

Investigación

Díaz, M., Pulido, F.J. y Marañón, T. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adehesados. *Ecosistemas* 2003/3 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/033/investigacion4.htm>)

Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adehesados

Mario Díaz¹, Fernando J. Pulido² y Teodoro Marañón³

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

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

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

Los bosques mediterráneos son sistemas naturales con una elevada diversidad biológica, que tiende a aumentar cuando son explotados para formar dehesas arboladas. Dentro de este sistema de explotación, la riqueza de especies varía 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 de las dehesas y otros hábitats a escala regional, contribuyen al mantenimiento de especies adicionales. No obstante, se requieren perturbaciones como el fuego o el uso humano, que serían las causas últimas de esta diversidad. La diversidad biológica de las dehesas podría contribuir a su sostenibilidad económica si ésta es valorada adecuadamente por la sociedad. Además, 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 de organismos alcanza niveles tan elevados en la Cuenca Mediterránea 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 gran heterogeneidad 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 diferentes 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 mantenida por las dehesas arboladas tiende a ser mayor que la mantenida por otros tipos de hábitat, tendencia que se observa para un amplio elenco de grupos de organismos y para un amplio rango de escalas espaciales (véase Díaz, 1997 para una revisión). La diversidad biológica ha

sido un parámetro muy utilizado para valorar la integridad ecológica de los sistemas naturales, idea que se deriva en última instancia de la redundancia funcional de las especies dentro de los niveles tróficos a los que pertenecen (Tilman *et al.*, 1998; Yachi y Loreau, 1999). Esta idea parece 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 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). En estos sistemas podría por tanto no cumplirse que una mayor diversidad implique una mayor integridad ecológica.

Por otro lado, 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, dada la galopante tasa de extinción de origen humano que registran los organismos terrestres (Leakey y Lewin, 1997). Por ejemplo, una proporción creciente del presupuesto de la Política Agraria Comunitaria europea (PAC) se dirige a financiar tipos de uso de la tierra menos productivos desde el punto de vista comercial pero que deberían servir para mantener e incrementar la diversidad biológica a escala local, regional o continental (Kleijn *et al.*, 2002). Estas ideas introducen un valor económico y social a la diversidad biológica de los sistemas agrarios que puede ser clave para su sostenibilidad económica a largo plazo (Díaz *et al.*, 1997).

Diversidad biológica de las dehesas arboladas: patrones y procesos

La razón tradicionalmente aducida para dar cuenta de la mayor riqueza de especies mantenida por los medios adehesados o sabanoides se basa en que pueden considerarse como una mezcla íntima de varios tipos de hábitat distintos: bosques, por un lado, y pastizales, matorrales e incluso cultivos por otro (Díaz, 1997; Díaz *et al.*, 1997). Esta mezcla permitiría la coexistencia de organismos forestales y organismos característicos de medios abiertos dentro del mismo tipo de hábitat 'híbrido'. Por ejemplo, la riqueza de especies de plantas herbáceas es en promedio menor bajo las copas de los árboles que fuera de ellos, pero la composición específica del pastizal difiere entre estos lugares y en zonas lejos de las copas, lo que ocasiona una mayor riqueza de especies a escala de la dehesa (Marañón, 1986). La riqueza de especies de aves nidificantes aumenta con una mayor cobertura de árboles en dehesas de encina sin matorral, y este aumento sigue un patrón encajado, de manera que 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 (**Figura 1**).

A la mezcla de árboles y pastizales a escala de metros se superpone la mezcla de distintos tipos de vegetación subarbórea dentro de cada finca, a escala del orden de cientos de hectáreas. 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 la riqueza de mamíferos tiende a ser mayor en dehesas matorralizadas (**Figura 2**). No obstante, la mezcla de usos del suelo dentro de cada finca permite la coexistencia de grupos de organismos ligados de manera exclusiva a hábitats contrastados, caso de las aves exclusivas de cultivos o matorrales (Pulido y Díaz, 1992), de plantas herbáceas heliófilas y nemorales o de lacértidos asociados a zonas matorralizadas o con afloramientos rocosos (Martín y López, 2002).

