

# Distribución del arbolado y persistencia a largo plazo de las dehesas: patrones y procesos

M. Díaz <sup>1,\*</sup>

(1) Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales (BGC-MNCN-CSIC), c/Serrano 115 bis, 28006 Madrid

\* Autor de correspondencia: M. Díaz [[mario.diaz@ccma.csic.es](mailto:mario.diaz@ccma.csic.es)]

> Recibido el 28 de enero de 2014, aceptado el 14 de mayo de 2014.

**Díaz, M. 2014. Distribución del arbolado y persistencia a largo plazo de las dehesas: patrones y procesos. *Ecosistemas* 23(2):5-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.02.**

Las dehesas arboladas son sistemas seminaturales con altos niveles de biodiversidad, debidos a la coexistencia a varias escalas de distintos usos y tipos de hábitat. La diversidad biológica de las dehesas podría contribuir a su sostenibilidad económica si es valorada adecuadamente por la sociedad. Sin embargo, se necesitan medidas que garanticen situaciones temporales de menor diversidad indispensables para la regeneración del arbolado y su sostenibilidad ecológica. Se revisan los conocimientos actuales sobre los efectos de la configuración espacial del arbolado y del paisaje en los sistemas adeshados sobre la diversidad biológica que mantienen, y se presentan los resultados preliminares de seguimientos y experimentos a gran escala que analizan cómo y por qué esta configuración espacial impide, o al menos dificulta, el cierre de su ciclo de regeneración natural. El adeshamiento favorece las transiciones de las fases predispersivas del ciclo e incluso puede reducir la depredación postdispersiva, pero colapsa la dispersión, aparentemente debido a los efectos del riesgo de depredación sobre la eficacia (tanto cuantitativa como cualitativa) de los dispersores. Las medidas dirigidas a la conservación de las dehesas deben por tanto centrarse en la manipulación de los efectos paisajísticos que condicionan estos riesgos de depredación, más que a favorecer otras fases del ciclo con medidas de carácter local. Los conocimientos necesarios para el desarrollo de estas medidas a escala local se están generando con rapidez y eficacia en la actualidad.

**Palabras clave:** biodiversidad; mezclas de hábitats; *Quercus*; ciclo de regeneración; adeshamiento.

**Díaz, M. 2014. Tree scattering and long-term persistence of dehesas: patterns and processes. *Ecosistemas* 23(2):5-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.02.** High biodiversity in Spanish dehesas is due to intimate mixtures of habitat types and habitat elements at several spatial and temporal scales. Dehesa management in Spain maintains a mosaic of vegetation that includes scattered trees on shrubby and/or grasslands matrices. Intimate mixtures due to tree scattering are key to maintain both agricultural productivity and high local diversity, but compromise tree regeneration due to conflicting effects of tree scattering on several stages of the regeneration cycle. I review how tree scattering influences both local diversity and the outcomes of regeneration stages, from flower production to early establishment, aiming at understanding how and why dehesa management creates a productive and species-rich system that is however not sustainable in the long term. Preliminary results from large-scale landscape experiments and monitoring projects indicate that tree scattering tends to favour transitions in the earlier stages of the regeneration cycle (pollination, abortion, and pre- and postdispersal seed predation), apparently because of reduced plant-plant competition and decreased detection by insect, and even rodent and ungulate, seed predators. However, tree isolation collapses seed dispersal to safe sites, apparently due to negative effects of predation risk on both the quantitative and the qualitative components of seed dispersal effectiveness. Ensuring oak recruitment in dehesas should be based on the landscape-scale management of foraging costs for dispersers rather than of tree-level management of foraging benefits. Detailed knowledge needed to implement this general recommendation at local scales is being increasingly available in Spain.

