

El efecto de la repoblación de núcleos rurales despoblados sobre los servicios ecosistémicos

Daniel Bruno^{1,*} , María R. Felipe-Lucía² , Belinda Gallardo³ , Sara Palacio² , David Moret-Fernández⁴ , Jesús Martínez-Padilla² , Miguel Sevilla-Callejo³ , Raquel Charte-Gascón² , José M. Igual⁵ , Angel Valverde⁵ , Pablo Tejero² , José Manuel Nicolau⁶ , Ramón Reiné⁶ , Lucía Ayuso², Paula Bautista^{2,7} , Alvaro Berzosa⁸, C. Guillermo Bueno² , Clara Castellano³ , Paz Errea³ , Alberto Pastoriza² , Alicia Pérez-Lagares² , Olatz Fernández² , Carlos Camacho^{2,9} , Benito P. Vispo², Uxue Calderón-Gortazar⁶ , Carlos Molina-Martín¹⁰ , Alba López¹¹, David Cenalmor¹¹ , Juan J. Jiménez² 

- (1) Centro de Investigación e Innovación Agroalimentaria y Ambiental (CIAGRO). Universidad Miguel Hernández de Elche, Elche, España.
- (2) Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Jaca.
- (3) Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Zaragoza.
- (4) Estación Experimental de Aula Dei (EAAD-CSIC), Zaragoza.
- (5) Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca (IRNASA-CSIC).
- (6) Escuela Politécnica Superior. Universidad de Zaragoza, Huesca.
- (7) Universidad de Alcalá, departamento de Ciencias de la Vida.
- (8) A Redolada S. Coop. Pequeña, Artosilla, Huesca.
- (9) Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Sevilla.
- (10) Actividades, Estudios y Proyectos en el Medio Ambiente, S.L.
- (11) Universidad de Salamanca, Salamanca.

* Autor para correspondencia / Corresponding author: D. Bruno [dbrunocollados@um.es]

> Recibido / Received: 25/04/2025 – Aceptado / Accepted: 17/08/2025

Cómo citar / How to cite: Bruno, D., Felipe-Lucía, M. R., Gallardo, B., Palacio, S., Moret-Fernández, D., Martínez-Padilla, J., ... Jiménez, J. J. (2026). El efecto de la repoblación de núcleos rurales despoblados sobre los servicios ecosistémicos. *Ecosistemas* 35(1): 3048. <https://doi.org/10.7818/ECOS.3048>

El efecto de la repoblación de núcleos rurales despoblados sobre los servicios ecosistémicos

Resumen: Las áreas rurales proporcionan la mayoría de los Servicios Ecosistémicos (SE) a todo el territorio. La despoblación supone un enorme reto socioeconómico y medioambiental por las múltiples consecuencias del abandono rural sobre la cohesión social, vertebración territorial, uso sostenible de los recursos naturales, adaptación al cambio climático, conservación de la biodiversidad y los ecosistemas. Sin embargo, no se ha investigado el efecto que puede tener la recuperación de pueblos abandonados en los ecosistemas y los SE que proporcionan.

En España, es especialmente delicada la situación de las zonas montañosas, que han experimentado despoblación severa en el último siglo a consecuencia del decaimiento demográfico y la venta y expropiación de tierras para la reforestación masiva. Este trabajo estudia los efectos de la restauración de la población de pueblos abandonados de montaña sobre ocho SE, comparando este tipo de núcleos con aquellos que permanecen despoblados y con los que han estado permanentemente habitados, en el Sistema Central y los Pirineos.

Este trabajo aporta las primeras evidencias sobre los efectos de la repoblación de núcleos rurales deshabitados en un amplio rango de SE: soporte, regulación, abastecimiento y culturales. Los núcleos restaurados mostraron niveles elevados de servicios de regulación y soporte respecto a los habitados, al tiempo que recuperan de manera significativa (respecto a los despoblados) los servicios culturales y, en menor medida, algunos de abastecimiento. Estos resultados pueden ayudar al diseño de herramientas y políticas públicas de ordenación del territorio para compaginar la sostenibilidad económica, social y ambiental, y una provisión equilibrada de servicios ecosistémicos.

Palabras clave: abandono de tierras; contribuciones de la naturaleza a las personas; despoblación; repoblación rural; restauración socioecológica; transición ecológica

The effect of restoration of rural depopulated villages on ecosystem services

Abstract: Rural areas provide most ecosystem services (ES) to the whole territory. Depopulation poses an enormous socioeconomic and environmental challenge due to the multiple consequences of rural abandonment on social cohesion, territorial structure, the sustainable use of natural resources, adaptation to climate change, and the conservation of biodiversity and ecosystems. However, the impact that the population restoration of abandoned villages can have on ecosystems and the services they provide to society has not been investigated.

In Spain, the situation of mountain areas is particularly problematic, having experienced severe depopulation in the last century, mainly as a result of the demographic decline and the sale and expropriation of land for massive afforestation. This study investigates the effects of

restoring abandoned villages on eight ES in rural mountain areas, comparing these types of villages with those that remain depopulated and with those that have been permanently inhabited, in the Central System and the Pyrenees.

This work provides the first evidence on the effects of restoring and repopulating rural areas on a wide range of ES, including provisioning, regulating, supporting, and cultural services. Restored villages showed higher levels of regulation and supporting services than permanently inhabited villages, while significantly recovering (compared to abandoned ones) cultural services and, to a lesser extent, some provisioning services. These results can contribute to the design of land-use planning tools and public policies that combine social and environmental sustainability with a balanced provision of ES in rural mountain areas.

Keywords: land abandonment; nature contributions to people; depopulation; rural repopulation; socioecological restoration; ecological transition

Introducción

La despoblación supone un enorme reto socioeconómico y medioambiental por las múltiples consecuencias que el abandono rural tiene sobre la cohesión social, la vertebración territorial, el uso sostenible de los recursos naturales, la adaptación al cambio climático, la conservación de la biodiversidad y los ecosistemas (MITECO, 2021). En Europa, el riesgo demográfico es especialmente evidente en las regiones rurales de Portugal, España, Grecia, Italia, Suecia y Finlandia (Cuadrado-Roura, 2023; Eurostat, 2024). En España, la situación de las zonas montañosas es especialmente delicada, ya que han experimentado un abandono de tierras y despoblación severos en el último siglo (Lasanta et al., 2015; 2017; Romero-Díaz et al., 2017) a consecuencia, principalmente, de dos procesos. Por un lado, uno abrupto y relativamente rápido debido a la venta y expropiación de tierras para la reforestación masiva, y, por otro, uno de carácter crónico, como es el decaimiento demográfico (envejecimiento y falta de relevo generacional). En este contexto, tanto el Pirineo Aragonés como el Navarro o el Sistema Central representan el paradigma de los sistemas montañosos más despoblados de España y Europa, siendo considerados como desiertos demográficos (<10 habitantes/km², con amplias zonas por debajo de los 4 habitantes/km²; Pinilla y Saez, 2017; Burillo-Cuadrado et al., 2019; Gómez-Valenzuela y Holl, 2024).

El fenómeno de la despoblación rural en España es relativamente reciente y coyuntural. La despoblación del mundo rural comenzó a mediados del siglo XIX, cuando la industria moderna se concentró en las áreas urbanas y las zonas de montaña entraron en crisis como consecuencia de la desarticulación de su economía tradicional (Gallego et al., 1992) y sus peores condiciones de vida y accesibilidad. Estas diferencias, acentuadas entre 1939 y 1975, generaron un éxodo rural hacia los núcleos urbanos. En el caso del Pirineo y otras áreas de montaña, este movimiento migratorio se aceleró por las políticas hidráulicas y de reforestación desarrolladas a lo largo del siglo XX, que derivaron en expropiaciones y compras públicas de suelo (Marín-Gavín et al., 2017). Sin embargo, en la actualidad la emigración ya no es la principal causa del declive demográfico del medio rural, siendo ésta sustituida por el envejecimiento de la población y la baja tasa de natalidad (Perpiña-Castillo et al., 2020).

Las áreas rurales son cruciales para el crecimiento sostenible, porque proporcionan la mayoría de los servicios ecosistémicos (SE) a todo el territorio. Los SE son aquellos beneficios directos e indirectos que un ecosistema aporta a la sociedad y que mejoran la salud, la economía y la calidad de vida de las personas, y se dividen tradicionalmente en servicios ecosistémicos de abastecimiento, regulación, culturales y de soporte (MEA, 2005). Algunos ejemplos incluyen la producción de materias primas y alimentos, la polinización, la regulación del clima y agua, la prevención de inundaciones e incendios, el control de la erosión, el secuestro de carbono, la provisión de hábitat o de actividades culturales y recreativas (Costanza et al., 1997).

Sin embargo, los efectos de la despoblación en los SE han sido probados tan solo indirectamente a través de estudios de cambios en los usos del suelo (Bruno et al., 2021). Si el conocimiento sobre los efectos de la despoblación puede considerarse limitado, existe un vacío de información total sobre el potencial de la restauración de la población (recuperación de la población en núcleos previamente despoblados) para mitigar estos efectos en la provisión de SE. En este contexto, la restauración socioecológica ha emergido como un marco conceptual y práctico fundamental (Fernández-Manjarrés et al., 2018), especialmente en el contexto de la Década de las Naciones Unidas para la Restauración de Ecosistemas (2021-2030; Aronson et al., 2020; Fischer et al., 2021). Este enfoque reconoce la interdependencia crítica entre los sistemas sociales y ecológicos, y busca superar las limitaciones de la restauración tradicional que obvia en gran medida las dimensiones humanas (Aronson et al., 2020; Higgs et al., 2014). Desde este prisma, cualquier intervención debe abordar tanto la recuperación de la biodiversidad y de las funciones ecosistémicas, como la revitalización del tejido social y económico local (Bürgi et al., 2017). De hecho, uno de los grandes retos es la implementación real de restauraciones socioecológicas como la presentada en este trabajo, y cómo medir su impacto considerando tanto el componente ambiental como social, para lo que la aproximación de SE resulta una métrica integradora clave. El marco conceptual de la restauración socioecológica y los SE ha demostrado ser una de las mejores herramientas para evaluar los recursos naturales ya que integran tanto aspectos ecológicos como sociales en la valoración de los ecosistemas y sus beneficios para el bienestar humano (Smith et al., 2022).

El término repoblación rural se refiere al proceso de atraer y asentar nuevos residentes permanentes en áreas rurales que han experimentado un declive demográfico significativo y continuado (despoblación). Por tanto, no es simplemente un aumento temporal de población (como el turismo), sino un intento deliberado de revertir la dinámica de abandono y construir comunidades rurales viables a largo plazo. La repoblación y restauración de zonas rurales constituye un ejemplo paradigmático de restauración socioecológica que permite abordar simultáneamente el reto demográfico y ambiental, al tiempo que se recupera un patrimonio cultural y arquitectónico condenado, de otra forma, a desaparecer. Para ello, es necesario integrar a los nuevos pobladores, estudiando su impacto en los ecosistemas y diseñando las estrategias a seguir para una restauración respetuosa y sostenible medioambientalmente (Palacio, 2021).

Algunos estudios han analizado el impacto de la despoblación sobre los SE (Bruno et al., 2021; Lloret et al., 2024), pero faltan datos cuantitativos que permitan evaluar el efecto inverso, es decir, el efecto de la repoblación y restauración de zonas rurales despobladas sobre la provisión de SE. Para ello, este trabajo exploratorio aborda los efectos de la restauración de núcleos despoblados sobre los SE en zonas rurales de montaña. El estudio compara diferentes SE del entorno de núcleos despoblados con respecto a pueblos adyacentes restaurados en los últimos 30-40 años y pueblos que se han mantenido habitados hasta la actualidad. Como hipótesis principal, se espera que la provisión de SE sea significativamente diferente entre los distintos tipos de núcleos (habitado, restaurado y despoblado). En concreto, cabría esperar que la provisión de SE en núcleos restaurados se sitúe en un punto intermedio entre los núcleos despoblados y permanentemente habitados. En particular, la **Tabla 1** sintetiza brevemente las expectativas para cada uno de los SE investigados.

Tabla 1. Relación de servicios ecosistémicos evaluados en este estudio, hipótesis sobre el efecto de la restauración de núcleos deshabitados, indicadores y fuentes de datos utilizados.

Table 1. List of ecosystem services assessed in this study, hypotheses on the effect of restoration of uninhabited sites, indicators and data sources used.

Tipo	Servicio Ecosistémico	Hipótesis	Indicadores	Fuente de datos
REGULACIÓN	 Calidad del suelo	Sin cambios significativos entre núcleos por su pequeño tamaño e intensidad de uso.	Características físico-químicas (materia orgánica, nutrientes).	Trabajo de campo (N=396)
	 Calidad del agua	Sin cambios significativos entre núcleos por su pequeño tamaño e intensidad de uso.	Características físico-químicas del agua (oxígeno, sólidos, nutrientes, solutos).	Trabajo de campo (N=79)
	 Secuestro y almacenamiento de carbono	Superior en núcleos despoblados por el proceso de revegetación.	Biomasa forestal, stock de carbono en suelo.	Modelización
SOPORTE	 Formación y fertilidad del suelo	Mayor biomasa microbiana (fertilidad) y biodiversidad en condiciones naturales.	Biomasa y diversidad microbiana del suelo.	Trabajo de campo (N PLFAs= 132; N secuenciación= 22)
	 Biodiversidad de especies y hábitats	Mayor biodiversidad en núcleos restaurados con respecto a despoblados y habitados.	Riqueza y diversidad de taxones vegetales, avifauna y coberturas del suelo.	Trabajo de campo (N flora = 78; N avifauna = 263) y Análisis cartográfico
PROVISIÓN	 Producción agroganadera	Superior en núcleos permanentemente habitados que en restaurados, a su vez mayor que en despoblados.	Cobertura agrícola, número de explotaciones ganaderas y unidades de ganado mayor.	Serv. Información Geográfica de las Parcelas Agrarias (SIGPAC). Registro Gen. de Explotaciones Ganaderas (REGA)
	 Provisión de agua	Reducción de agua verde con el correspondiente aumento de agua azul en núcleos restaurados con respecto a despoblados.	Medidas de infiltración y balance agua azul / agua verde.	Trabajo de campo (N=198) y modelización
CULTURAL	 Valor cultural del paisaje (6 indicad.)	Diferencial entre los tres tipos de núcleos respecto al uso y valor de servicios culturales.	Uso deportivo, uso recreativo, valor educativo, publicaciones, fuentes y lugares de interés local.	Información secundaria y talleres participativos

Metodología

Área de estudio

El estudio se desarrolla en tres zonas de montaña caracterizadas por una densidad de población extremadamente baja, inferior a los 6 habitantes/km² en Aragón, Navarra y Castilla-La Mancha (**Fig. 1**). En cada una de las zonas se han seleccionado tres tipos de núcleos rurales: i) núcleos habitados de manera continua, ii) núcleos que permanecen despoblados desde los años 60-70 del s. XX, y iii) núcleos despoblados en ese mismo periodo pero que comenzaron su rehabilitación en los años 80-90 y se encuentran habitados en la actualidad (restaurados) gracias a la iniciativa civil y con cesión de uso por parte de la Administración. Los nuevos pobladores presentan en general una conciencia ambiental alta y una economía mayormente basada en el sector servicios, aunque con presencia del sector primario (agricultura, ganadería y silvicultura). La comparación entre núcleos despoblados y restaurados nos permite evaluar los cambios atribuibles a la restauración socioecológica; mientras que el núcleo permanentemente habitado ejerce un papel de doble control, dado que los ecosistemas restaurados a menudo no regresan al estado ecológico original ([Hobbs y Suding, 2009](#)).

En Aragón, los pueblos seleccionados están ubicados en el valle del río Guarga y Matriz, al norte de la sierra de Guara en la provincia de Huesca: Serué (habitado), Secorún (despoblado) y Aineto (restaurado). En Navarra, los pueblos escogidos comprenden Villanueva de Arce/Aritz-Heriberri (habitado), Lacabe/Lakabe (restaurado) y Gurpegui/Gupergi (despoblado). En Castilla-La Mancha las localidades seleccionadas están ubicadas en la Sierra de Ayllón, en la provincia de Guadalajara: Campillo de Ranas (habitado), La Vereda (restaurado) y Robredarcas (despoblado).

La delimitación del área de estudio se ha definido considerando un área de influencia (buffer) de 2.5 km alrededor de los puntos centrales de las localidades en estudio (**Fig. 1**), a partir de los límites administrativos incluidos en el primer Mapa Topográfico Nacional 1:50 000 (1875, origen IGN) y de las subcuencas hidrográficas generadas desde el MDT de 5 m (origen PNOA-LiDAR, CNIG-IGN).



Figura 1. Localización de las 3 áreas de estudio en las provincias de Huesca (SER - Serué, AIN - Aineto y SEC - Secorún), Navarra (VIL - Villanueva de Arce / Heriberri-Artzibar, GUR - Gurpegui y LAC - Lacabe) y Guadalajara (CAM - Campillo de Ranas, VER - La Vereda y ROB - Robredarcas) con indicación de los 3 tipos de núcleos seleccionados. Base cartográfica: IGN, Stamen y OpenStreetMap.

Figure 1. Location of the 3 study areas in the provinces of Huesca (SER - Serué, AIN - Aineto y SEC - Secorún), Navarra (VIL - Villanueva de Arce / Heriberri-Artzibar, GUR - Gurpegui y LAC - Lacabe) and Guadalajara (CAM - Campillo de Ranas, VER - La Vereda y ROB - Robredarcas) with indication of the 3 types of sites selected. Cartographic base: IGN, Stamen and OpenStreetMap.

Recogida y análisis de datos

En total, se han analizado 8 SE (dos de soporte, tres de regulación, dos de abastecimiento y el valor cultural; [Tabla 1](#)). Para ello, se ha combinado el uso de metodologías habitualmente utilizadas en los análisis de SE, desde el muestreo en campo para la recogida de muestras y observación de especies, hasta la información secundaria y modelización a partir de sistemas de información geográfica (SIG).

Para los SE estimados con SIG (diversidad de hábitats, secuestro y almacenamiento de carbono, provisión de agua), primeramente se compartimentó el área de estudio en teselas con coberturas y usos de suelo, partiendo de la base del Sistema de Información del Suelo de España (SIOSE; [IGN-CNIG, 2014](#)) y la interpretación de ortofotografías de los servicios WMS del Plan Nacional de Ortofotografía Aérea (PNOA) en tres periodos ([IGN-CNIG, 1956/57, 1983/84, 2021](#)), utilizando [QGIS \(2024; versión 3.38.3\)](#) y en base a la delimitación de 2014 del SIOSE ([IGN-CNIG, 2014](#)). En los casos necesarios se subdividieron los polígonos originales para identificar las siguientes tipologías: ríos y láminas de agua (AG), zonas riparias (ZR), bosques naturales que no se han identificado como repoblación (FN), masa de reforestación (FR), matorral arbolado o áreas de arbolado disperso con o sin matorral evidente (MF), áreas sin arbolado aparente que puede estar formado por matorral u otras formaciones no forestales (MT), mosaico de cultivos y matorral que puede incluir pastizales (CM), cultivos herbáceos con estructura parcelaria definida (CU), pastos o áreas extensas con vegetación sin una parcelación clara alejadas de la localidad (PA), roquedos y áreas sin vegetación (SV), núcleos urbanos y superficies construidas como carreteras u otras infraestructuras (NU).