Por último, las dehesas coexisten con otros usos del suelo y elementos del paisaje a escala regional. Ello permite el asentamiento de especies y grupos de especies ligadas a elementos singulares del paisaje, tales como organismos acuáticos en balsas y riberas o aves comensales, y 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 escala de unos pocos metros y qué papel juega la diversidad biológica en estos procesos. Los modelos que actualmente se consideran más realistas para explicar esta coexistencia son los que incorporan el efecto de las perturbaciones (véase Maraño *et al.*, 2003 y Díaz *et al.*, 2003 para una revisión). El modelo de Jeltsch *et al.* (1996) indica que, en ausencia de fuego y pastoreo, no existen combinaciones estables del arbolado con los otros tipos de vegetación, mientras que estas perturbaciones son capaces de producir coexistencia en determinadas condiciones climáticas. No obstante, el modelo predice 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

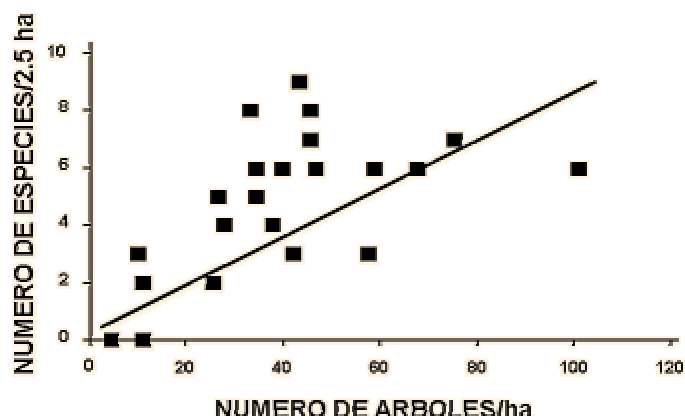


Figura 1. Relación entre la densidad de árboles y la riqueza de especies de aves paseriformes nidificantes en 23 parcelas de 50 x 500 m de dehesa con pastizal (cobertura de arbustos menor del 10%) situadas en el entorno del Parque Natural de Monfragüe (Cáceres) y censadas en la primavera de 1987. La 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).

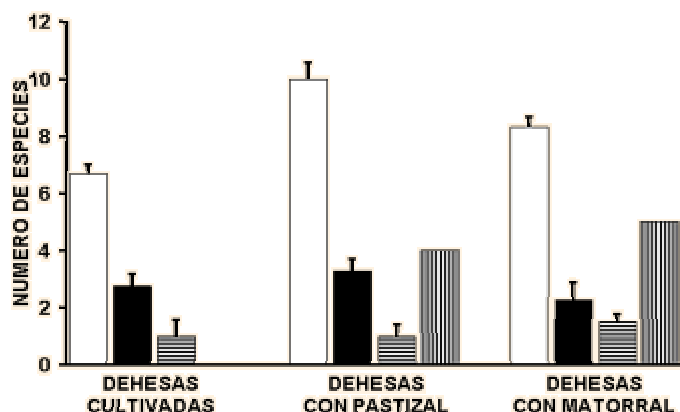


Figura 2. Patrones de riqueza de especies de aves (número medio de especies de paseriformes+ES en parcelas de 2.5 ha, blanco), oligoquetos (lombrices de tierra en 0.5 m², negro), micromamíferos (roedores en 240 trampas-noche, rayado horizontal) y mesomamíferos (ungulados, lagomorfos y carnívoros en 150 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: $H_2 = 7.00$, $P = 0.03$, $n=9$), 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.

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.

La regeneración natural de las dehesas arboladas es 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 una mayor diversidad 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 (roedores 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).