**Key words:** biodiversity; habitat mixtures; *Quercus*; regeneration cycle; tree scattering.

## Diversidad en las dehesas: mezcla de hábitats a varias escalas espaciales

Los bosques mediterráneos son uno de los hábitats naturales con mayor riqueza de especies. La heterogeneidad geológica y climática de la región Mediterránea, responsable de la coexistencia de especies de orígenes diversos, se ha visto además incrementada tras la llegada temprana de homínidos y humanos a la región y a la diversidad de usos de la tierra desarrollados por ellos. Entre estos sistemas de uso de la tierra destacan las dehesas arboladas, un sistema de explotación del territorio desarrollado en el suroeste de la península Ibérica que mantiene tal número de especies de organismos, que constituye uno de los pocos hábitats no naturales protegidos por la Directiva Hábitats de la Unión Europea (Díaz 2009; Díaz

y Pulido 2009; Díaz et al. 2013). Las dehesas (y sus equivalentes portugueses, los montados) se caracterizan por una configuración sabanoide de árboles dispersos en una matriz de pastizal, matorral o cultivo herbáceo (Díaz et al. 1997). Esta configuración es debida a la eliminación del matorral y de parte de los árboles (que, además, se podan) de manchas de bosque mediterráneo, bien naturales o procedentes del abandono de dehesas antiguas, a fin de dedicarlas a un uso ganadero extensivo. La plantación de árboles ha sido excepcional y, en todo caso, muy reciente (Alagona et al. 2013, Pulido et al. 2013), y no ha formado parte de manera generalizada del sistema de gestión de las dehesas.

La riqueza de especies, que es el índice más sencillo para medir la diversidad biológica de un sistema, tiende a ser mayor en las dehesas que en otros tipos de hábitats, tanto naturales (incluyendo los

bosques mediterráneos de los que derivan) como manejados por el hombre. Esta tendencia es especialmente clara para grupos ricos en especies como las plantas herbáceas o las aves paseriformes, pero menos marcada o incluso opuesta para grupos eliminados por el manejo de las dehesas, como son los arbustos (Díaz 2009). Sin embargo, las elevadas riquezas alcanzadas por los grupos ricos en especies compensan sobradamente la disminución de los grupos más pobres, con lo que las densidades locales de especies son mayores en los bosques adeshados que en otros hábitats próximos (Díaz et al. 2013).

La razón de esta mayor diversidad se basa en que las dehesas arboladas pueden considerarse como una mezcla íntima de tipos de hábitat distintos: bosques, por un lado, y pastizales, matorrales e incluso cultivos por otro. Esta mezcla, que se produce a varias escalas espaciales, permitiría la coexistencia de organismos forestales y organismos típicos de medios abiertos dentro del mismo tipo de hábitat 'híbrido', la dehesa (Díaz 2009). A escalas espaciales pequeñas, del orden de metros cuadrados, la ya de por sí elevada diversidad del pastizal se ve incrementada por los efectos de la sombra del arbolado en las condiciones de luz, humedad y nutrientes (Moreno et al. 2013), que añade especies de plantas, insectos y otros invertebrados del suelo ausentes del pastizal abierto (Díaz 2009). A este efecto sobre las comunidades del suelo se añaden las especies ligadas a los árboles, tanto de insectos como de líquenes epífitos o aves forestales (Díaz 2009; Aragón et al. 2010; Díaz et al. 2013).

A escalas un poco mayores, del orden de hectáreas, la heterogeneidad en el manejo y en la topografía genera mosaicos de tipos de pastos, desde los dominados por especies anuales en las zonas más secas a los dominados por especies perennes en las vaguadas y zonas de redileo. A escala de finca (cientos de hectáreas) se intercalan típicamente zonas cultivadas con cereal y zonas matorralizadas con los pastizales arbolados más típicos de las dehesas (Díaz et al. 1997). Estas zonas permiten la coexistencia a esta escala de especies diferentes de las que ocupan las zonas de pastizal. A esta escala se añade también el efecto de elementos como afloramientos rocosos, arroyos estacionales o permanentes, charcas ganaderas o edificaciones que permiten la presencia de especies de plantas, invertebrados y pequeños vertebrados como peces, anfibios, reptiles y aves antropófilas (Díaz 2009; Díaz et al. 2013).

Las dehesas coexisten típicamente a escalas de miles de hectáreas de paisaje con otros tipos de hábitat como pastizales abiertos o manchas de bosque y matorral mediterráneo. Las especies mayores y más móviles de vertebrados, algunas de ellas amenazadas, ocupan este mosaico paisajístico usando las dehesas como zona de alimentación, siempre y cuando existan en las proximidades zonas adecuadas para su uso como refugio o lugar de reproducción (Díaz 2009). De manera complementaria, la adecuación de estas zonas de refugio y reproducción puede depender de la presencia próxima de dehesas, como se ha demostrado, por ejemplo, para el caso del buitre negro *Aegypius monachus* (Carrete y Donazar 2005).