Para los servicios ecosistémicos del suelo (calidad y fertilidad del suelo), se recogieron muestras de suelo (0-10 y 10-20 cm de profundidad) por triplicado (en los vértices de un triángulo equilátero con separación de 20 m entre cada punto) en: sistemas agrícolas (cultivos o prados), bosques naturales y replantaciones en cada tipo de población. Las muestras usadas para analizar la fertilidad del suelo se conservaron en fresco a 4 °C hasta su posterior análisis en el servicio científico-técnico de análisis de suelos del Instituto Pirenaico de Ecología (IPE), mientras que las de análisis microbiológico se guardaron en frío a -80 °C hasta su análisis en el servicio científico-técnico de análisis de suelos del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología (IRNASA).

Servicios de regulación

- *Calidad del suelo*: para cuantificar este servicio de regulación, se midieron características físico-químicas como materia orgánica y P disponible. El contenido en materia orgánica por combustión en seco (LECO) y el P disponible por el método Olsen ([Olsen et al., 1954](#)). A partir del contenido en materia orgánica se estimó el contenido en carbono orgánico del suelo (COS) aplicando el factor de Van Bemmelen ([Eyherabide et al., 2014](#)): % M.O. = % C x 1.724.

- *Calidad del agua*: durante 2023, 2024 y 2025, se tomaron un total de 79 muestras de agua distribuidas entre las tres zonas de estudio y los tres tipos de núcleo en cada una de ellas (despoblado = 21, restaurado = 25 y habitado = 33). En cada punto se tomó una muestra de 1L en botella estéril para su posterior análisis físico-químico en los servicios científico-técnicos del IPE: conductividad, concentración de sólidos (disueltos, suspendidos, materia orgánica), clorofila, nutrientes (nitrito, nitrato, fósforo reactivo), carbonatos, bicarbonatos, aniones y cationes.

- *Secuestro y almacenamiento de carbono*: Para la determinación del stock de carbono almacenado se ha utilizado la metodología de [Barandica et al. \(2014\)](#). Partiendo de la categorización cartográfica de usos del suelo elaborada previamente, para cada uno de los tres periodos de estudio (1956/57, 1983/84 y 2021), cada tesela de los 9 núcleos rurales se ha reclasificado según la especie vegetal dominante a partir del Inventario Nacional Forestal y en base a la inspección sobre el terreno en un total de 33 categorías ([Anexo I.a](#)) utilizando el software CO2NSTRUCT ([Barandica et al., 2014](#)). Cada una de estas categorías tiene asignado un valor de C, que fue refinada con los datos empíricos de materia orgánica obtenidos en este estudio para crear 22 categorías nuevas adaptadas a las localidades estudiadas. Esta combinación de datos permite acotar mejor la variabilidad presente entre los diferentes periodos de estudio, ya que, en la mayor parte de ecosistemas estudiados, el C en el suelo, que es muy variable, representa un gran porcentaje del total ([Heath et al., 2002](#)). Posteriormente, las categorías se agregaron por usos del suelo, diferenciando entre uso agrícola-ganadero, repoblación forestal o bosque autóctono.

Servicios de soporte

- *Fertilidad del suelo desde una perspectiva microbiológica*: la comunidad microbiana determina en gran medida la fertilidad de un suelo, definida por su capacidad para sustentar la vida vegetal, y base fundamental para la provisión de múltiples SE, como la diversidad de hábitats y especies, la producción de alimentos y biomasa ([Saccá et al., 2017](#)). A partir de las muestras de suelo recogidas, se preparó una muestra compuesta por parcela (N= 132) para la determinación de los ácidos grasos de fosfolípidos (PLFAs) y una muestra compuesta por uso de suelo y localidad (N= 22) para la secuenciación masiva de los genes 16S rRNA (bacterias) y regiones ITS (hongos) en los laboratorios del IRNASA. Al combinar ambas técnicas, es posible obtener una visión integral de la actividad y diversidad microbiana, factores clave que influyen en los procesos de descomposición de materia orgánica, reciclado de nutrientes y, en consecuencia, en la fertilidad del suelo ([Anexo I.b](#)).

- *Diversidad de especies y hábitats*: Para el estudio de los cambios en la composición y diversidad florística se seleccionaron tres tipos de paisaje que previsiblemente podrían haber sufrido mayores cambios como consecuencia del diferente manejo y la sucesión ecológica tras la pérdida o disminución de la perturbación ejercida por la presencia humana y el pastoreo (e.g. [Delgado-Artés et al., 2022](#)): los núcleos urbanos y las formaciones con arbolado (distinguiendo entre bosques autóctonos y repoblaciones forestales). Se realizaron estimas de la diversidad (riqueza de especies, índice de Shannon, índice de Pielou) y se testaron las diferencias entre los tipos de núcleos comparando los intervalos de confianza al 95 %. La composición florística fue evaluada para los núcleos de cada provincia mediante NMDS.

La riqueza de especies de aves se estimó mediante 263 puntos de escucha durante 2023 y 2024: 64 en núcleos despoblados (Aragón, $n=22$; Guadalajara, $n=15$; Navarra, $n=27$), 102 en habitados (Aragón, $n=35$; Guadalajara, $n=38$; Navarra, $n=29$) y 97 en repoblados (Aragón, $n=26$; Guadalajara, $n=41$; Navarra, $n=30$), distribuidos dentro de un radio de 5 km alrededor de cada núcleo urbano. Todos los censos se realizaron hasta 3h después del amanecer. Se anotaron todos los contactos visuales y auditivos de especies diferentes diferenciando si se produjeron a más o menos de 25 m de distancia. Se realizaron modelos lineales generalizados (distribución de Poisson), en el que la riqueza de especies (detectadas a menos de 25 m) fue la variable dependiente, mientras que el tipo de núcleo y la provincia fueron variables predictoras, y la hora de inicio del muestreo una covariable.

Finalmente, para evaluar la diversidad de hábitats, a partir de la cartografía elaborada previamente, se estimó la diversidad de coberturas de usos de suelo (ver tipologías al inicio de la sección) mediante el índice de Shannon (Shannon y Weaver, 1949).

Servicios de abastecimiento

- *Producción agroganadera*: Los SE de abastecimiento agroganadero se analizaron a partir de la información oficial disponible en el Servicio de Información Geográfica de las Parcelas Agrarias (SIGPAC; <https://sigpac.mapa.gob.es/fega/visor/>) y en el Registro General de Explotaciones Ganaderas (REGA; <https://www.mapa.gob.es/app/buscadorrega/Buscador.aspx>) Para el primer caso, se recortó la información geográfica por el área de estudio y se analizó la superficie dedicada a cada uso del suelo. Con la información disponible en REGA se descargaron las ubicaciones de las explotaciones ganaderas activas de cada provincia y se hicieron recuentos según localizaciones y tipologías. Las cabezas por cada explotación que aparecen en REGA se transformaron en Unidades de Ganado Mayor (UGM), según tablas de conversión oficiales para los distintos tipos de ganado. Las cargas ganaderas se estimaron dividiendo las UGM resultantes por las hectáreas catalogadas como cultivos y pastos.

- *Provisión de agua*: Este SE se evaluó mediante dos aproximaciones, una empírica y otra estimativa, a través de modelización. Para la aproximación empírica, la provisión de agua se cuantificó a partir de medidas de infiltración de agua en el suelo, cuya diferencia respecto a la tasa de precipitación indica el volumen potencial de agua de escorrentía superficial, o agua que llega de forma rápida a los cauces de los ríos. Se determinó también la conductividad hidráulica, K , y sorptividad, S , de la capa superficial del suelo. La infiltración y las propiedades hidráulicas superficiales del suelo se caracterizaron con la técnica del infiltrómetro de disco (Moret-Fernández et al., 2021), con medidas *in situ* en suelo agrícolas con costra superficial (Latorre et al., 2021) y cilindros inalterados en el caso de suelo forestales con capa de hojarasca en superficie (Moret-Fernández et al., 2025, datos sin publicar). Las medidas se realizaron sobre suelo inicialmente seco, siguiendo el protocolo descrito anteriormente para los muestreos de suelos. Sin embargo, debido a los fenómenos de hidrofobicidad comúnmente observados en suelos forestales secos, las medidas de infiltración sobre cilindros inalterados se repitieron con suelo saturado en laboratorio. Complementariamente, se estimó la provisión del agua (agua azul) a través del modelo de Zhang et al., (2001), que representa el porcentaje de lluvia anual que se transforma en escorrentía superficial o subsuperficial, quedando disponible para el uso directo del ser humano.

Servicios culturales

- *Valor cultural del paisaje*: Se ha recabado información de 6 indicadores del valor cultural, a partir de fuentes secundarias, y durante las jornadas participativas de presentación del proyecto realizadas en cada uno de los pueblos habitados (6 en total: 3 permanentemente habitados, 3 restaurados). Las jornadas duraron unas 2 h y se celebraron entre noviembre de 2023 y marzo de 2024. Los indicadores utilizados fueron: valor recreativo (kilómetros de rutas de senderismo o BTT señalizadas), espacios para el ocio (número de merenderos), fuentes o manantiales (número), valor educativo (número de paneles o carteles con información sobre el valor cultural o ambiental del lugar), publicaciones (número de libros o documentales publicados sobre el lugar), lugares de interés local (número de lugares con valor cultural, religioso o espiritual para sus habitantes) (Anexo II).

En los análisis estadísticos posteriores, además del tipo de núcleo (habitado, deshabitado y restaurado), también se consideró la provincia como variable predictora a la hora de analizar la provisión de los SE de regulación, soporte y abastecimiento, cuando estaba indicado y existía suficiente tamaño muestral. Para evaluar el impacto de los distintos tipos de núcleos rurales sobre los SE, de manera general, se emplearon análisis de la varianza (ANOVA) para variables con distribución normal (secuestro del carbono) y Kruskal-Wallis para variables con distribución no normal (resto de SE). Cuando estos últimos fueron significativos, se realizaron comparaciones post hoc por pares utilizando la prueba de Dunn con corrección de Holm para el ajuste por comparaciones múltiples. Para ello se utilizaron los paquetes *car*, *stats*, *rstatix* y *vegan* en R software (R Core Team, 2024).

Resultados

En general, los análisis realizados muestran que los servicios de regulación y soporte (calidad del agua, del suelo y secuestro de carbono; Fig. 2) alcanzan mayores valores en los núcleos despoblados y/o restaurados que en los permanentemente habitados, mientras que los servicios de abastecimiento (provisión de agua y producción agroganadera) y culturales alcanzan su máximo en los núcleos habitados. Los servicios de soporte parecen ser mayores en los núcleos restaurados que en el resto de núcleos.

Servicios de regulación

- *Calidad del suelo*: Los suelos agrícolas de los núcleos restaurados muestran un valor significativamente mayor ($p<0.05$) en el porcentaje de COS respecto a los habitados (este uso de suelo no existe en los núcleos despoblados). En suelos forestados, la concentración de COS en núcleos despoblados y restaurados es similar, pero en ambos casos mayor que en las localidades habitadas (Fig. 2a), tanto para bosque autóctono como para pinar de repoblación (Ver Anexo III.a). Respecto al fósforo disponible, usado como indicador de ciclado de nutrientes, se han encontrado diferencias significativas ($p<0.05$) entre provincias,

usos del suelo y profundidad (**Anexo III.a**). En bosque, tanto autóctono como de repoblación, la concentración de P en suelo fue mayor en los núcleos deshabitados que en los habitados en Guadalajara y Navarra, mientras que en Huesca ocurrió lo contrario.

- **Calidad del agua:** Los resultados revelaron diferencias significativas en la calidad del agua entre los distintos tipos de núcleos rurales (**Fig. 2b**). Los núcleos habitados presentan concentraciones significativamente mayores de nitratos (Kruskal-Wallis, $\chi^2=21.61$, $p<0.001$), sulfato (K-W, $\chi^2=6.27$, $p=0.04$), y cloruro (K-W, $\chi^2=7.07$, $p=0.03$) en comparación tanto con los núcleos deshabitados como con los restaurados (**Anexo III.b**). Este impacto es especialmente patente en los núcleos habitados de Huesca, donde se dan las mayores concentraciones de nitratos (hasta 30 mg/l) (**Anexo III.c**). Por tanto, la calidad de las aguas puede considerarse muy buena en núcleos deshabitados y restaurados y regular en el caso de los habitados.

- **Secuestro y almacenamiento de carbono:** Los modelos realizados subrayan que los núcleos de Navarra tienen significativamente más carbono (C) almacenado en sus sistemas que los de Huesca y Guadalajara (ANOVA, $p<0.001$). No se observaron diferencias significativas entre tipos de núcleos, ni entre años (**Fig. 2c**; **Anexo III.d**). En los núcleos habitados, la captación de C ha sido más progresiva, presentando en 2020 valores inferiores a los otros dos grupos, donde se observa que en los años 80 hay menos C acumulado que en el 1956. La evolución de los núcleos deshabitados y los restaurados de una misma provincia es muy similar (**Anexo III.e**). Respecto a la evolución de la captación de C por usos del suelo (**Anexo III.f**), se observa una disminución y casi desaparición en los núcleos deshabitados y restaurados a partir de los años 80, mientras que se mantienen en los habitados. Las repoblaciones forestales, que se inician en los años 80, tienen mayor peso en el stock actual en las localidades deshabitadas y restauradas, y son responsables de la mayor parte de la captación de C ocurrida en el periodo 1985-2021.

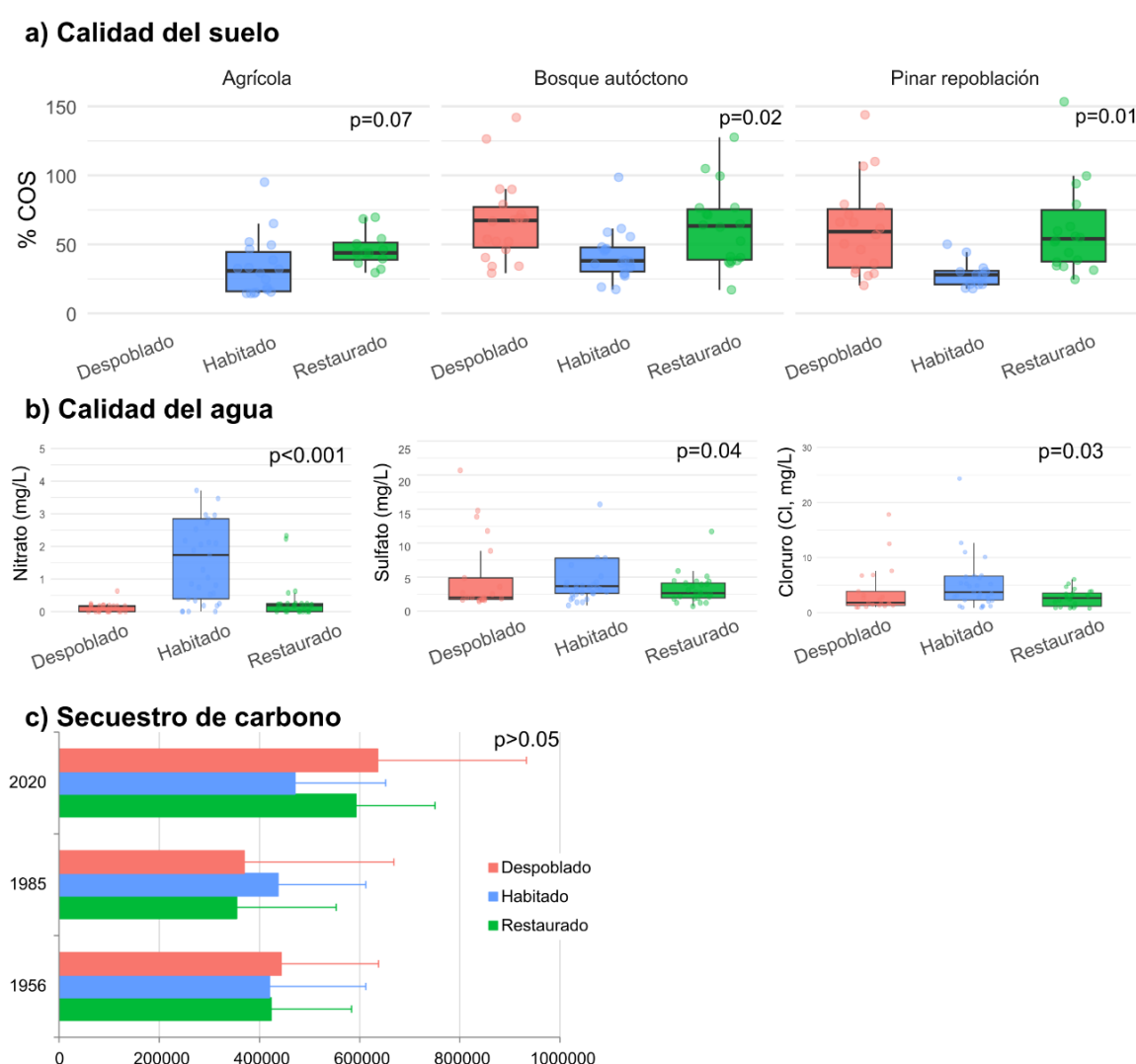


Figura 2. Resultados principales para los servicios de regulación: **a)** Calidad del suelo (%COS) de 0-20 cm por tipo de localidad y cobertura, diferencias significativas de acuerdo con el test ANOVA (ver Anexo III-A para diferencias por horizonte de suelo), **b)** Calidad del agua por tipo de núcleo, diferencias significativas de acuerdo con el test Kruskal Wallis y **c)** Carbono promedio almacenado (kg CO₂) por hectárea y tipo de núcleo para los tres períodos analizados. Las diferencias entre tipos de localidades y años no resultaron significativas (ANOVA, $p>0.05$). La línea horizontal representa la mediana, la caja comprende los valores del rango intercuartil.

Figure 2. Main results for regulation ecosystem services: **a)** soil quality (SOC) from 0-20 cm per site and vegetation cover, significant differences are tested with ANOVA (see Anexo III-A for differences between soil layers), **b)** water quality per type of site, significant differences are tested with Kruskal-Wallis test, and **c)** carbon storage (kg CO_{2e}) per hectare and type of site for the three studied periods. Differences among years and sites were not significant (ANOVA, $p>0.05$). The horizontal line represents the median, while the box comprises the interquartile range.

Servicios de soporte

- **Fertilidad del suelo:** Los resultados muestran que los suelos de zonas despobladas exhiben una biomasa microbiana superior a la de suelos habitados y restaurados ($p < 0.001$, [Fig. 3a](#)). Asimismo, los suelos de bosque autóctono presentan una mayor biomasa microbiana en comparación con los suelos agrícolas y de pinares repoblados ($p < 0.001$, [Anexo IV.a](#)). En cuanto a las comunidades bacterianas, no se detectaron diferencias significativas en la riqueza de especies, pero sí en la composición entre usos del suelo, destacando que los filos *Pseudomonadota* y *Bacteroidota* fueron menos abundantes en suelos agrícolas que en los de bosque, mientras que *Actinomycetota* y *Chloroflexota* mostraron una mayor abundancia en los suelos agrícolas. De manera similar, en las comunidades fúngicas tampoco se observaron diferencias en riqueza, aunque sí en composición entre los diferentes usos del suelo. Por ejemplo, el filo *Chytridiomycota* fue menos abundante en suelos agrícolas, mientras que *Basidiomycota* y *Mucoromycota* fueron más comunes en estos últimos en comparación con los suelos de bosque ([Anexo IV.a](#)).