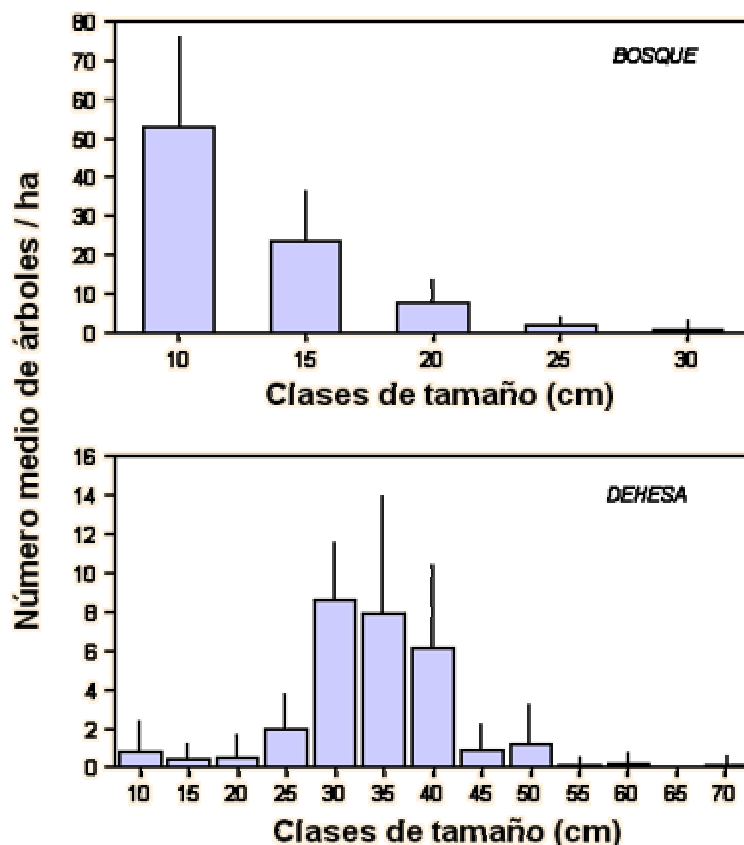


Figura 3. Estructura de tamaños (DBH, en cm) de las poblaciones de encina *Quercus ilex* en bosques y dehesas del entorno del Parque Natural de Monfragüe, Cáceres. Se muestran las frecuencias medias (+DS) resultantes de promediar 10 poblaciones en fincas adehesadas y 10 poblaciones en bosques escasamente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

Conclusiones: diversidad biológica y sostenibilidad de los sistemas adhesados

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. La escala de coexistencia de estas manchas es del orden de cientos o miles de hectáreas, de paisaje, y no del orden de metros (por ejemplo, He y Mladenoff, 1999). La rápida matorralización de los pastizales arbolados, dirigida por unas pocas especies de matorrales heliófilos y sus dispersantes (Malo y Suárez, 1995), disminuye localmente la riqueza de especies de plantas y animales, un proceso que es interrumpido en las dehesas por la actividad humana y sus animales domésticos. Por otro lado, la matorralización favorece un número mayor de especies de matorrales facilitadores y de animales dispersantes de semillas, 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 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 (Hutsinger y Bartolome, 1992), 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, 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). 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 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 animales dispersantes y de matorrales facilitadores (Pulido y Díaz, 2003) que son relativamente abundantes a escala regional pero aparentemente escasos 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 tanto la diversidad como la productividad de las dehesas. Ello 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 porqué 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 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 (**Foto 1**). Estas medidas a escala de paisaje podrían contribuir, además, a la conservación de especies dependientes de mezclas de usos del territorio. Aunque la implementación de estas medidas requiere información aún no disponible sobre los tiempos de matorralización necesarios para el reclutamiento y 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.



Foto 1. Transición entre monte mediterráneo y dehesa de encinas en el entorno del Parque Natural de Monfragüe.

Agradecimientos

El presente trabajo es una contribución surgida de la actividad de la Red para el Seguimiento del Cambio Global en Ecosistemas Mediterráneos (GLOBIMED), una de cuyas tareas es la transferencia de conocimientos científicos aplicados a través de publicaciones divulgativas.

Referencias

Blondel, J. y Aronson, J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford, UK.

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 adhesados. 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

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.

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.

Hutsinger, 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.

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*. En: *Forest Research: a challenge for an integrated European approach* (ed. K. Radoglou), pp. 377-381, NAGREF-FRI, Salónica, Grecia..

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.

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. 2003. *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.). Springer, Berlín, Alemania. (en prensa).

Martín, J. y López, P. 2002. The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation* 108: 213-219.

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.

Plieninger, T., Pulido, F.J. y Konold, W. 2003. Effects of land-use history on size structure of holm 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., 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. 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.

Tucker, G.M. y Heath, M.F. 1994. *Birds in Europe: Their conservation status*. BirdLife International, Cambridge, UK.

Weltzin, J.F. y McPherson, G.R. 1999. Facilitation of conespecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs* 69: 513-534.

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.