## Diversidad, distribución del arbolado y regeneración natural

A pesar de los altos niveles de diversidad biológica y de aparente naturalidad que mantienen, las dehesas son sistemas poco o nada sostenibles (Díaz et al. 1997; Díaz 2009; Moreno y Pulido 2009; Díaz et al. 2013). A no ser que se abandonen, temporal o definitivamente, las dehesas se transforman en pastizales desarbolados al cabo de unos cientos de años porque la ausencia crónica de regeneración del arbolado no compensa la mortalidad de los individuos que se dejaron en pie al aclarar la mancha de bosque (o monte) del que procede la dehesa (Pulido et al. 2010; 2013). El único trabajo que ha comparado el ciclo de regeneración completo en zonas adeshadas y no adeshadas próximas (Pulido y Díaz

2005) mostró que el ciclo no se interrumpe en las zonas no adeshadas pero sí en las adeshadas, concretamente en las transiciones relacionadas con la dispersión de bellotas desde la planta madre hacia matorrales facilitados del reclutamiento. Dentro de las dehesas, la intensidad de estos 'cuellos de botella' varían según el año, la exclusión de ganado y el tipo de manejo del suelo (cultivo de cereal, pastoreo intensivo, o matorralización), de manera que podía darse reclutamiento en cultivos de cereal excluidos del ganado y en zonas matorralizadas (Pulido et al. 2010). Los procesos implicados tienen que ver con la protección de las plántulas de la sequía y el ganado en los primeros años críticos para el reclutamiento. Sin embargo, estos trabajos no abordan otros procesos implicados en el ciclo de regeneración tales como los efectos del adeshamiento sobre la polinización, caída prematura de frutos, o dispersión de bellotas en comparación con la situación previa no adeshada.

## Efectos del adeshamiento en las fases del ciclo de regeneración

Con base en estas ideas, a partir de 2002 hemos ido estableciendo en el Parque Nacional de Cabañeros una infraestructura básica dirigida a analizar el modo en que el adeshamiento, esto es, la distribución regular de los árboles en una matriz de pastizal, afecta a las fases sucesivas del ciclo de regeneración de las encinas (Figs. 1 y 2). En otro artículo de este monográfico abordamos los efectos, en gran medida equivalentes, de la fragmentación de los bosques de encinas de llanura por la expansión del cultivo cerealista de secano en la mesetas sobre algunos de estos procesos (Valladares et al. 2014). La zona de estudio fue adeshada a finales de los años 50, sin haber sido apenas usada con anterioridad debido a que perteneció al Arzobispado de Toledo hasta finales del siglo XIX, explotándose para la obtención de leña y carbón vegetal sin mantener población local. Después fue adquirida por propietarios absentistas, y finalmente se convirtió en Parque, primero Natural y luego Nacional, tras un episodio breve de uso ganadero y cinegético (Vaquero 2000). Estos hechos permiten considerarla como un experimento de adeshamiento a gran escala y a largo plazo (Díaz et al. 2011). En la zona contamos con 145 árboles provistos de trampas de semillas cuyas cosechas se llevan midiendo desde 2002, ubicados en zonas de dehesa y de bosque próximas, y dentro y fuera de exclusiones de ungulados (Díaz et al. 2011; Fig. 2).