- **Diversidad de especies y hábitats:** Respecto a la diversidad florística, la [Fig. 3b](#) muestra que los pinares repoblados de los núcleos restaurados presentan valores de riquezas más altos que los demás tipos de bosque ([Anexo IV.b](#)). Por otra parte, el [Anexo IV.c](#) muestra que, en general, la diversidad es alta en los núcleos urbanos de todas las zonas estudiadas independientemente del tipo de localidad. Finalmente, el [Anexo IV.d](#) muestra que la composición florística en los tres territorios se agrupa por ambientes y no por tipo de localidad, según se observa en el solapamiento de las elipses de confianza del NMDS.

Con relación a la avifauna, se realizaron 2934 observaciones de aves, existiendo diferencias significativas en la riqueza de especies entre los 3 tipos de núcleos (*estimate* 0.212 ± 0.090 , $z = 2.348$, $p = 0.018$, [Fig. 3c](#)), sin influencia de la provincia ($p = 0.426$) o de la hora del muestreo ($p = 0.128$). Específicamente, la riqueza de especies de aves resultó menor en los núcleos despoblados (2.95 ± 0.20 , media $\pm$ SE), intermedia en los núcleos habitados (3.57 ± 0.24) y alcanzando su máximo en los núcleos restaurados (4.05 ± 0.25) (ver listado de especies en [Anexo IV.e](#)).

Respecto a la diversidad de hábitats, el análisis del índice de Shannon realizado para cada periodo temporal por localidades, revela una tendencia general de disminución de la diversidad en los años 80 y una recuperación parcial o total hasta el periodo actual, a excepción de las localidades despobladas que muestran un valor bajo constante tras dicha caída ([Fig. 3d](#); [Anexo IV.f](#)). Las localidades restauradas muestran valores mayores durante todo el periodo analizado ($p = 0.09$).

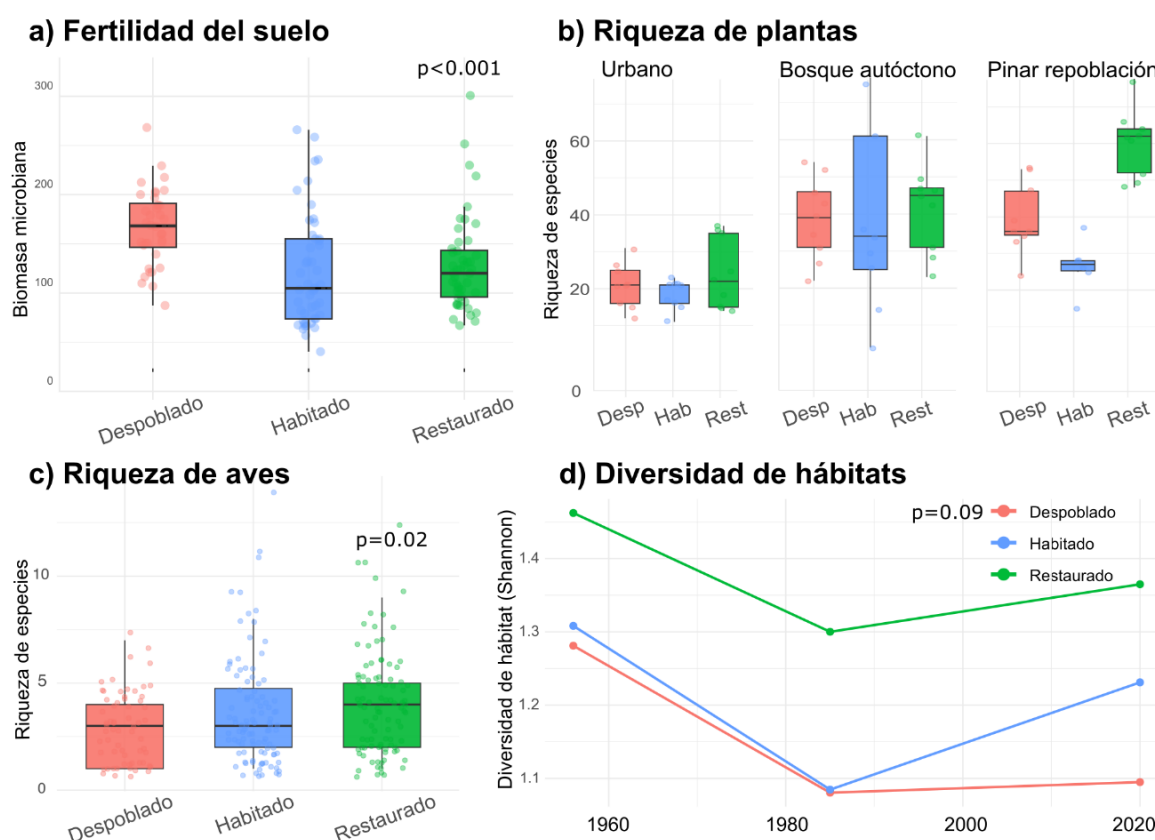


Figura 3. Resultados principales para los servicios de soporte: **a)** Biomasa microbiana, **b)** Riqueza de plantas por parcela (Abreviaturas: Desp: despoblado; Hab: habitado; Rest: restaurado) (tamaño de las parcelas: urbano-4m²; bosques-400m²), **c)** Riqueza de aves y, **d)** Evolución de la diversidad del paisaje (índice de Shannon) por tipo de localidad. La línea horizontal representa la mediana, la caja comprende los valores del rango intercuartil.

Figure 3. Main results for supporting ecosystem services: **a)** Microbial biomass, **b)** Plant richness per plot (abbreviations: Desp: depopulated; Hab: inhabited; Rest: restored) (plot size: urban-4 m²; forested areas-400 m²), **c)** Bird richness and **d)** Evolution of landscape diversity (Shannon index) by type of site. The horizontal line represents the median, while the box comprises the interquartile range.

Servicios de abastecimiento

- **Producción agroganadera:** Las zonas estudiadas se caracterizan por elevados porcentajes de usos forestales seguidos por pastos (Fig. 4a), con poco potencial agrícola, apareciendo cultivos de cereal solamente en los núcleos habitados (<4 % de la superficie total). De las 19 412 ha analizadas, solo 295 están catalogadas como tierras arables, siendo terrenos más propicios para el desarrollo de la ganadería extensiva. Los núcleos habitados tienen una distribución de usos diferente de los otros dos tipos: en los habitados, el 49 % es forestal, y el 38 % son pastos, en su mayoría arbustivos y siendo más frecuentes los pastos herbáceos que los arbolados. En los núcleos despoblados y restaurados, el uso forestal está próximo al 75 % y el de los pastos al 20 % (arbustivo y arbóreo), siendo estos últimos más frecuentes en los núcleos despoblados. En los núcleos habitados hay 8 explotaciones ganaderas activas (1 en Aragón, 4 en Navarra y 3 en Guadalajara), ninguna en los despoblados y 3 en los restaurados (1 en Aragón, 2 en Navarra). El número total de UGM en las 8 explotaciones de los núcleos habitados fue 649 (Anexo V.a) en 2737 ha de cultivos y pastos, resultando en una carga ganadera de 0.24 UGM/ha. Las tres explotaciones ganaderas activas en los núcleos restaurados alojan 42 UGM en 1409 ha de cultivos y pastos, resultando en 0.03 UGM/ha.

- **Provisión de agua:** El modelo de Zhang (Fig. 4b; Anexo V.b) muestran una disminución no significativa de la provisión de agua azul entre 1956-2020. Actualmente, la provisión de agua sería similar entre tipos de núcleos (habitados 38.1 % de la precipitación anual, repoblados 36.3 %, despoblados 35.5 %). La aproximación empírica mostró curvas de infiltración opuestas entre suelos agrícolas y forestales (Anexo V.c). Mientras que el comportamiento en suelos agrícolas se corresponde a la clásica forma «cóncava a lineal» donde la tasa de infiltración disminuye inicialmente de forma monótona para luego estabilizarse, las curvas en suelos forestales secos mostraron una forma convexa, lo que indica un retardo (que va desde minutos a varias horas, incluso días) en la infiltración (Pachepsky y Karahan, 2022) que varió en función del tipo de vegetación dominante, y que puede atribuirse a fenómenos de hidrofobicidad producidos por la materia orgánica en descomposición (Moret-Fernández y Latorre, 2023). La conductividad hidráulica saturada en suelos forestales fue, en general, superior a la de los suelos agrícolas.

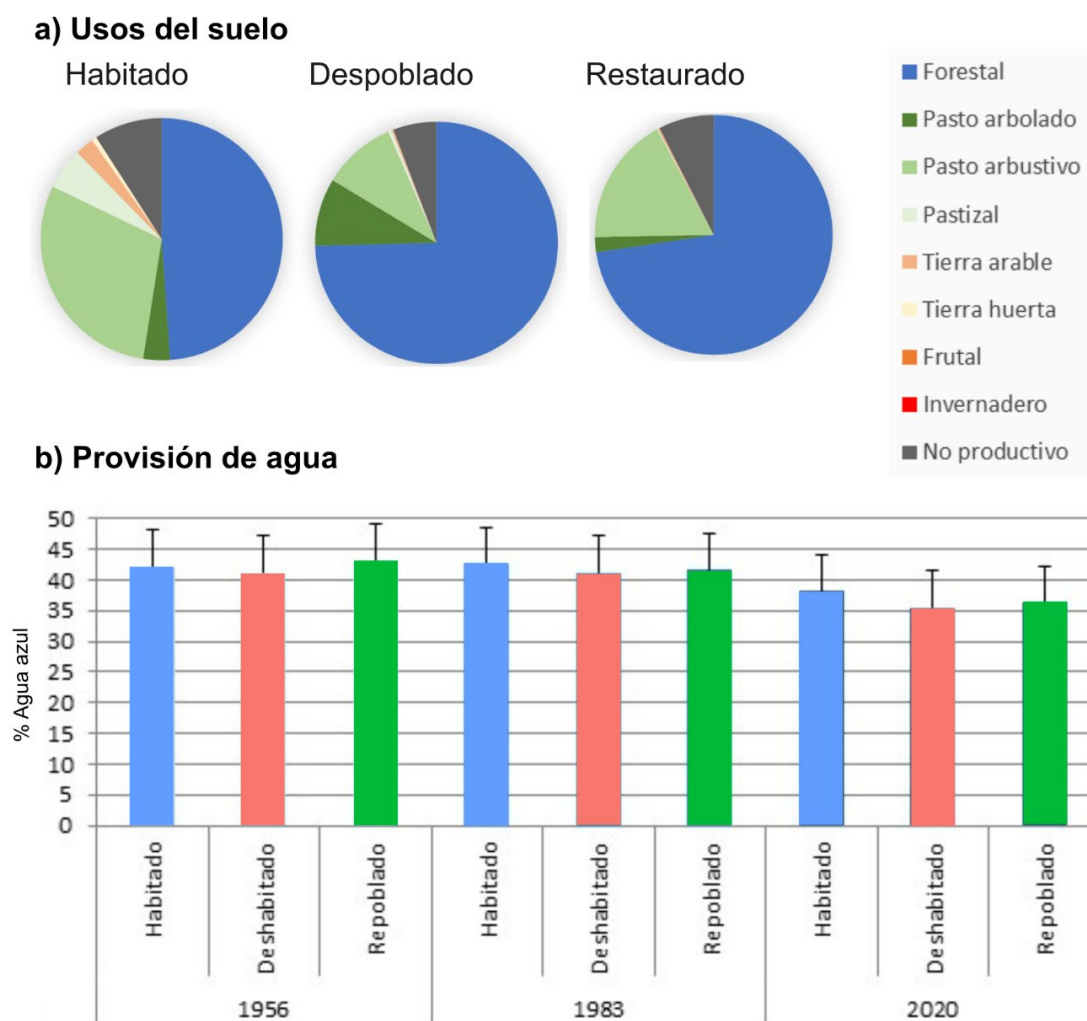


Figura 4. a) Porcentaje medio de superficie para los distintos usos del suelo según el tipo de núcleo rural. **b)** Magnitud de agua azul (en porcentaje de la precipitación anual) en los tres tipos de población para cada periodo de estudio. Las diferencias entre núcleos y años no fueron significativas.

Figure 4. a) Average percentage of land surface for different land uses per site. **b)** Magnitude of blue water (as a percentage of annual precipitation) per locality for each period. Differences among types and years were not significant.

Servicios culturales

- **Valor cultural:** Los resultados de los 6 indicadores muestran una gran variabilidad en función del tipo de núcleo rural (**Fig. 5; Anexo VI.a, b**). Los tests realizados (**Anexo VI.c, d**) indican que tanto los núcleos habitados como los restaurados proporcionan significativamente más servicios culturales que los núcleos despoblados ($p < 0.001$), y que las diferencias entre núcleos habitados y restaurados no son significativas (**Anexo VI.d**). Destaca la contribución de ambos tipos de núcleos a las actividades recreativas de senderismo y los lugares de interés local. Los servicios culturales de las localidades despobladas se limitan a oportunidades para rutas senderistas (**Anexo VI.a**).

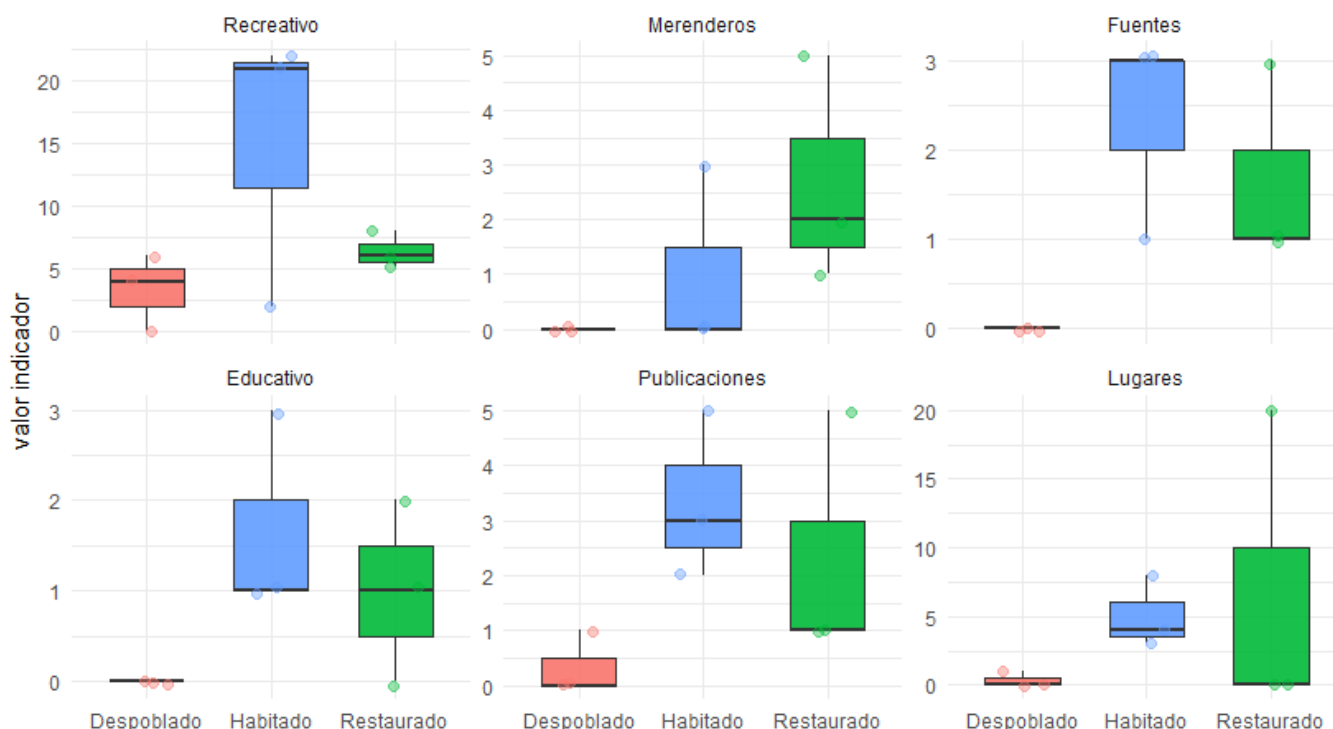


Figura 5. Distribución de servicios culturales (valor recreativo: kilómetros de rutas de senderismo o BTT señalizadas; espacios para el ocio: número de merenderos; fuentes o manantiales: número; valor educativo: número de paneles o carteles con información sobre el valor cultural o ambiental del lugar; publicaciones: número de libros o documentales publicados sobre el lugar; lugares de interés local: número de lugares con valor cultural, religioso o espiritual para los habitantes del lugar) por tipo de núcleo. La línea horizontal representa la mediana, la caja comprende los valores del rango intercuartil.

Figure 5. Cultural ecosystem services distribution (recreational value: kilometres of marked hiking or mountain biking trails; leisure areas: number of picnic areas; fountains or springs: number; educational value: number of panels or posters with information on the cultural or environmental value of the place; publications: number of books or documentaries published about the place; places of local interest: number of places with cultural, religious or spiritual value for local residents) by type of site. The horizontal line represents the median, while the box comprises the interquartile range.

Discusión

Este trabajo aporta las primeras evidencias de que la repoblación y restauración de núcleos abandonados permite fijar población y repercute positivamente en el desarrollo ambiental y social sostenible de las zonas montañosas despobladas, evaluando sus efectos en un amplio rango de SE de abastecimiento, regulación, soporte y culturales (**Tabla 2**).

Los resultados muestran que la despoblación de las áreas rurales de montaña produce una reducción de servicios de abastecimiento como la producción agroganadera, asociada a una disminución generalizada del régimen de intervención humana sobre el territorio (**Bruno et al., 2021; Lloret et al., 2024**). Esto ha resultado en una sucesión secundaria donde arbustos y árboles han ido recolonizando las tierras anteriormente ocupadas por pastos (**Malandra et al., 2019**), derivando en un aumento de los servicios de regulación y soporte (calidad del agua y suelo, fertilidad). Tal y como hemos observado en este estudio, esta disminución del impacto antrópico no parece beneficiar directamente a la biodiversidad, ya que precisamente los núcleos deshabitados muestran una menor diversidad de paisajes, así como menor riqueza de aves y de plantas. Por lo tanto, el rápido aumento de la cobertura forestal se traduce no solo en una pérdida de recursos forrajeros, sino también en una homogeneización del paisaje y disminución de la biodiversidad (**Agnoletti, 2007**). Esto puede plantear importantes retos a los crecientes esfuerzos de renaturalización (*rewilding*), recalcando la importancia de evitar la homogeneización del paisaje. La despoblación rural está también relacionada con la plantación de especies forestales (mayormente pinos), principalmente para evitar la erosión del suelo y garantizar la producción de madera en periodos de aislamiento político. Todos estos cambios han tenido un impacto significativo

en los procesos ecohidrológicos del suelo. El aumento de las masas forestales aumenta la evapotranspiración y reduce el caudal de agua azul que alimenta los ríos en beneficio del agua verde (aquella retenida en el suelo y la vegetación), con importantes consecuencias en el abastecimiento de las tierras bajas (García-Ruiz y Lana-Renault, 2011; Beguería et al., 2003). Finalmente, los núcleos deshabitados muestran una pérdida de su valor cultural, desapareciendo numerosas referencias culturales propias, como fuentes, merenderos o lugares de especial interés local, así como el conocimiento asociado a los mismos, en un proceso general de erosión de la diversidad biocultural (Agnoletti y Rotherham, 2015).

