerófilos ibéricos. Cambios deducidos a partir de la cartografía forestal. Páginas: 217-236 *En*: J. Charco, edit. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- 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., R. Ajbilou, F. Ojeda y J. Arroyo. 1999. Biodiversity of woody species in oak woodlands of southern Spain and northern Morocco. *Forest Ecology and Management*. 115: 147-156.
- Mesa-Jimenez, S. 2002. Historia de los bosques de la Península Ibérica. Páginas: 153-169 *En*: J. Charco, edit. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Palamarev, E. 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll den-droflora. *Plant Systematics and Evolution* 162: 93-107.
- Plieninger, T. y C. Wilbrand. 2001. Land use, biodiversity conservation, and rural development in the dehesas of Cuatro Lugares, Spain. *Agroforestry Systems* 51: 23-34.
- Pons, A. y J. P. Suc. 1980. Lés témoignages de structures de végétation Méditerranéennes dan le passé antérieur à l'action de l'homme. *Natur. Monsp.* HS 69-78.
- Pugnaire, F. I., C. Armas y F. Valladares. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.

- Pugnaire, F. I. y M. T. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Pulido, F.J. y Díaz, M. 2003. Dinámica natural de la regeneración del arbolado de encina y alcornoque. Páginas: 39-62. En: F.J. Pulido, P. Campos G. Montero, edit. La gestión forestal de las dehesas. Historia, Ecología, Silvicultura y Economía. Instituto del Corcho, la Madera y el Carbón, Junta de Extremadura. Mérida.
- Reille, M. y A. Pons. 1992. The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of the Mediterranean basin: a note on pollen analytical data. *Vegetatio* 99-100: 13-17.
- Rice, K. J. y N. C. Emery. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 469-478.
- Rojas, E. 2001. Política forestal y conservación de la biodiversidad en los montes mediterráneos. Páginas: 75-84 En: J. Camprodon y E. Plana, edit. Conservación de la biodiversidad y gestión forestal. Su aplicación en la fauna vertebrada. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Scarascia-Mugnozza, G., H. Oswald, P. Piussi y R. Kalliopi. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132: 97-109.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. Páginas: 439-471 En: K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag y F. Hellwig, edit. *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg.
- Willis, K. J. y R. J. Whittaker. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- Zavala, M. A. 2003. Dinámica y sucesión en bosques mediterráneos: modelos teóricos e implicaciones para la silvicultura. Páginas: 43-63 En: J. M. Rey Benayas, T. Espigares y J. M. Nicolau, edit. Restauración de Ecosistemas Mediterráneos. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.