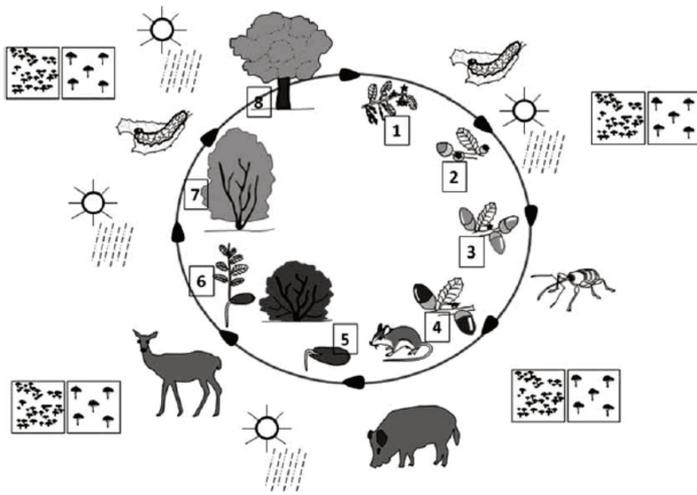
## Aislamiento y fecundidad

### Herbivoría por larvas de lepidópteros

El consumo de hojas del año por larvas de lepidópteros puede en principio disminuir la fecundidad, al disminuir la producción de recursos disponibles para la reproducción o al afectar a los compromisos crecimiento-reproducción de la planta (Pulido et al. 2014). No obstante, demostramos experimentalmente que la eliminación de herbívoros produce efectos débiles, retrasados en el tiempo y mediados incluso por mecanismos de compensación a corto plazo a escala de brote y de árbol sobre la fecundidad (producción de flores y frutos), y que estos efectos no varían entre bosque y dehesa (Díaz et al. 2003; 2004). La falta aparente de efectos del adeshamiento, los efectos pequeños de estos herbívoros en circunstancias normales, y limitaciones logísticas debidas a escasez de financiación hicieron que no se incorporara el análisis de los efectos de los lepidópteros folívoros sobre la fecundidad al diseño del experimento (Díaz et al. 2011).

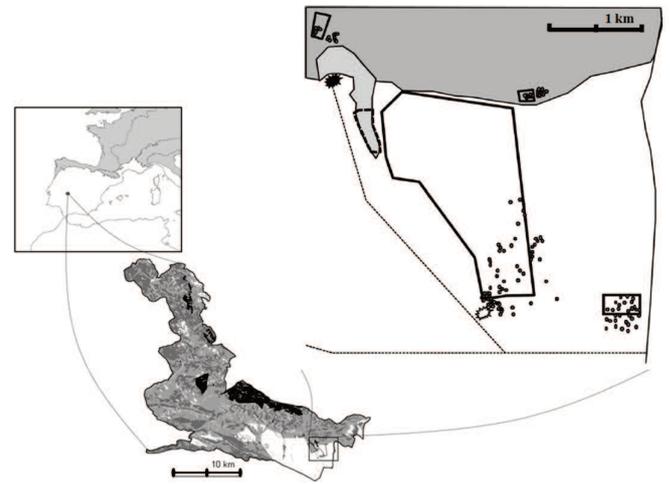
### Polinización y aborto

Los árboles provistos de trampas de semillas se geo-referenciaron a escala submétrica, y la cobertura de copas de encinas en torno a ellos se incorporó como una capa de un sistema de información geográfica digitalizada a partir de fotografías aéreas a escala 1:5000. El grado de aislamiento de cada árbol se estimó como



**Figura 1.** Fases del ciclo reproductivo de la encina (1: floración; 2: fertilización; 3: crecimiento/caída prematura de los frutos; 4: maduración; 5: dispersión; 6: emergencia; 7: establecimiento de plántulas; y 8: establecimiento de brinzales) y factores que influyen en las pérdidas de potencial reproductivo en cada fase. Los organismos mutualistas (dispersores, representados por un ratón, y matorrales facilitadores) se muestran en la parte interior del círculo, mientras que los organismos antagonistas (orugas de lepidópteros, insectos perforadores de los frutos en crecimiento y ungulados y aves herbívoros y granívoros), se muestran en la parte exterior. Los factores abióticos (temperatura y humedad) y la configuración espacial de las poblaciones de árboles (agregada en una matriz de matorral vs. adhesada) se muestran también en el exterior (según Pulido y Díaz 2005 y Díaz et al. 2011; dibujos de F. Pulido y M. Díaz).

**Figure 1.** Reproductive cycle of an oak (1: flowering; 2: fertilization; 3: growth/abortion of fruits, 4: fruit ripening; 5: dispersal; 6: seedling emergence; 7: seedling establishment, and 8: genet establishment) and factors affecting losses of reproductive potential in each stage. Mutualists are shown inside the circle (dispersers, represented by a mouse, and nurse shrubs), while antagonistic organisms (Lepidoptera caterpillars, borers of growing fruits, ungulates and seed-eating birds) are shown outside. Abiotic factors (temperature and humidity) and the spatial configuration of tree populations (clumped on a shrubby matrix vs. scattered on grassland) are also shown outside. (after Pulido and Díaz 2005 and Díaz et al. 2011; drawings by F. Pulido and M. Díaz).