Los pueblos restaurados se sitúan en general, en una situación intermedia entre los núcleos permanentemente habitados y los despoblados, con una buena capacidad de proporcionar servicios de todo tipo (especialmente soportar la diversidad de plantas, aves y hábitats, la regulación del clima y de la calidad del suelo). Este resultado puede deberse a la escasez de grandes explotaciones agroforestales y al moderado impacto sobre el entorno que ejercen las actividades económicas actuales de sus nuevos moradores, ligado al tipo de construcción utilizada y sus valores éticos y ambientales (Vizuite et al., 2024). Además, al contrario que en los núcleos permanentemente habitados, los terrenos no son de propiedad privada, sino que pertenecen a la administración pública correspondiente (terrenos públicos cedidos para su uso) o son propiedad comunal del concejo. Por lo tanto, las autorizaciones y concesiones renovables, la ausencia de propiedad sobre la tierra, las restricciones ambientales y de protección, y la burocracia compleja para cualquier intervención significativa (cambios de uso del suelo, nuevas construcciones, actividades productivas) pueden estar limitando la capacidad de los nuevos pobladores de intervenir en el territorio.

Por su parte, los núcleos permanentemente habitados aportan los mayores valores de servicios de abastecimiento (producción agrogranadera), buena provisión de servicios culturales, fertilidad del suelo, diversidad de aves y hábitats, y una provisión baja de servicios de regulación del clima, calidad del agua, calidad del suelo y diversidad de plantas.

Tabla 2. Resumen de la provisión de los distintos tipos de servicios ecosistémicos estudiados en áreas rurales despobladas, restauradas y permanentemente habitadas. Las diferencias mostradas son significativas ($p<0.05$), excepto para la producción agrogranadera que, aunque presenta grandes diferencias, el bajo tamaño muestral no permite la realización de análisis para determinar su significación. El fósforo (P) presentó una alta variabilidad entre muestras.

Table 2. Summary of the provision of different types of ecosystem services studied in depopulated, restored, and permanently inhabited rural areas. The differences shown were significant ($p<0.05$), except for farming, which showed large differences, but the small sample size does not allow for analysis to determine its significance. Phosphorous (P) showed high variability between samples.

Categoría	Icono	Nombre	Despoblado			Restaurado			Habitado		
Soporte		Biodiversidad de plantas (P), aves (A) y hábitats (H)	P	A	H	P	A	H	P	A	H
		Formación y fertilidad del suelo									
Regulación		Regulación del clima									
		Regulación calidad del agua									
		Regulación de la calidad del suelo (COS, P)	COS	P		COS	P		COS	P	
Abasteci- miento		Producción agrogranadera									
		Producción de agua									
Culturales		Valor cultural									
Provisión de servicios ecosistémicos			Muy buena			Buena			Regular		

Servicios de regulación: calidad del agua, suelo y clima

El impacto de la repoblación de núcleos despoblados en la regulación del clima, la calidad del agua y del suelo parece ser mínimo en todas las áreas geográficas estudiadas, lo que puede deberse a los usos del suelo extensivos dominantes y al bajo tamaño poblacional de los núcleos repoblados. Nuestros resultados confirman parcialmente nuestras hipótesis iniciales (Tabla 1), mostrando diferencias puntuales en la calidad del suelo y del agua como en el caso del nitrato, sulfato y cloruro, cuyos valores fueron significativamente más altos en las zonas que siempre han estado habitadas, reflejando la actividad agrogranadera y el impacto humano en estas zonas. En cualquier caso, los usos del suelo extensivos y el impacto moderado de la actividad humana en áreas rurales puede producir algunos niveles de contaminación, aunque mucho menores que los usos de suelo intensivo de otras zonas más urbanas (Lloret et al., 2024).

Algo similar sucede con la regulación del clima. En todas las zonas geográficas se partía (1956) de valores similares de secuestros de carbono, en general inferiores a las actuales por estar antiguamente los sistemas naturales más explotados (mayor presencia de cultivos y menor desarrollo de masas boscosas). Las repoblaciones forestales, y el hecho de que los nuevos pobladores no hayan intervenido en la gestión de la mayor parte del territorio (que gestiona la Administración) hace que tanto en pueblos restaurados como en los despoblados haya un gran repunte de la captación de C en el periodo 1985-2021, superando los valores de los pueblos habitados, que han llevado una evolución mucho más lineal y paulatina, fruto de los menores cambios de uso de suelo.

Servicios de soporte: fertilidad del suelo y diversidad de especies y hábitats

Los núcleos restaurados mostraron una mayor diversidad vegetal, paisajística y de hábitat, que redundó en una mayor riqueza de aves, seguida de los núcleos habitados y en detrimento de los núcleos despoblados que presentaron los valores más bajos de diversidad de hábitats y aves, pero los más altos de diversidad microbiana. Los patrones observados parecen estar definidos por los cambios en los usos del suelo. Las localidades habitadas permanentemente han mantenido cultivos y pastos, mientras que las localidades despobladas han visto desaparecer estos usos por completo. Las localidades restauradas presentan un pequeño porcentaje de agricultura y ganadería de subsistencia, pero su paisaje, similar al de las despobladas, está dominado por la reforestación y la sucesión ecológica, sugiriendo que una gestión humana moderada fomenta la diversidad paisajística (Guadilla-Sáez et al., 2019).

La composición florística difiere principalmente por tipo de ambiente y no por tipo de núcleo. Los núcleos urbanos muestran alta riqueza de especies vegetales ruderales, mientras que en los despoblados disminuyen las ruderales y aumentan las leñosas, indicando una progresiva forestación. En núcleos restaurados con población consolidada (ej. Lacabe, Aineto) se observan prácticas que parecen favorecer la diversidad vegetal. Se podría pensar que las áreas reforestadas son, por definición, más pobres en especies vegetales que los bosques autóctonos (Proença et al., 2010), pero esta situación no coincide con nuestros resultados. De hecho, en los pueblos restaurados, la diversidad de plantas en los pinares de repoblación fue superior a la encontrada en los bosques autóctonos. Esto puede explicarse por la ubicación de dichas repoblaciones forestales en antiguas zonas de pastos y matorrales, manteniéndose la presencia de especies indicadoras de este tipo de comunidades, a pesar del tiempo transcurrido tras la repoblación. Es decir, la reforestación masiva de las zonas en su día despobladas aún conserva el legado vegetal (y con él, la diversidad) de las comunidades previas establecidas con el uso ganadero tradicional.

Asociada a esta mayor diversidad paisajística, vegetal y de hábitats, las áreas repobladas presentan mayor diversidad de aves que los núcleos despoblados, donde la homogeneización del paisaje y la pérdida de actividades agropecuarias reducen la diversidad de hábitats y nichos ecológicos disponibles para las aves (Zakkak et al., 2015).

Finalmente, los resultados sugieren que los cambios en el uso del suelo, especialmente la conversión de bosques autóctonos en terrenos agrícolas o pinares repoblados, pueden afectar negativamente a la fertilidad del suelo al reducir la biomasa microbiana y alterar la composición de las comunidades bacterianas y fúngicas, sin cambiar necesariamente su riqueza. Una menor biomasa microbiana implica una reducción en la actividad biológica del suelo (Bünemann et al., 2018) y una ralentización de procesos clave como la descomposición de materia orgánica y el reciclado de nutrientes esenciales como el nitrógeno y el fósforo. Además, el reemplazo de filos microbianos típicos de suelos forestales por otros asociados a ambientes agrícolas más perturbados podría indicar un empobrecimiento funcional (Reed y Martiny, 2007), afectando la resiliencia del suelo y su capacidad para sostener cultivos a largo plazo.

Servicios de abastecimiento: producción agroganadera y de agua

La producción agroganadera de los núcleos restaurados, siendo mayor que la de los núcleos despoblados, es inferior a la de los núcleos habitados. Los altos porcentajes de uso forestal y pastos y baja proporción de terrenos cultivados en torno a los núcleos habitados, indican un medio productivo adecuado para la ganadería extensiva. Entendemos por extensiva aquella que aprovecha los recursos naturales del territorio, con una baja utilización de insumos externos y principalmente mediante pastoreo, y que en general se caracteriza por el empleo de especies y razas de ganado adaptadas al territorio, el aprovechamiento de pastos diversos ajustándose a su disponibilidad espacial y temporal, y el respeto del medio en el que se sustenta (Ruiz et al., 2017). Nuestros valores están muy por debajo del límite máximo de carga ganadera utilizado para diferenciar entre este tipo de ganadería frente a otras más intensivas (1.5 UGM/ha; Ruiz et al., 2017).

Respecto a la cantidad de agua, se ha registrado una disminución leve (no significativa) generalizada de su provisión (-5.49 %) desde la década de 1950, que podría estar asociada al incremento de la cobertura forestal y de matorral tras el despoblamiento rural y los cambios de usos del suelo ocurridos, que favorecen la infiltración y retención de agua. Se trata de un fenómeno bien conocido, que ha sido caracterizado en la cuenca del Ebro (López-Moreno et al., 2011) y a nivel europeo (García-Ruiz y Lana-Renault, 2011). Aunque sin significación estadística, se observa menor descenso en los núcleos habitados (-4.06 %). El reducido tamaño muestral limita la identificación de tendencias robustas, pero el patrón concuerda con la mayor actividad en el sector primario (agricultura, ganadería, aprovechamientos forestales, etc.) que reduce la cobertura forestal y de matorral, lo que disminuye la transpiración vegetal (agua verde), favoreciendo la generación de escorrentía (agua azul), mientras que en los núcleos restaurados existe una menor intervención en el paisaje debida a restricciones administrativas y a una economía principalmente basada en servicios. Estos resultados muestran las limitaciones que tienen los modelos de poblamiento rural para transformar el paisaje homogéneo y uniforme post-abandono en un paisaje en mosaico (García-Ruiz et al., 2020), ambientalmente más atractivo, diverso y heterogéneo (Farina, 2007; Plieninger et al., 2014; Álvarez-Martínez et al., 2015).

Servicios culturales

Considerando todos los indicadores del valor cultural en conjunto, se observaron diferencias entre núcleos despoblados y habitados o restaurados; sin embargo, dejan de ser significativas cuando se comparan los indicadores individualmente, posiblemente debido al bajo tamaño muestral y a la dificultad de recopilar información de los núcleos despoblados. Los cambios en los usos del suelo impactan directamente en la sociedad, lo que puede implicar cambios en el valor cultural (Pérez-Ramírez et al., 2023) y, por tanto, aumentar el desapego o desarraigo y la pérdida de interés en el mantenimiento de servicios culturales en los núcleos despoblados (Quintas-Soriano et al., 2023). Esta situación también puede entenderse utilizando el enfoque de la co-producción de servicios (Palomo et al., 2016), que considera la contribución del ser humano en la provisión de servicios. Los servicios culturales suelen requerir un alto grado de co-producción (Kachler et al., 2023), lo que puede explicar cómo en los núcleos despoblados, al prácticamente carecer de contribuciones antrópicas, proporcionan servicios culturales en menor magnitud. Otros estudios han mostrado que los núcleos urbanos más diversos tienen mayor potencial para albergar servicios culturales (Cao et al., 2025), por lo tanto, los núcleos habitados y restaurados podrían estar favorecidos a este respecto frente a los despoblados, ya que cuentan con mayor diversidad de paisaje y hábitats.

A tenor de lo observado, la repoblación y restauración de pueblos deshabitados ofrece una valiosa oportunidad para abordar simultáneamente el reto demográfico y la conservación de los recursos naturales, en el marco de una transición ecológica en la que el mundo rural debe tener un papel clave, dado que ocupa el 84 % del territorio nacional pero solo aloja al 15.9 % de población (MAPA, 2021). Los patrones y tendencias observados en los SE, aunque con bajo tamaño muestral, suponen una caracterización preliminar de los efectos de este fenómeno, que puede apoyar la construcción de nuevos enfoques y soluciones eco-sociales y ecoeficientes para una gestión del territorio y una transición ecológica exitosa, justa y sostenible, que ayuden a atenuar la situación crítica de despoblación en la España rural, preservando tanto el capital natural como el humano.

Los SE constituyen el nexo tangible entre la estructura y función de los ecosistemas y el bienestar humano (MEA, 2005). La comparación de la provisión de SE entre áreas restauradas y no restauradas nos permite cuantificar el impacto de los proyectos de repoblación rural, ofreciendo una visión del retorno socioecológico de la inversión en restauración. Una vez establecido este conocimiento de base, y en línea con el Plan Español de Recuperación, Transformación y Resiliencia, urge avanzar en la cuantificación precisa de los costes y beneficios (sociales y ecológicos) asociados a una repoblación humana moderada del territorio. Una vez cuantificados, podrían plantearse proyectos de restauración socioecológica basados no solo en la evidencia científica recabada, sino también a través de técnicas de evaluación y co-diseño participativo de escenarios en colaboración con los agentes sociales locales e incluyendo el conocimiento ecológico local.

Finalmente, es necesario que desde los distintos niveles de la administración se proporcionen facilidades y herramientas que permitan fijar población y preservar ecosistemas saludables. Entre ellas, la cesión de uso de núcleos rurales abandonados a colectivos que busquen reconstruirlos y repoblarlos fijando población de manera sostenible. Los tres ejemplos que se muestran se han llevado gracias a la voluntad política y social, sin partidas económicas específicas de la administración. Además, se podrían proponer políticas públicas que apoyen con instrumentos económicos a los nuevos pobladores para intentar conciliar el sector primario (uso agrícola, ganadero, silvicultura, construcción), terciario (sector servicios), la conservación de la naturaleza y la restauración ecológica (Rey-Benayas et al., 2007), para lograr así ecosistemas multifuncionales, es decir, que ofrezcan una provisión equilibrada de servicios ecosistémicos de abastecimiento, soporte, regulación y culturales en las áreas rurales, y especialmente en los núcleos repoblados o en vías de repoblación de la España vaciada.

Conclusiones

Nuestros hallazgos confirman que la despoblación conduce a un aumento de los servicios de regulación (calidad del agua y suelo) y, en cierta medida, de soporte (formación de suelo y fertilidad), pero a costa de una pérdida de servicios de abastecimiento (producción agroganadera) y, sobre todo, culturales, junto con una homogeneización del paisaje que puede mermar la diversidad de hábitats y especies (soporte). Frente a esto, la repoblación de núcleos rurales abandonados emerge no solo como una estrategia para revertir o mitigar el declive demográfico, sino como una oportunidad para configurar paisajes sostenibles y multifuncionales. Aunque su esquema de provisión de SE se asemeja más al de los despoblados (probablemente debido a su relativa reciente restauración y al bajo impacto de las actividades de sus habitantes), los núcleos restaurados estudiados mostraron una capacidad notable para conjugar e incluso aumentar las ventajas de ambas situaciones: mantienen niveles elevados de servicios de regulación y soporte (particularmente en diversidad de aves y hábitats), al tiempo que recuperan de manera significativa los servicios culturales y, en menor medida, algunos de abastecimiento. Por lo tanto, estos resultados sugieren que una presencia humana moderada, basada en modelos de bajo impacto y a menudo vinculada a la custodia del territorio, puede frenar la homogeneización paisajística post-abandono y promover una mayor biodiversidad, clave para la resiliencia ecosistémica en un contexto de cambio global.

Finalmente, la repoblación de la "España vaciada" no debe verse como un simple retorno al pasado, sino como una oportunidad para construir nuevos socio-ecosistemas, superando enfoques puramente ecológicos y sociales, e incorporando el conocimiento científico, el saber local y una gobernanza innovadora que permita conciliar la habitabilidad, la productividad sostenible y la conservación de la naturaleza. Los paisajes restaurados, lejos de ser meras réplicas de estados históricos, pueden convertirse en arquetipos de territorios resilientes, diversos y vivos, que ofrezcan un balance óptimo de beneficios ecosistémicos y sociales a la sociedad en su conjunto. Este estudio proporciona la base empírica inicial para transitar hacia ese objetivo, destacando el papel clave que las comunidades rurales revitalizadas pueden desempeñar en la necesaria y urgente transición ecológica.

Contribución de autores

Conceptualización: JJJ; MRFL; SP; DB; BG. Obtención y curado de datos: MRFL; BG; SP; LA; PB; AB; GB; UCG; CC; RCG; PE; OF; JMI; JMP; CMM; DMF; JMN; APL; AP; BPV; RR; MSC; PT; AV; JJJ. Análisis formal: DB; MRFL; BG; SP; PB; RCG; JMP; DMF; JMN; RR; JJJ. Financiación: JJJ; SP. Escritura – borrador original: DB; MRFL; BG; PT; SP; JMP; DMF; JMN; RR; JJJ. Escritura – revisión y edición: DB; MRFL; BG; SP; PT.

Disponibilidad de datos y código

Los datos de base de este artículo están disponibles bajo petición a los autores del trabajo.

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Esta publicación es parte del proyecto RENURSE (Efecto de la REstauración de Núcleos Rurales abandonados sobre los Servicios Ecosistémicos: hacia una transición ecológica sostenible del medio rural; TED2021-132406B-I00), financiado por MCIN/AEI/10.13039/501100011033 y por la Unión Europea "NextGenerationEU"/PRTR. Los contratos de MFL y CC fueron financiados parcialmente por las subvenciones RYC2021-032828-I y RYC2021-033977-I, respectivamente, de MCIN/AEI/10.13039/501100011033 y por el programa "NextGenerationEU"/PRTR de la Unión Europea.

Los autores/as declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Agradecemos el apoyo del Herbario JACA y los servicios científico-técnicos de los diferentes centros del CSIC (IPE, IRNASA, EEAD) y a todas las personas que han participado en los talleres de presentación del proyecto.

Referencias

- Agnoletti, M. (2007). The degradation of traditional landscape in a mountain area of Tuscany during the 19th and 20th centuries: Implications for biodiversity and sustainable management. *Forest Ecology and Management*, 249(1-2), 5–17. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.032>
- Agnoletti, M., & Rotherham, I. D. (2015). Landscape and biocultural diversity. *Biodiversity and Conservation*, 24(13), 3155–3165. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1003-8>
- Álvarez Martínez, J., Errea Abad, M. P., Gómez-Villar, A., & Lasanta, T. (2015). Restauración del paisaje de la montaña española con ganadería: Un ensayo en la Cordillera Cantábrica combinando pastoreo de caprino y poda de matorrales. *Pirineos*, 170, e008. <https://doi.org/10.3989/Pirineos.2015.170001>
- Aronson, J., Goodwin, N., Orlando, L., Eisenberg, C., & Cross, A. T. (2020). A world of possibilities: six restoration strategies to support the United Nation's Decade on Ecosystem Restoration. *Restoration Ecology*, 28(4), 730–736. <https://doi.org/10.1111/rec.13170>
- Barandica, J. M., Delgado, J. A., Berzosa, Á., Fernández-Sánchez, G., Serrano, J. M., & Zorrilla, J. M. (2014). Estimation of CO2 emissions in the life cycle of roads through the disruption and restoration of environmental systems. *Ecological Engineering*, 71, 154–164. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.07.009>
- Beguiria, S., López-Moreno, J. I., Lorente, E., & García-Ruiz, J. M. (2003). Assessing the effect of climate oscillations and land-use changes on streamflow in the central Spanish Pyrenees. *Journal of the Human Environment*, 32(4), 283–286. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.4.283>
- Bruno, D., Sorando, R., Álvarez-Farizo, B., Castellano, C., Céspedes, V., Gallardo, B., ... Comín, F. A. (2021). Depopulation impacts on ecosystem services in Mediterranean rural areas. *Ecosystem Services*, 52, 101369. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2021.101369>
- Bünemann, E. K., Bongiorno, G., Bai, Z., Creamer, R. E., De Deyn, G., de Goede, R., ... Brussaard, L. (2018). Soil quality – A critical review. *Soil Biology and Biochemistry*, 120, 105–125. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.030>
- Bürgi, M., Bieling, C., von Hackwitz, K., Kizos, T., Lieskovský, J., Martín, M. G., ... & Printsmann, A. (2017). Processes and driving forces in changing cultural landscapes across Europe. *Landscape Ecology*, 32(11), 2097–2112. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0513-z>
- Burillo-Cuadrado, M. P., Rubio-Terrado, P., & Burillo-Mozota, F. (2019). Estrategias frente a la despoblación de la Serranía Celtibérica en el marco de la política de cohesión europea 2021–2027. *Economía Agraria y Recursos Naturales-Agricultural and Resource Economics*, 19(1), 83–97. <https://doi.org/10.7201/earn.2019.01.05>
- Buyer, J. S., & Sasser, M. (2012). High throughput phospholipid fatty acid analysis of soils. *Applied Soil Ecology*, 61, 127–130. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.06.005>
- Cao, H., Miguez, N. G., Mason, B. M., Callaghan, C. T., & Qiu, J. (2025). Spatial patterns and interactions among multiple cultural ecosystem services across urban greenspaces. *Ecosystem Services*, 73, 101740. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2025.101740>
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... Van Den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Cuadrado-Roura, J. R. (2023). Population imbalances in Europe. Urban concentration versus rural depopulation. *Regional Science Policy & Practice*, 15(4), 713–716. <https://doi.org/10.1111/rsp3.12670>
- Delgado-Artés, R., Garófano-Gómez, V., Oliver-Villanueva, J. V., & Rojas-Briales, E. (2022). Land use/cover change analysis in the Mediterranean region: a regional case study of forest evolution in Castelló (Spain) over 50 years. *Land Use Policy*, 114, 105967. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2021.105967>
- Eyherabide, M., Saínz Rozas, H., Barbieri, P., & Echeverría, H. E. (2014). Comparación de métodos para determinar carbono orgánico en suelo. *Ciencia del Suelo*, 32(1), 13–19.
- Eurostat. (2024). *Urban-rural Europe - demographic developments in rural regions and areas*. European Commission. https://ec.europa.eu/eurostat/statistics-explained/index.php?title=Urban-rural_Europe_-_demographic_developments_in_rural_regions_and_areas
- Farina, A. (2007). *Principles and methods of landscape ecology towards a science of the landscape* (2nd ed.). Springer-Verlag.
- Fernández-Manjarrés, J. F., Roturier, S., & Bilhaut, A. G. (2018). The emergence of the social-ecological restoration concept. *Restoration Ecology*, 26(3), 404–410. <https://doi.org/10.1111/rec.12685>

- Fischer, J., Riechers, M., Loos, J., Martin-Lopez, B., & Temperton, V. M. (2021). Making the UN decade on ecosystem restoration a social-ecological endeavour. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(1), 20–28. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.08.018>
- Gallego, D., Germán, L., & Pinilla, V. (1992). Crecimiento económico, especialización productiva y disparidades internas en el Valle Medio del Ebro, 1800-1935: un ensayo. *Cuadernos Aragoneses de Economía*, 3, 277–319.
- García-Ruiz, J. M., & Lana-Renault, N. (2011). Hydrological and erosive consequences of farmland abandonment in Europe, with special reference to the Mediterranean region—A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 140(3–4), 317–338. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.01.003>
- García-Ruiz, J. M., Lasanta, T., Nadal-Romero, E., Lana-Renault, N., & Álvarez-Farizo, B. (2020). Rewilding and restoring cultural landscapes in Mediterranean mountains: Opportunities and challenges. *Land Use Policy*, 99, 104850. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104850>
- Gómez-Valenzuela, V., & Holl, A. (2024). Growth and decline in rural Spain: An exploratory analysis. *European Planning Studies*, 32(2), 430–453. <https://doi.org/10.1080/09654313.2023.2179390>
- Guadilla-Sáez, S., Pardo-de-Santayana, M., & Reyes-García, V. (2019). The role of traditional management practices in shaping a diverse habitat mosaic in a mountain region of Northern Spain. *Land Use Policy*, 89, 104235. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2019.104235>
- Heath, L. S., Birdsey, R. A., & Williams, D. W. (2002). Methodology for estimating soil carbon for the forest carbon budget model of the United States, 2001. *Environmental Pollution*, 116(3), 373–380. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00213-5](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00213-5)
- Higgs, E., Falk, D. A., Guerrini, A., Hall, M., Harris, J., Hobbs, R. J., ... & Throop, W. (2014). The changing role of history in restoration ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(9), 499–506. <https://doi.org/10.1890/110267>
- Hobbs, R. J., & Suding, K. N. (2009). *New models for ecosystem dynamics and restoration*. Society for Ecological Restoration International, Island Press. Washington, DC. USA.
- IGN-CNIG (1957). *Vuelo Americano (Serie B, 1956-1957)*. Web Map Service. Serie Histórica de Ortofotografías Del PNOA. IGN-CNIG, 1957. 1:32.000. <https://pnoa.ign.es/web/portal/pnoa-imagen/fotogramas-y-ortofotos-historicas>.
- IGN-CNIG (1986). *Vuelo Nacional (1980-1986)*. Fotogramas digitalizados. Serie Histórica de Ortofotografías Del PNOA. IGN-CNIG, 1986. 1:30.000. <https://pnoa.ign.es/web/portal/pnoa-imagen/fotogramas-y-ortofotos-historicas>
- IGN-CNIG (2014). *Sistema de Información de Ocupación Del Suelo de España (SIOSE)*. Ministerio de Transportes, Movilidad y Agenda Urbana 1:25.000. <http://www.siose.es>.
- IGN-CNIG (2021). *PNOA Máxima Actualidad*. Web Map Service. Serie Ortofotografías de Máxima Actualidad Del PNOA. IGN-CNIG, 2021. 1:10.000. <https://pnoa.ign.es/web/portal/pnoa-imagen/ortofotos-pnoa-maxima-actualidad>.
- Kachler, J., Isaac, R., Martín-López, B., Bonn, A., & Felipe-Lucia, M. R. (2023). Co-Production of Nature's Contributions to People: What Evidence is Out There? *People and Nature*, 5(4), 1119–1134. <https://doi.org/10.1002/pan3.10493>
- Lasanta, T., Nadal-Romero, E., & Arnáez, J. (2015). Managing abandoned farmland to control the impact of re-vegetation on the environment. The state of the art in Europe. *Environmental Science & Policy*, 52, 99–109. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.05.012>
- Lasanta, T., Arnáez, J., Pascual, N., Ruiz-Flaño, P., Errea, M. P., & Lana-Renault, N. (2017). Space-time process and drivers of land abandonment in Europe. *Catena*, 149, 810–823. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.02.024>
- Latorre, B., Moret-Fernández, D., Lyons, M. N., & Palacio, S. (2021). Smartphone-based tension disc infiltrometer for soil hydraulic characterization. *Journal of Hydrology*, 600, 126551. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2021.126551>
- López-Moreno, J. I., Vicente-Serrano, S. M., Moran-Tejeda, E., Zabalza, J., Lorenzo-Lacruz, J., & García-Ruiz, J. M. (2011). Impact of climate evolution and land use changes on water yield in the Ebro basin. *Hydrology and Earth System Sciences*, 15(1), 311–322. <https://doi.org/10.5194/hess-15-311-2011>
- Lloret, F., Escudero, A., Lloret, J., & Valladares, F. (2024). An ecological perspective for analysing rural depopulation and abandonment. *People and Nature*, 6(2), 490–506. <https://doi.org/10.1002/pan3.10606>
- Malandra, F., Vitali, A., Urbinati, C., Weisberg, P. J., & Garbarino, M. (2019). Patterns and drivers of forest landscape change in the Apennines range, Italy. *Regional Environmental Change*, 19(7), 1973–1985. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01531-6>
- Marín Gavín, S., Navarro Planas, A., SONEA Ingeniería y Medio Ambiente, Lasosa Susin, R., Ortega Martínez, M., & Sarasa Giménez, R. (2017). *Pueblos Recuperados*. Diputación Provincial de Huesca. Huesca, España.
- MEA. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Millennium Ecosystem Assessment. Island Press. Washington, DC. USA.
- MAPA. (2021). *AgrInfo nº 31 Demografía de la población rural en España, 2020*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. https://www.mapa.gob.es/va/ministerio/servicios/analisis-y-prospectiva/ayp_demografiaenlapoblacionrural2020_tcm39-583987.pdf
- MITECO. (2021). *Perfil ambiental en España 2020*. Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico. https://www.miteco.gob.es/content/dam/miteco/es/prensa/documentocompletopae2020_tcm30-534040.pdf
- Moret-Fernández, D., & Latorre, B. (2023). Hydraulic characterization and modeling of hydrophobic substrates. *Journal of Hydrology*, 625, 130173. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2023.130173>
- Moret-Fernández, D., Latorre, B., Lassabatere, L., Di Prima, S., Castellini, M., Yilmaz, D., & Angulo-Jaramillo, R. (2021). Sequential infiltration analysis of infiltration curves measured with disc infiltrometer in layered soils. *Journal of Hydrology*, 600, 126542. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2021.126542>
- Olsen, S. R. (1954). *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate* (No. 939). US Department of Agriculture.
- Pachepsky, Y., & Karahan, G. (2022). On shapes of cumulative infiltration curves. *Geoderma*, 424, 115715. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115715>
- Palacio, S. (2021). De la despoblación a la repoblación rural de las montañas. *Ecosistemas*, 30(1), 2164. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2164>
- Palomo, I., Felipe-Lucia, M. R., Bennett, E. M., Martín-López, B., & Pascual, U. (2016). Disentangling the pathways and effects of ecosystem service co-production. In *Advances in ecological research* (Vol. 54, pp. 245–283). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.09.003>
- Pérez-Ramírez, I., Requena-Mullor, J. M., Castro, A. J., & García-Llorente, M. (2023). Land transformation changes people's values of ecosystem services in Las Vegas agrarian landscapes of Madrid Spain. *Land Use Policy*, 134, 106921. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2023.106921>
- Perpiña Castillo, C., Coll Aliaga, E., Lavalle, C., & Martínez Llarío, J. C. (2020). An assessment and spatial modelling of agricultural land abandonment in Spain (2015–2030). *Sustainability*, 12(2), 560. <https://doi.org/10.3390/su12020560>
- Pinilla, V., & Sáez, L. A. (2017). *La despoblación rural en España: génesis de un problema y políticas innovadoras*. Informes CEDDAR, 2. Centro de Estudios sobre Despoblación y Desarrollo de Áreas Rurales.
- Plieninger, T., Hui, C., Gaertner, M., & Huntsinger, L. (2014). The impact of land abandonment on species richness and abundance in the Mediterranean Basin: a meta-analysis. *PLoS One*, 9(5), e98355. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098355>

- Proença, V. M., Pereira, H. M., Guilherme, J., & Vicente, L. (2010). Plant and bird diversity in natural forests and in native and exotic plantations in NW Portugal. *Acta Oecologica*, 36(2), 219–226. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.01.002>
- QGIS Development Team. *QGIS Geographic Information System*. V. 3.34. QGIS Association, released 2024. <http://www.qgis.org>
- Quintas-Soriano, C., Torralba, M., García-Martín, M., & Plieninger, T. (2023). Narratives of land abandonment in a biocultural landscape of Spain. *Regional Environmental Change*, 23(4), 144. <https://doi.org/10.1007/s10113-023-02125-z>
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Reed, H. E., & Martiny, J. B. H. (2007). Testing the functional significance of microbial composition in natural communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 62(2), 161–170. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00386.x>
- Rey-Benayas, J. M., Martins, A., Nicolau, J. M., & Schulz, J. J. (2007). Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *CABI Reviews*, 2007(014), 14–pp. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20072057>
- Romero-Díaz, A., Ruiz-Sinoga, J. D., Robledano-Aymerich, F., Brevik, E. C., & Cerdà, A. (2017). Ecosystem responses to land abandonment in Western Mediterranean Mountains. *Catena*, 149, 824–835. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.08.013>
- Ruiz, J., Herrera, P. M., Barba, R., & Busqué, J. (2017). *Definición y caracterización de la extensividad en las explotaciones ganaderas en España*. MAPAMA-Fundación Entretantos. Madrid, España.
- Saccá, M. L., Barra Caracciolo, A., Di Lenola, M., & Grenni, P. (2017). Ecosystem services provided by soil microorganisms. In F. M. Saccá, A. Barra Caracciolo, M. Di Lenola, & P. Grenni (Eds.), *Soil biological communities and ecosystem resilience* (pp. 9–24). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-63336-7_2
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. Champaign, IL, USA.
- Smith, L. M., Reschke, E. M., Bousquin, J. J., Harvey, J. E., & Summers, J. K. (2022). A conceptual approach to characterizing ecological suitability: Informing socio-ecological measures for restoration effectiveness. *Ecological Indicators*, 143, 109385. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109385>
- Vizuite, B., Oteros-Rozas, E., & García-Llorente, M. (2024). Role of the neo-rural phenomenon and the new peasantry in agroecological transitions: a literature review. *Agriculture and Human Values*, 41(3), 1277–1297. <https://doi.org/10.1007/s10460-023-10537-0>
- Walters, W. A., Hyde, E. R., Berg-Lyons, D., Ackermann, G., Humphrey, G., Parada, A., ... Fuhrman, J. A. (2015). Improved bacterial 16S rRNA gene (V4 and V4-5) and fungal internal transcribed spacer marker gene primers for microbial community surveys. *mSystems*, 1(1), e00009-15. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00009-15>
- Zakkak, S., Radovic, A., Nikolov, S. C., Shumka, S., Kakalis, L., & Kati, V. (2015). Assessing the effect of agricultural land abandonment on bird communities in southern-eastern Europe. *Journal of Environmental Management*, 164, 171–179. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.09.005>
- Zhang, L., Dawes, W. R., & Walker, G. R. (2001). Response of mean annual evapotranspiration to vegetation changes at catchment scale. *Water Resources Research*, 37(3), 701–708. <https://doi.org/10.1029/2000WR900325>

Anexo I. Detalles metodológicos / Annex I. Methodological details

Anexo I.a. Categorías empleadas en el cálculo de secuestro y almacenamiento de carbono.

Annex I.a. Categories used to calculate the carbon sequestration and storage.

Denominación	Descripción
Pinar autóctono Secorún (Huesca)	Pinares autóctonos en Secorún. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Secorún (Huesca). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Bosque de ribera	Formaciones arbóreas alrededor de ríos, arroyos o ramblas que presenten dominio de las siguientes especies: Aliso (<i>Alnus</i> sp.), Sauce (<i>Salix</i> sp.), Sauco (<i>Sambucus nigra</i>), Olmo negrillo, (<i>Ulmus</i> sp.), Fresno (<i>Fraxinus</i> sp.) siempre que presenten fracciones de cabida cubierta igual o superior al 20 %
Robledales y quejigares de Serué (Huesca)	Robledales y quejigares en Serué. Basado en categoría "Robledales y quejigares mediterráneos" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Serué (Huesca). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Chopera	Masas arboladas de chopos o álamos (<i>Populus</i> sp.) con fracción de cabida cubierta igual o superior al 20 %
Encinares de Robredarcas	Encinares con fracción de cabida cubierta total igual o superior al 20 %. Basado en categoría "Quercus de hoja perenne" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Robredarcas, Guadalajara.
Hayedo de Villanueva de Arce (Navarra)	Bosques de hayas (<i>Fagus sylvatica</i>) con fracción de cubierta igual o superior al 20 %. Basado en categoría "Hayedos" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Villanueva de Arce, Navarra.
Robledales y quejigares de La Vereda (GU)	Robledales y quejigares en La Vereda. Basado en categoría "Robledales y quejigares mediterráneos" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de La Vereda, Guadalajara. Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Robledales y quejigares de Campillo de Ranas (GU)	Robledales y quejigares en Campillo de Ranas. Basado en categoría "Robledales y quejigares mediterráneos" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Campillo de Ranas (Guadalajara). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Robledales y quejigares de Aineto (Huesca)	Robledales y quejigares en Aineto. Basado en categoría "Robledales y quejigares mediterráneos" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Aineto (Huesca). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Robledales y encinares de Lacabe (Navarra)	Robledales y quejigares en Lacabe. Basado en categoría "Robledales y quejigares mediterráneos" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Lacabe (Navarra). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Otras coníferas	Formaciones con fracción de cubierta igual o superior al 20 % dominadas por especies arbóreas de coníferas no reflejadas en las otras categorías.
Robledal eurosiberiano	Formaciones boscosas con dominio del roble albar (<i>Q. petraea</i>) o del roble común (<i>Q. robur</i>), incluso en aquellas formaciones en las que vayan acompañadas de hayas siempre que, en conjunto, presenten fracción de cabida cubierta igual o superior al 20 %
Pinar repoblación Serué	Pinares repoblación en Serué. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Serué (Huesca). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Pinar repoblación Secorún	Pinares repoblación en Secorún. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Secorún (Huesca). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Pinar repoblación Robredarcas	Pinares repoblación en Robredarcas. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Robredarcas (Guadalajara). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Pinar autóctono Gurpegui	Pinares autóctonos en Gurpegui. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Gurpegui (Navarra). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Pinar repoblación Lacabe	Pinares repoblación en Lacabe. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Lacabe (Navarra). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Pinar repoblación Aineto	Pinares de repoblación en Aineto. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Aineto (Huesca). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %

Continuación Anexo I.a. / Continuation Annex I.a.

Denominación	Descripción
Pinar repoblación Campillo de Ranas	Pinares repoblación en Campillo de Ranas. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Campillo de Ranas (Guadalajara). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Pinar repoblación Gurpegui	Pinares repoblación en Gurpegui. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de Gurpegui (Navarra). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Pinar repoblación La Vereda	Pinares repoblación en La Vereda. Basado en categoría "Otros Pinares" con datos de C en suelo del Proyecto RENURSE para la localidad de La Vereda (Guadalajara). Siempre con fracciones de cabida cubierta conjuntas iguales o superiores al 20 %
Arbolado ralo y disperso	Formaciones arbóreas con fracción de cabida cubierta inferior al 20 % y que acompañan a pastizales o matorrales
Plantación de otros pinos	Plantación densa (un árbol cada 6-8 m ²) de <i>Pinus nigra</i> , de <i>P. pinaster</i> (mediterráneo), mixtas de <i>P. sylvestris</i> y <i>P. nigra</i> o <i>P. pinaster</i> , mixtas de <i>P. nigra</i> y <i>P. pinaster</i> y, finalmente, mixtas de <i>P. radiata</i> y <i>P. pinaster</i> .
Pastizal Villanueva de Arce (Navarra)	Terrenos dominados por prados o pastizales en Villanueva de Arce (NA). Datos de C en suelo empíricos RENURSE
Pastizal Huesca	Terrenos dominados por prados o pastizales con clima mediterráneo y en altitudes inferiores a 1500 m, datos RENURSE para localidad de Aineto.
Pastizal Lacabe (Navarra)	Terrenos dominados por prados o pastizales en Lacabe, datos empíricos de C en suelo del proyecto RENURSE
Pastizal Guadalajara	Terrenos dominados por prados o pastizales con clima mediterráneo y en altitudes inferiores a 1500 m. Datos de C en Suelo de Campillo de Ranas (GU).
Labor regadío	Cultivo herbáceo con labor de regadío
Labor secano	Cultivo herbáceo con labor de secano
Labor Secano Huesca	Cultivo herbáceo con labor de secano, datos RENURSE de C en suelo de Serué (Huesca)
Jarales_Matorral no rebrotador hasta un metro	Terrenos dominados por jaras (<i>Cistus</i> sp.) o por matorral variado no rebrotador con alturas comprendidas hasta los 100 cm
Brezales-Matorral rebrotador hasta un metro	Terrenos dominados por brezos (<i>Erica</i> sp., <i>Calluna</i> sp.) o por matorral variado de carácter rebrotador con alturas comprendidas hasta los 100 cm
Tomillares-Matorral hasta medio metro	Terrenos dominados por tomillares o por matorral variado con alturas comprendidas hasta los 50 cm

Anexo I.b. Detalles metodológicos de los análisis de suelo.**Annex I.b.** Soil analysis details.

Los PLFAs del suelo fueron extraídos de 2 g de suelo liofilizado mediante un disolvente formado de cloroformo-metanol-tampón fosfato. Para la separación de los lípidos no polares de los fosfolípidos, se empleó el fraccionamiento en fase sólida con solventes de distinta polaridad (Buyer y Sasser, 2012). Posteriormente, los fosfolípidos fueron convertidos en ésteres metílicos de ácidos grasos (FAMES) y analizados mediante cromatografía de gases utilizando un sistema GC Agilent 7890A (Agilent Technologies, Wilmington, NC, EE. UU.) equipado con un detector de ionización de llama y una columna de 25 m Ultra 2 (J&W Scientific, Folsom, CA, EE. UU.) Para la identificación y cuantificación de los FAMES se utilizó el método PLFAD2 del software Sherlock v6.3 (MIDI Inc., Newark, NJ, USA). Para la secuenciación masiva, el ADN del suelo se extrajo utilizando el kit DNeasy PowerSoil Pro (QIAGEN; Barcelona, España), siguiendo las instrucciones del fabricante. La composición de la comunidad bacteriana se determinó mediante secuenciación de la región V4 del gen 16S rRNA utilizando los cebadores 515F (GTGYCAGCMGCCGCGGTAA) y 806R (GGACTACNVGGGTWTCTAAT), y la de las comunidades fúngicas mediante la secuenciación de la región ITS1 utilizando los cebadores ITS1F (CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA) e ITS2R (GCTGCGTTCTTCATCGATGC) (Walters et al. 2015). La secuenciación se llevó a cabo en AllGenetics & Biology S.L. (Oleiros, A Coruña, España).

Anexo II. Relación de servicios culturales evaluados, indicador y fuente de datos empleada /**Annex II. Evaluation of cultural ecosystem services: indicators and sources used.**

Nombre	Indicador	Fuente
Senderismo	kilómetros de rutas señalizadas (GR, PR, SL)	CNIG (Centro Nacional de Información Geográfica) Webs ayuntamientos locales (ver Anexo II.a)
Licencias de caza y pesca y recolección de setas	Número de licencias	Taller participativo e información de los ayuntamientos
Fuentes de agua	Número de unidades	OpenStreetMap https://fuenaragon.com/resultados/
Merenderos y espacios de ocio	Número de unidades	Taller participativo y GIS
Paneles informativos	Número de unidades	Taller participativo
Publicaciones	Número de unidades	Taller participativo
Lugares con valor cultural o religioso o espiritual	Número de unidades	Taller participativo

Anexo II.a. Referencias para Senderismo (km de rutas señalizadas).**Annex II.a. References for hiking (km of official walking paths).**

La información de rutas de gran recorrido (GR), pequeño recorrido (PR) y sendero local (SL) homologadas por la Federación Española de Deportes de Montaña y Escalada (FEDME) se ha descargado de la web CNIG (Centro Nacional de Información Geográfica) > Rutas, ocio y tiempo libre > Senderos FEDME. Se puede filtrar por municipio o por zona en el mapa, pero observamos que no se incluyen todos los GR.

Esta información se ha completado con la web de los ayuntamientos donde especifican rutas que en algunos casos denominan Red de Senderos.

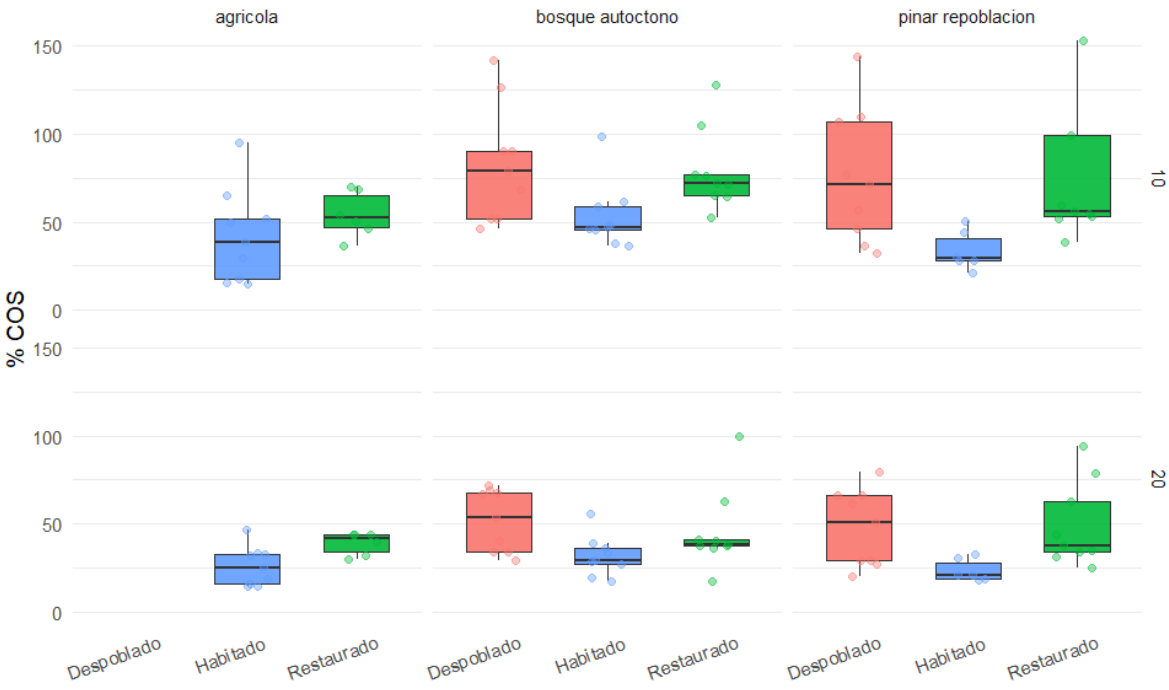
Huesca	Serué	Red de senderos del ayuntamiento de Caldearenas. Serué-San Vicente	https://www.caldearenas.es/documents/3161123/7191622/Ficha_ruta_8_San_Vicente_-_Serue_b9d69f0c.pdf/2ea5465d-c0e2-2b00-2fcc-080105caad23?t=1645967891370
	Secorún	GR268 Etapa 4 Laguarda - Nocito	https://senderosturisticos.turismodearagon.com/ruta/ficha/3544
	Aineto	GR268 Etapa 4 Laguarda - Nocito	https://senderosturisticos.turismodearagon.com/ruta/ficha/3544
Navarra		PR-HU 11: Aineto - Molino de Escartín	PR Senderos FEDME
		Eurovelo 3: Orreaga / Roncesvalles – Nagore	https://datos.gob.es/es/catalogo/a15002917-eurovelo-en-navarra-3-la-ruta-de-los-peregrinos
		Calzada Romana del Pirineo Etapa 1. Camping Urrobi Urdíroz	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/
	Villanueva de Arce	Circular Lerdengibel-Arrieta. SL-NA27, PR-NA24-SL-NA26 Senda de las Bordas	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/
		Sendero de las Pottokas. Villanueva-Arrieta-Villanueva	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/
		Cascada Iruerreka	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/
	Lakabe	Lacabe – Gorraitz- Elke – Pausaran	Información proveniente de los habitantes y corroborada en Wikiloc. Marcas blancas y naranjas, pero no reconocida como SL.
		Eurovelo 3: Nagore - Pamplona / Iruña	https://datos.gob.es/es/catalogo/a15002917-eurovelo-en-navarra-3-la-ruta-de-los-peregrinos
		Calzada Romana del Pirineo. Etapa 2.	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/
	Gurpegui	PR28- Zazpe y circular Gurpegui	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/
		PR-NA27 Caballeros Hospitalarios (Nagore)	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/
		Lusarreta – Cueva de Lezestali – Lusarreta	https://www.valledearce.com/geografia-naturaleza/tracks-de-rutas-por-el-valle/

Guadalajara	Campillo de Ranas	GR60 - Pueblos de la Arquitectura Negra - Etapa 5. Campillo de Ranas – Majaelrayo	https://www.campilloderanas.es/red-de-senderos
		GR 60 - Pueblos de la Arquitectura Negra - Etapa 4. Tamajón-C de Ranas	https://www.campilloderanas.es/red-de-senderos
		GR60 – Variante Majaelrayo – Campillejo	https://www.campilloderanas.es/red-de-senderos
		PR01 Campillo de Ranas – Pico Ocejón	https://www.campilloderanas.es/red-de-senderos
		Georuta 1 El Cardoso-Puerto de la Quesera	https://areasprotegidas.castillalamancha.es/rap/espacios-naturales-protegidos/enp-parque-natural/273/visita-y-disfruta
		BTT-5 Ruta de los Pueblos Negros	https://areasprotegidas.castillalamancha.es/rap/espacios-naturales-protegidos/enp-parque-natural/273/visita-y-disfruta
	La Vereda	PR-GU 18 Camino de la Vereda	https://areasprotegidas.castillalamancha.es/rap/espacios-naturales-protegidos/enp-parque-natural/273/visita-y-disfruta

Anexo III. Evaluación de los servicios ecosistémicos de regulación / Annex III. Evaluation of regulating ecosystem services

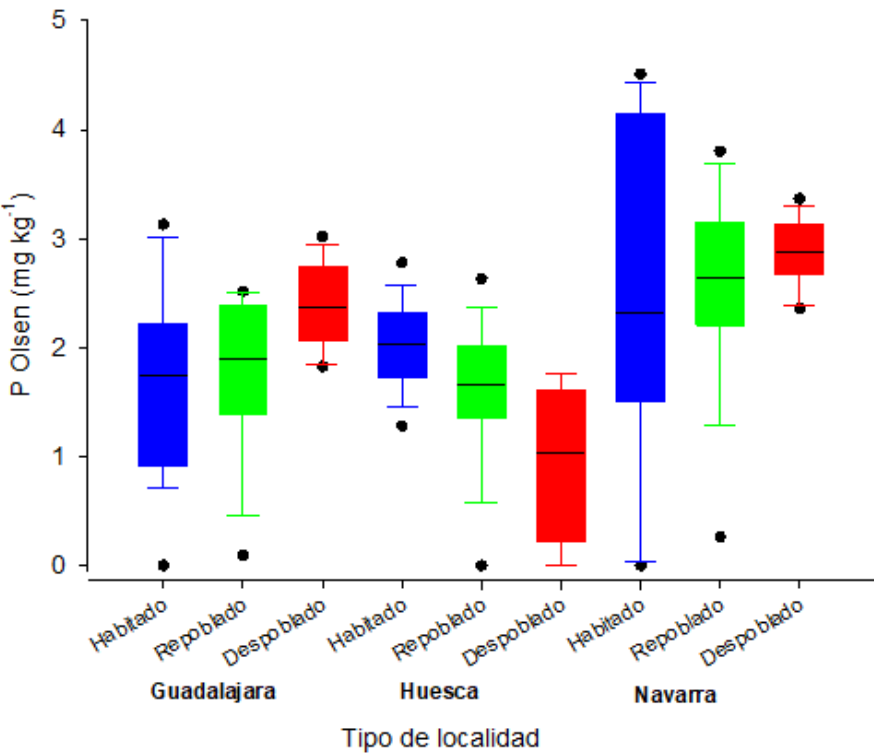
Anexo III.a.1. Carbono orgánico del suelo (COS) por tipo de localidad según uso del suelo y profundidad (0-10 cm, panel superior; 10-20 cm, panel inferior).

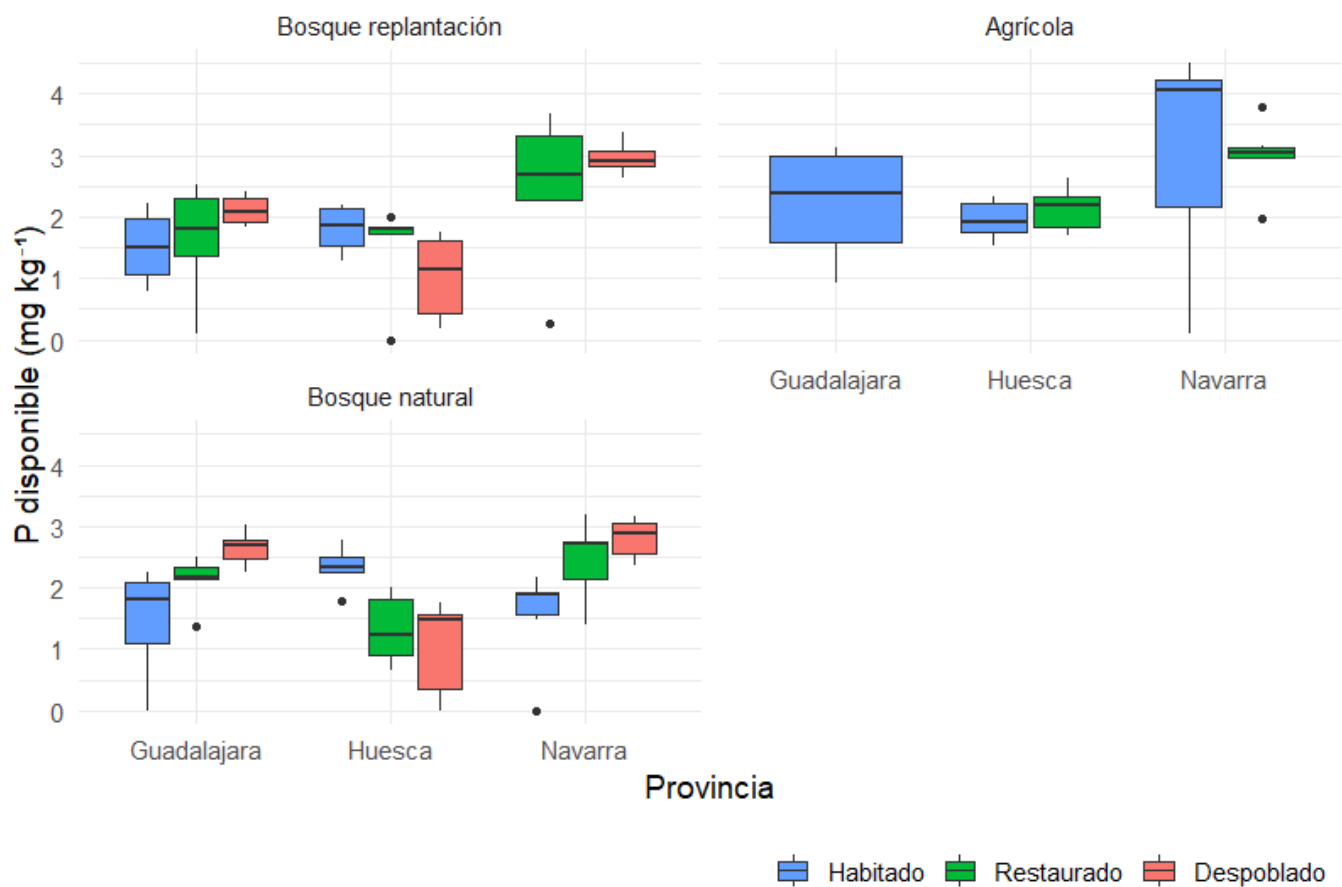
Annex III.a.1. Organic soil carbon (COS) per type of locality according to land use and depth (0-10 cm, top panel; 10-20 cm, bottom panel).



Anexo III.a.2. Fósforo disponible por provincia, tipo de localidad y sistema analizado (Ver Anexo III.a.3 para los resultados del análisis estadístico).

Annex III.a.2. Available P (Olsen) per province, type of locality and system. (See Annex III.a.3 for results of the statistical analysis).





Anexo III.a.3. Post hoc Dunn test para detectar diferencias entre los tres factores analizados para P disponible. Los datos fueron transformados antes del análisis (log x+1).

Annex III.a.3. Post hoc Dunn test to detect differences between the three analyzed factors for available P. Data were log transformed before analysis (log x+1).

Comparativa	Diferencia de Medias	t	P
Factor: Provincia			
Navarra vs. Huesca	0.431	5.955	<0.001
Navarra vs. Guadalajara	0.287	3.616	0.001
Guadalajara vs. Huesca	0.144	1.873	0.191
Factor: Sistema			
Agrícola vs. Bosque natural	0.199	2.511	0.040
Agrícola vs. Bosque replantación	0.199	2.438	0.049
Bosque replantación vs. Bosque natural	0.001	0.008	1.000
Factor: Profundidad			
0-10 cm vs. 10-20 cm	0.230	3.688	<0.001

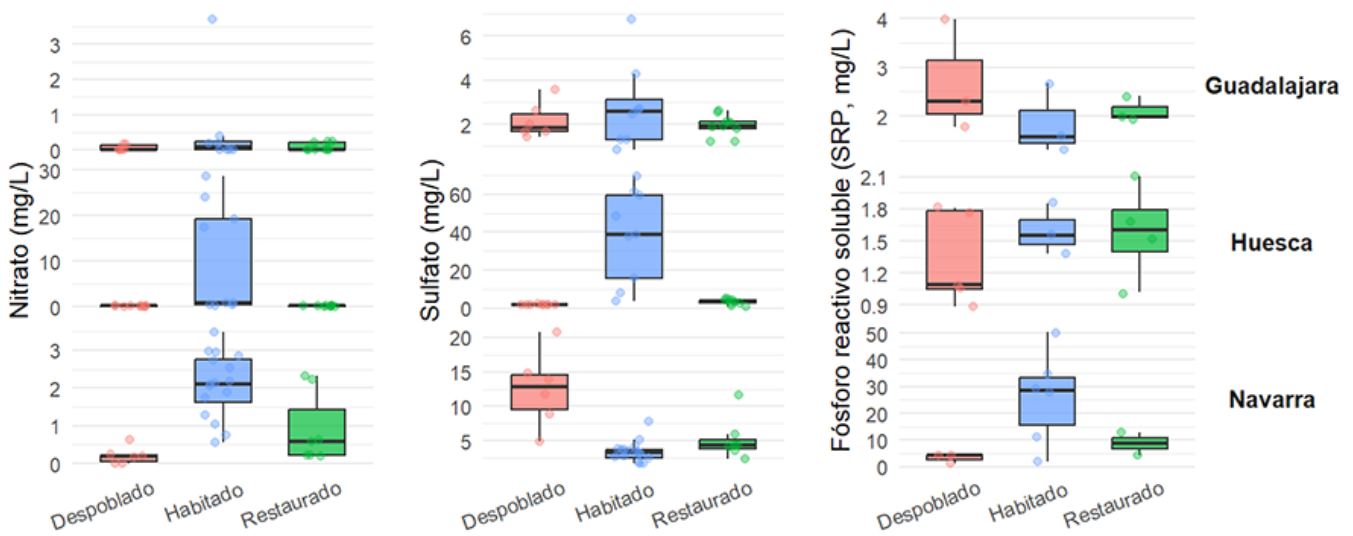
Anexo III.b. Análisis Kruskal-Wallis de diferencias significativas entre tipos de núcleo para los principales parámetros de calidad del agua. En caso significativo, post hoc de Dunn para detectar diferencias entre tipos de núcleos rurales para la calidad del agua. n.s.= *p*-valor no significativo >0.1.

Annex III.b Krustal-Wallis test of differences across types of village for water quality parameters. In case of significant differences, post hoc Dunn test to detect differences between type of village in terms of water quality. n.s.= not significant *p*-value >0.1.

Variable	χ^2	DF	<i>P</i> -valor	Comparación post-hoc	Dunn Test (<i>Z</i>)	<i>P</i> -valor
Nitrato	21.614	2	<0.001	Despoblado - Habitado	-4.563	<0.001
				Habitado - Restaurado	2.681	0.01
				Despoblado - Restaurado	-1.901	0.05
Cloruro	7.079	2	0.02	Despoblado - Habitado	2.46	0.04
				Habitado - Restaurado	-1.94	n.s.
				Despoblado - Restaurado	0.37	n.s.
Sulfato	6.276	2	0.04	Despoblado - Habitado	2.03	0.08
				Habitado - Restaurado	-2.17	0.09
				Despoblado - Restaurado	-0.22	n.s.
Calcio	4.917	2	n.s.			
Fluoruro	4.332	2	n.s.			
Sodio	3.197	2	n.s.			
Oxígeno	2.746	2	n.s.			
Magnesio	2.721	2	n.s.			
Potasio	2.433	2	n.s.			
Alcalinidad	1.603	2	n.s.			
Bicarbonato	1.559	2	n.s.			
Sólidos suspendid.	1.206	2	n.s.			
Sólidos disueltos	0.972	2	n.s.			
Materia orgánica	0.874	2	n.s.			
Conductividad	0.798	2	n.s.			
Fósforo reactivo	0.705	2	n.s.			
Carbonatos	0.448	2	n.s.			
Clorofila-a	0.297	2	n.s.			

Anexo III.c. Caracterización de los nitratos en el agua obtenida en los diferentes tipos de núcleos poblacionales estudiados en las provincias de Guadalajara, Huesca y Navarra.

Annex III.c. Nitrate characterisation in water samples taken in the different types of villages studied in the provinces of Guadalajara, Huesca and Navarra.



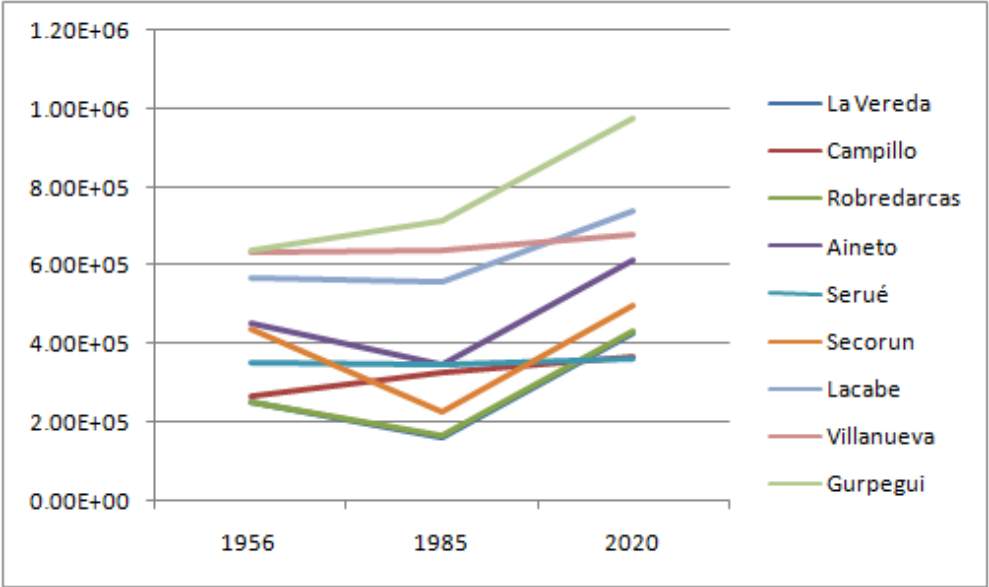
Anexo III.d. Carbono almacenado por localidad y año, en kg CO_{2e}.

Anexo III.d. Carbon storage per village and year, en kg CO_{2e}.

	Guadalajara			Huesca			Navarra		
	La Vereda	Campillo	Robredarcas	Aineto	Serué	Secorún	Lacabe	V. de Arce	Gurpegui
1956	3.39E+08	4.51E+08	3.86E+08	7.89E+08	6.66E+08	1.02E+09	3.99E+08	9.73E+08	7.27E+08
1985	2.17E+08	5.47E+08	2.58E+08	6.04E+08	6.50E+08	5.30E+08	3.92E+08	9.77E+08	8.10E+08
2020	5.76E+08	6.17E+08	6.65E+08	1.07E+09	6.85E+08	1.16E+09	5.20E+08	1.04E+09	1.11E+09

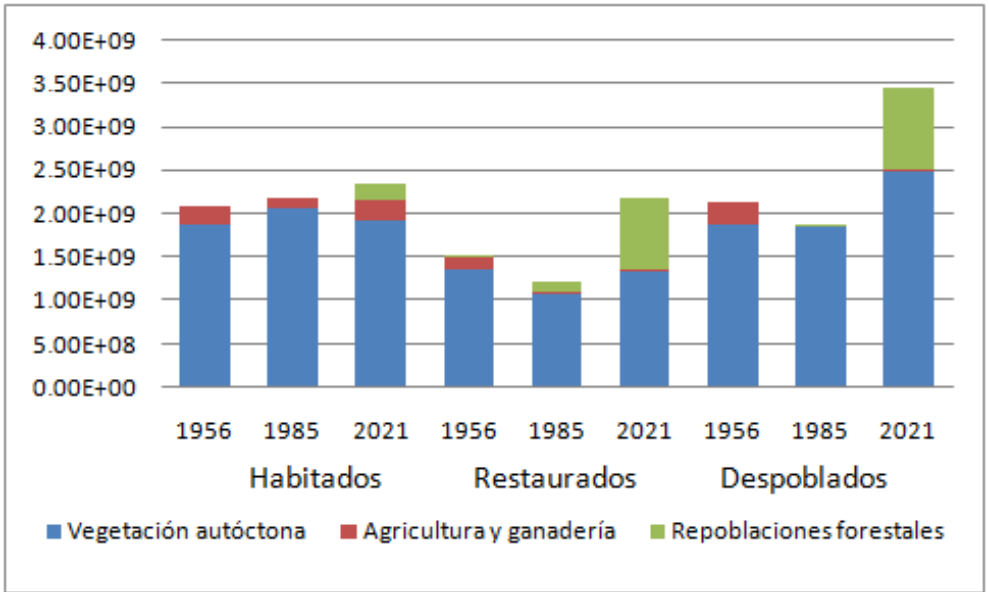
Anexo III.e. Carbono almacenado por hectárea de cada localidad en los tres períodos analizados, en kg CO_{2e}.

Annex III.e. Carbon storage per hectares in each village in the three studied periods, in kg CO_{2e}.



Anexo III.f. Cantidad total de Carbono almacenado según los usos de territorio analizados, para los tres tipos de localidades en los tres períodos analizados, medidos en kg CO_{2e}.

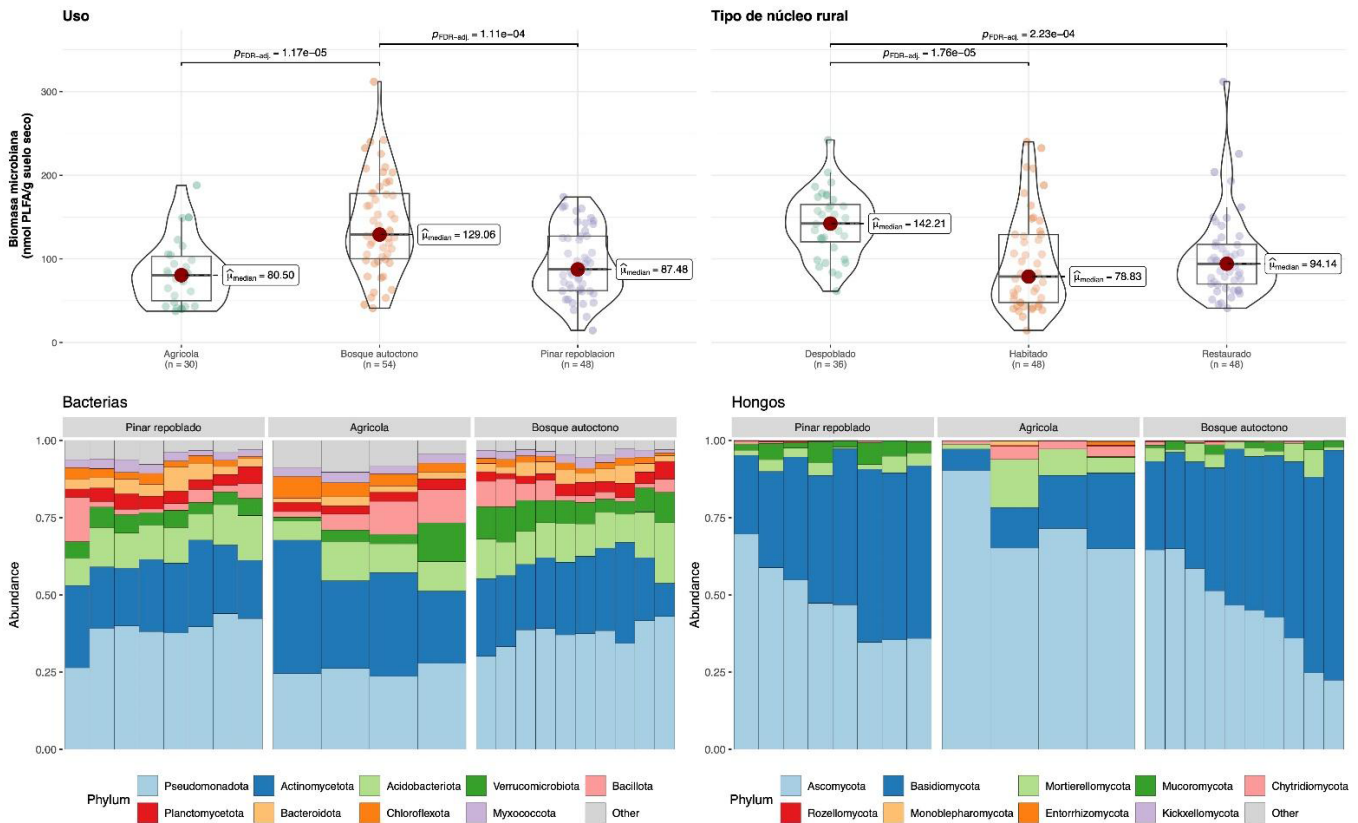
Annex III.f. Total amount of carbon storage in the different types of land uses for the three types of villages analysed in the three studied periods, measured in kg CO_{2e}.



Anexo IV. Evaluación de los servicios ecosistémicos de soporte / Annex IV. Evaluation of supporting ecosystem services

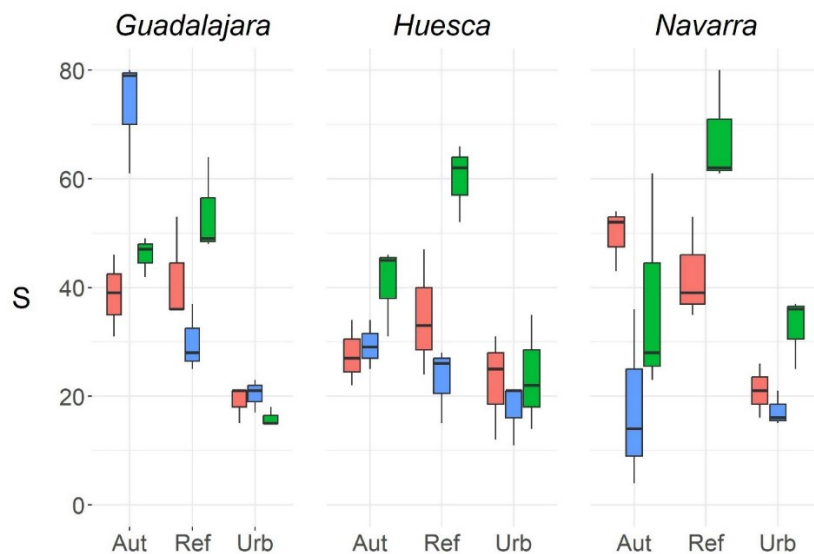
Anexo IV.a. Biomasa microbiana por tipo de uso del suelo (panel superior izquierdo); Biomasa microbiana según tipo de núcleo rural (panel superior derecho); Abundancia de bacterias por uso del suelo (panel inferior izquierdo); Abundancia de hongos por uso del suelo (panel inferior derecho). Se muestran los valores de significación de Kruskal-Wallis y Dunn post hoc test.

Annex IV.a. Microbial biomass by land use type (top left panel); Microbial biomass by rural core type (top right panel); Bacterial abundance by land use (bottom left panel); Fungal abundance by land use (bottom right panel). Significance values of Kruskal-Wallis and Dunn post hoc test area shown.



Anexo IV.b. Riqueza de plantas (número de especies) en las parcelas establecidas en los diferentes tipos de núcleos poblacionales estudiados. Abreviaturas: Aut: bosque autóctono; Rep: bosque reforestado; Urb: núcleo urbano.

Annex IV.b. Plant richness (number of species) in the plots established in the different types of villages studied. Abbreviations: Aut: native forest; Rep: reforested; Urb: urban area.



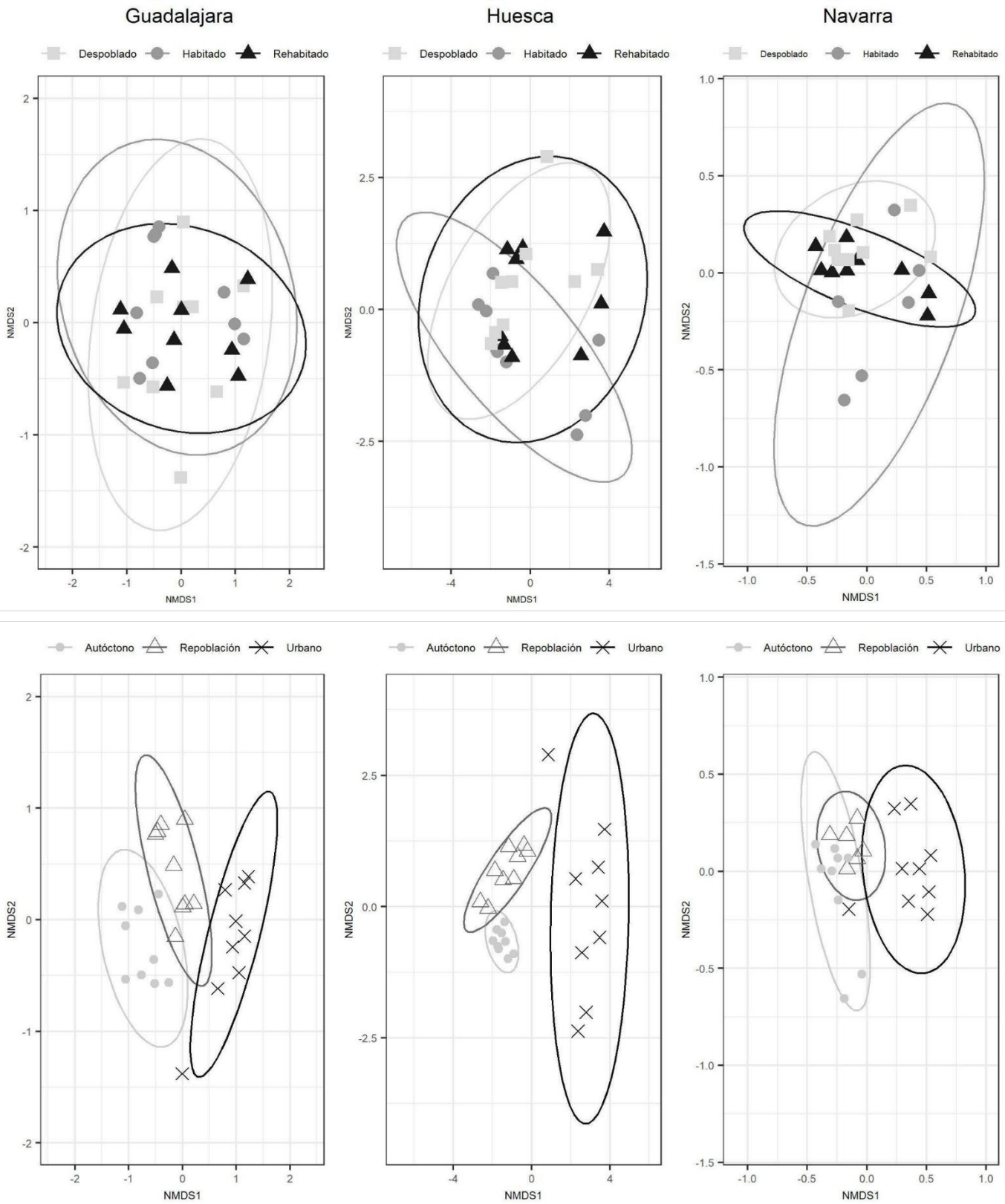
Anexo IV.c. Resumen de diversidad florística en las localidades y ambientes estudiados. R: Riqueza de especies; H: Índice de diversidad Shannon; J': Índice de Pielou.

Annex IV.c. Summary of plant diversity in the sites studied. R: Species richness; H: Shannon diversity index; J': Pielou index.

Ambiente / Tratamiento	Tamaño parcela	R		H		J'	
		μ±σ	I.C	μ±σ	I.C	μ±σ	I.C
NAVARRA							
Bosque autóctono	20x20 m						
Habitado		18.0±13.4	30.7- 5.3	0.9±0.9	1.8-0.1	0.29±0.23	0.50-0.07
Restaurado		37.3±16.9	53.3-21.3	1.7±0.1	1.8-1.7	0.50±0.04	0.54-0.46
Despoblado		49.7±4.8	54.2-45.1	2.3±0.2	2.5-2.1	0.58±0.05	0.63-0.53
Pinar repoblación	20x20 m						
Habitado		-	-	-	-	-	-
Restaurado		67.7±8.7	76.0-59.4	2.7±0.2	2.8-2.5	0.64±0.06	0.69-0.58
Despoblado		42.3±7.7	49.7-35.0	2.2±0.1	2.4-2.1	0.60±0.03	0.63-0.56
Núcleo Urbano	2x2 m						
Habitado		17.3±2.6	19.8-14.8	2.0±0.3	2.3-1.9	0.72±0.08	0.79-0.65
Restaurado		32.7±5.4	37.8-27.5	2.5±0.2	2.8-2.3	0.74±0.08	0.81-0.66
Despoblado		21.0±4.1	24.9-17.1	2.1±0.3	2.4-1.8	0.69±0.05	0.74-0.65
GUADALAJARA							
Bosque autóctono	20x20 m						
Habitado		73.3±8.7	81.6-65.0	2.8±0.1	2.9-2.7	0.64±0.00	0.64-0.64
Restaurado		46.0±2.9	48.8-43.2	2.3±0.3	2.7-2.0	0.60±0.07	0.66-0.54
Despoblado		38.7±6.1	44.5-32.8	2.4±0.4	2.8-2.0	0.65±0.08	0.72-0.57
Pinar repoblación	20x20 m						
Habitado		30.0±5.1	34.8-25.5	1.4±0.1	1.5-1.3	0.41±0.05	0.45-0.36
Restaurado		53.7±7.3	60.6-46.7	2.6±0.2	2.8-2.4	0.65±0.04	0.69-0.61
Despoblado		41.7±8.0	49.3-34.1	2.7±0.1	2.8-2.5	0.72±0.01	0.73-0.71
Núcleo Urbano	2x2 m						
Habitado		20.3±2.5	22.7-18.0	2.3±0.1	2.9-2.4	0.83±0.05	0.92-0.81
Restaurado		16.0±1.4	17.3-14.7	2.3±0.1	2.4-2.2	0.87±0.05	0.88-0.78
Despoblado		19.0±2.8	21.7±16.3	2.5±0.2	2.7-2.2	0.84±0.04	0.88-0.80
HUESCA							
Bosque autóctono	20x20 m						
Habitado		23.0±5.7	28.4-17.6	1.4±0.3	1.7-1.1	0.44±0.06	0.50-0.39
Restaurado		60.0±5.9	65.6-54.4	2.5±0.1	2.6-2.4	0.61±0.03	0.65-0.58
Despoblado		34.7±9.5	43.7-25.7	1.9±0.3	2.2-1.6	0.53±0.05	0.58-0.48
Pinar repoblación	20x20 m						
Habitado		29.3±3.7	32.8-25.8	1.4±0.2	1.6-1.2	0.41±0.04	0.45-0.38
Restaurado		40.7±6.8	47.2-34.2	1.9±0.3	2.2-1.7	0.52±0.05	0.56-0.47
Despoblado		27.7±4.9	32.3-25.8	1.8±0.2	2.0-1.6	0.55±0.06	0.61-0.49
Núcleo Urbano	2x2 m						
Habitado		17.7±4.7	22.2-12.2	2.2±0.4	2.6-1.7	0.76±0.08	0.83-0.68
Restaurado		23.7±8.7	31.9-15.4	2.1±0.3	2.4-1.9	0.69±0.07	0.76-0.62
Despoblado		22.7±7.9	30.2-15.1	2.2±0.2	2.5-2.0	0.74±0.06	0.80-0.68

Anexo IV.d. Gráfico de ordenación de la composición de la vegetación (NMDS) resumida en dos ejes para los tres territorios y separando según el tipo de localidad (panel superior) y el uso del suelo (panel inferior).

Annex IV.d. Ordination plot (NMDS) on vegetation composition summarised on two axes for the three study areas and separated by type of locality (upper panel) and land use (lower panel).



Anexo IV.e Listado de especies de aves identificadas por tipo de localidad.**Annex IV.e.** List of species identified per type of village.

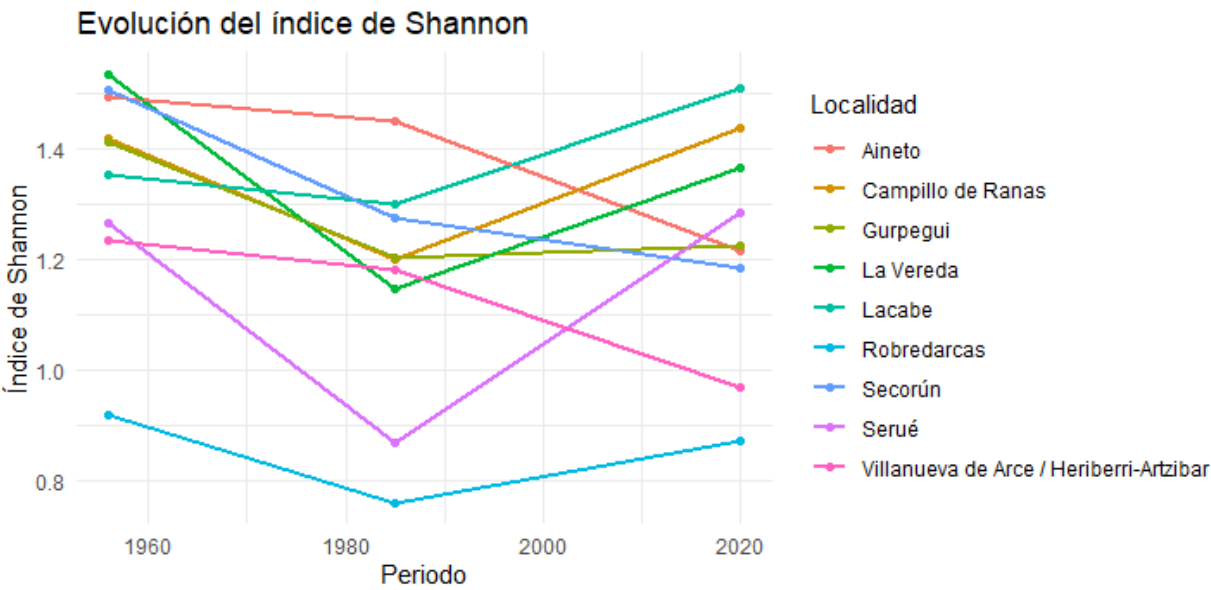
Tipo de núcleo rural		
Despoblado	Habitado	Restaurado
Abejaruco europeo	Abubilla común	Abubilla común
Abubilla común	Acentor común	Acentor común
Agateador europeo	Agateador euroasiático	Agateador europeo
Alcaudón dorsirrojo	Agateador europeo	Alcaudón común
Alondra totovía	Águila calzada	Alcaudón dorsirrojo
Arrendajo euroasiático	Alcaudón común	Alondra totovía
Avión roquero	Alcaudón dorsirrojo	Arrendajo euroasiático
Bisbita arbóreo	Alcaudón real	Avión común occidental
Bisbita campestre	Alcotán europeo	Avión roquero
Camachuelo común	Alondra común	Buitre leonado
Carbonero común	Alondra totovía	Carbonero común
Carbonero garrapinos	Arrendajo euroasiático	Carbonero garrapinos
Cetia ruiseñor	Ave sin identificar	Cetia ruiseñor
Chochín común	Avión roquero	Chochín común
Codorniz común	Bisbita arbóreo	Chova piquirroja
Colirrojo tizón	Bisbita campestre	Colirrojo tizón
Corneja negra	Bisbita sin identificar	Collalba rubia
Cuco común	Buitre leonado	Corneja negra
Cuervo grande	Camachuelo común	Cuco común
Curruca capilotada	Cárabo común	Cuervo grande
Curruca carrasqueña occidental	Carbonero común	Curruca cabecinegra
Curruca mirlona occidental	Carbonero garrapinos	Curruca capilotada
Curruca mosquitera	Cetia ruiseñor	Curruca carrasqueña occidental
Curruca rabilarga	Chochín común	Curruca mirlona occidental
Curruca zarcera	Chova piquirroja	Curruca mosquitera
Escribano montesino	Cogujada montesina	Curruca rabilarga
Escribano soteño	Cogujada sin identificar	Curruca zarcera
Escribano triguero	Colirrojo real	Escribano soteño
Golondrina común	Colirrojo tizón	Escribano triguero
Herrerillo capuchino	Corneja negra	Estornino negro
Herrerillo común	Cuco común	Golondrina común
Lavandera blanca	Cuervo grande	Gorrión chillón
Lavandera cascadeña	Curruca cabecinegra	Gorrión común
Milano real	Curruca capilotada	Herrerillo capuchino
Mirlo común	Curruca carrasqueña occidental	Herrerillo común
Mito común	Curruca mirlona occidental	Jilguero europeo
Mosquitero común	Curruca mosquitera	Lavandera blanca
Mosquitero ibérico	Curruca rabilarga	Lavandera boyera
Mosquitero musical	Escribano montesino	Lavandera cascadeña
Mosquitero papialbo	Escribano soteño	Milano negro
Oropéndola europea	Escribano triguero	Mirlo común
Paloma doméstica	Estornino negro	Mito común
Paloma torcaz	Golondrina común	Mosquitero común
Papamoscas gris	Gorrión chillón	Mosquitero papialbo
Pardillo común	Gorrión común	Oropéndola europea
Petirrojo europeo	Herrerillo capuchino	Paloma torcaz
Pico picapinos	Herrerillo común	Papamoscas gris
Pinzón vulgar	Jilguero europeo	Pardillo común
Pito real Ibérico	Lavandera blanca	Perdiz roja
Reyezuelo listado	Lavandera cascadeña	Perdiz roja / Perdiz pardilla
Roquero rojo	Milano negro	Petirrojo europeo
Ruiseñor común	Milano real	Picamaderos negro

Continuación Anexo IV.e. / Continuation Annex IV.e.

Despoblado	Habitado	Restaurado
Serín verdecillo	Mirlo acuático europeo	Pico picapinos
Tarabilla común	Mirlo común	Pinzón vulgar
Trepador azul	Mito común	Piquituerto común
Verderón común	Mosquitero común	Pito real Ibérico
Verderón serrano	Mosquitero musical	Reyezuelo listado
Zarcero políglota	Mosquitero papialbo	Reyezuelo sencillo
Zorzal charlo	Oropéndola europea	Roquero solitario
Zorzal común	Paloma doméstica	Ruiseñor común
	Paloma torcaz	Serín verdecillo
	Papamoscas gris	Tarabilla común
	Pardillo común	Torcecuello euroasiático
	Perdiz roja	Trepador azul
	Petirrojo europeo	Vencejo común
	Pico picapinos	Verderón común
	Pinzón vulgar	Zarcero políglota
	Pito real Ibérico	Zorzal charlo
	Reyezuelo listado	Zorzal común
	Reyezuelo sencillo	
	Ruiseñor común	
	Serín verdecillo	
	Tarabilla común	
	Torcecuello euroasiático	
	Tórtola europea	
	Tórtola turca	
	Trepador azul	
	Urraca común	
	Vencejo común	
	Verderón común	
	Zarcero políglota	
	Zorzal charlo	
	Zorzal común	

Anexo IV.f. Evolución del índice de diversidad de Shannon para los hábitats cada localidad de estudio.

Annex IV.f. Evolution of Shannon diversity index for the habitats of each study site.



Anexo V. Evaluación de los servicios ecosistémicos de abastecimiento / Annex V. Evaluation of provisioning ecosystem services

Anexo V.a. Número total de explotaciones ganaderas activas ubicadas en la zona de estudio, y tipología según el Registro General de Explotaciones Ganaderas (REGA).

Annex V.a. Total number of active livestock farms located in the study area, and typology according to the Registro General de Explotaciones Ganaderas (REGA).

Número de explotaciones	Núcleos habitados	Núcleos despoblados	Núcleos restaurados
Abejas	1	0	1
Bovino	1	0	0
Caprino	1	0	0
Equino	1	0	0
Ovino	1	0	0
Ovino y caprino	1	0	1
Ovino, bovino y equino	1	0	1
Ovino, caprino, equino, gallinas y conejos	1	0	0
Total Explotaciones	8	0	3
Total UGM	649	0	42
Cargas ganaderas (UGM/ha)	0.24	0	0.03

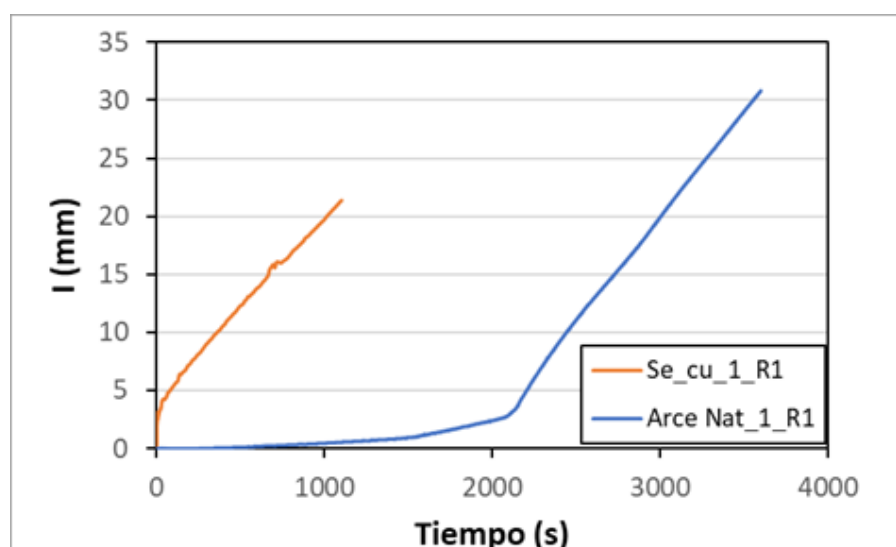
Anexo V.b. Magnitud del agua azul (en porcentaje de la precipitación anual) en los tres tipos de núcleos rurales y en los tres periodos de tiempo analizados. Se incluye la variación (negativa) en el periodo completo (1956-2020).

Annex V.b. Magnitude of blue water (as a percentage of annual precipitation) in the three types of villages and in the three time periods analysed. The (negative) variation over the whole period (1956-2020) is included.

	1956	1983	2020	Variación 1956-2020
Habitado	42.16	42.55	38.1	-4.06
Despoblados	41.11	41.16	35.5	-5.61
Restaurados	43.1	40.8	36.3	-6.8

Anexo V.c. Ejemplo de curva de infiltración medida en suelo agrícola para Serué, Huesca (Se_cu_1_R1) y suelo forestal en Villanueva de Arce, Navarra (Arce Nat_1_R1).

Annex V.c Example of infiltration curve measured in agricultural soil for Serué, Huesca (Se_cu_1_R1) and forest soil in Villanueva de Arce, Navarra (Arce Nat_1_R1).



Anexo VI. Evaluación de los servicios ecosistémicos culturales / Annex VI. Evaluation of cultural ecosystem services

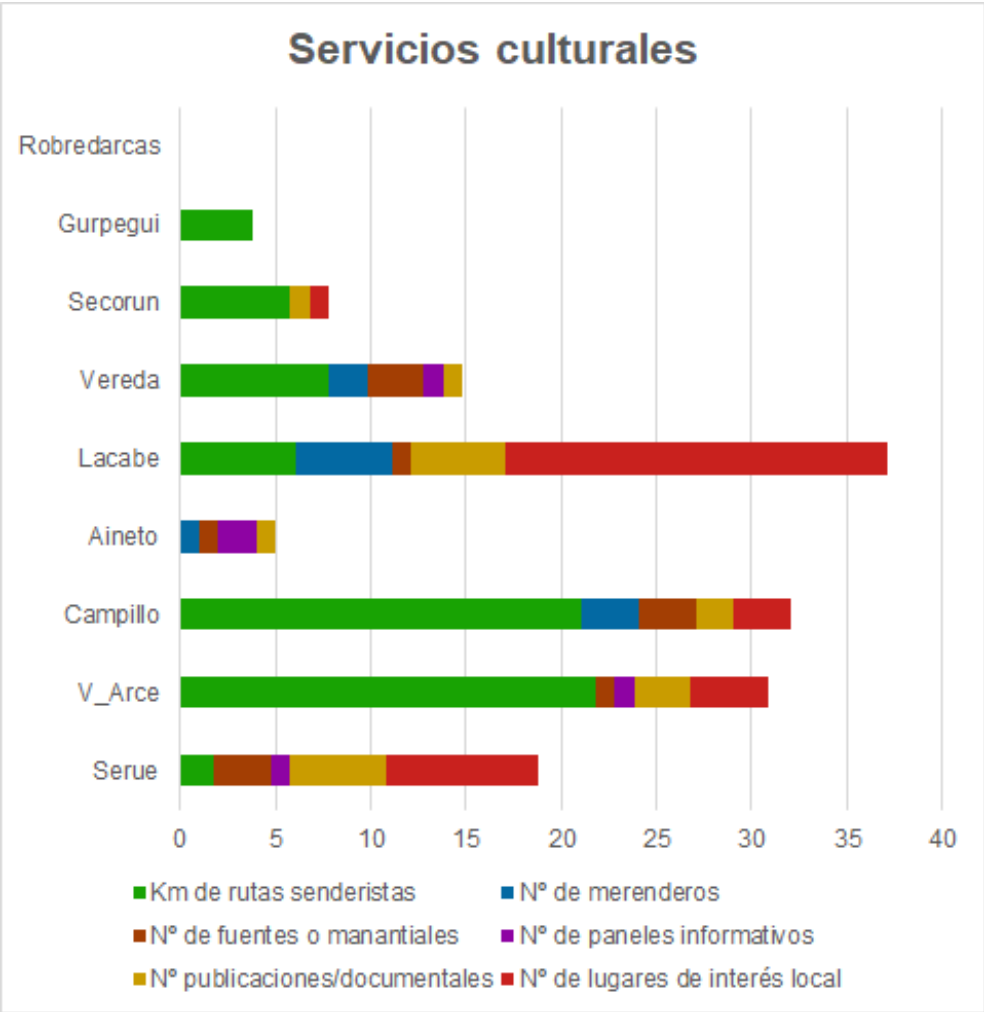
Anexo. VI.a. Valor medio de los servicios culturales por tipo de localidad.

Annex VI.a. Mean value of cultural ecosystem services per type of village.



Anexo VI.b. Sumatorio de servicios culturales para cada localidad estudiada.

Annex VI.b. Sum of cultural services for each study site.



Anexo VI.c. Resultados del test Kruskal-Wallis por tipo de localidad y por provincia.**Annex VI.c.** Results of Kruskal-Wallis test per type of village and province.

Comparativa	Servicio cultural	n	statistic	df	p	Significancia
Tipo de localidad	Senderismo	9	2.17	2	0.337	n.s.
Tipo de localidad	Merenderos	9	4.59	2	0.101	n.s.
Tipo de localidad	Fuentes	9	6.22	2	0.045	<0.05*
Tipo de localidad	Paneles	9	4.75	2	0.098	n.s.
Tipo de localidad	Publicaciones	9	5.08	2	0.079	n.s.
Tipo de localidad	Lugares	9	3.01	2	0.222	n.s.
Provincia	Senderismo	9	0.874	2	0.646	n.s.
Provincia	Merenderos	9	0.96	2	0.619	n.s.
Provincia	Fuentes	9	0.889	2	0.641	n.s.
Provincia	Paneles	9	1.23	2	0.54	n.s.
Provincia	Publicaciones	9	0.865	2	0.649	n.s.
Provincia	Lugares	9	1.38	2	0.501	n.s.

Anexo VI.d. Comparaciones basadas en el Dunn test para diferencias significativas entre los tipos de núcleos poblacionales en el valor cultural.**Annex VI.d.** Dunn test results to detect significant differences between the type of village for the cultural value.

Comparativa	grupo 1	grupo 2	n1	n2	statistic	p	p.adj.	Significancia
Tipo de localidad	Despoblado	Habitado	18	18	3.84	0.0001	0.0003	***
Tipo de localidad	Despoblado	Restaurado	18	18	3.16	0.0015	0.0047	**
Tipo de localidad	Habitado	Restaurado	18	18	-0.676	0.499	1	n.s.