**Figura 2.** Mapa de la zona de estudio de Anchurones mostrando las exclusiones de ungulados disponibles (líneas gruesas) y los árboles provistos de trampas de semillas (puntos). Gris oscuro: matorral con bosques de encinas; gris claro: pinares de piño piñonero; blanco: encinar adhesada. Las estrellas indican edificaciones, la línea fina de la derecha el límite oriental del Parque Nacional de Cabañeros y las líneas punteadas los caminos principales. Se muestra también la localización de la zona de estudio en un mapa del Parque Nacional con sus tipos principales de vegetación (negro: pinares; gris oscuro: bosques de quercíneas; gris claro: matorrales, blanco: pastizales y dehesas), y la localización del Parque en la región mediterránea de la península Ibérica (blanco). Según Díaz et al. (2011).

**Figure 2.** Map of the Anchurones study area showing the ungulate exclusions (thick lines) and the oak trees provided with seed traps (dots). Dark grey: shrubs and oak forests; light grey: stone pine forest, white: open oak woodland. Stars indicate houses, the thin line on the left indicates the eastern border of the National Park of Cabañeros and the pointed lines show the main unpaved roads. The location of the study area into a map of the National Park with its main vegetation types in Cabañeros (black: pine afforestation; dark grey: oak forest; grey: scrubland; white: grassland and open oak woodland) is also shown, as well as the location of the Park within the Mediterranean region (white) of the Iberian peninsula (after Díaz et al. (2011)).

**Tabla 1.** Resultados de los ajustes a modelos mixtos generalizados (GLMMs) para analizar el efecto del hábitat (dehesa o bosque), el aislamiento de los árboles, y su interacción (factores fijos) sobre los procesos predispersivos principales del ciclo de regeneración de la encina. Se incorporaron como factores aleatorios el árbol y el año de estudio. La función de enlace fue logarítmica en todos los casos, mientras que la distribución de los errores se ajustó a una función Gamma para todas las variables que fueron tasas y a una Poisson en el caso del tamaño de la cosecha, que fue un conteo por unidad de superficie. Se muestra la dirección del efecto bajo los valores de los estadísticos.

**Table 1.** Results of the fit of Generalized Mixed Models (GLMMs) carried out to analyse the effects of habitat type (dehesa vs. forest), tree isolation and its interaction (fixed factors) on the main predispersal stages of the regeneration cycle of oaks. Random factors were tree identity and year. Link functions were always logarithmic, and error distributions were fitted to a Gamma distribution for all rate variables and to a Poisson for crop sizes, that were counts. The direction of effects is shown below the values of the statistics in each case.

FASE DEL CICLO	HABITAT			AISLAMIENTO			HABITAT x AISLAMIENTO		
	F	g.l.	p	F	g.l.	p	F	g.l.	p
FALLO EN LA POLINIZACIÓN	1.92	1.722	0.167	2.31	1.722	0.129	0.86	1.722	0,355
	DEHESA = BOSQUE			SIN EFECTO			SIN EFECTO		
ABSORCIÓN	<b>4.28</b>	<b>1.777</b>	<b>0.039</b>	0.19	1.777	0.660	<b>6.23</b>	<b>1.777</b>	<b>0.013</b>
	<b>DEHESA &lt; BOSQUE</b>			SIN EFECTO			<b>DISMINUYE CON EL AISLAMIENTO EN EL BOSQUE</b>		
TAMAÑO DE LA COSECHA	<b>11.44</b>	<b>1.113</b>	<b>0.001</b>	<b>1.2x10<sup>7</sup></b>	<b>1.113</b>	<b>0.000</b>	<b>1.2x10<sup>7</sup></b>	<b>1.113</b>	<b>0.000</b>
	<b>DEHESA &gt;&gt; BOSQUE</b>			<b>AUMENTA MUCHO CON EL AISLAMIENTO</b>			<b>AUMENTA CON EL AISLAMIENTO EN LA DEHESA</b>		
DEPREDACIÓN PREDISERSIVA <i>Curculio elephas</i>	0.5	1.739	0.479	0.37	1.739	0.544	0.16	1.739	0.690
	DEHESA = BOSQUE			SIN EFECTO			SIN EFECTO		
DEPREDACIÓN PREDISERSIVA <i>Cydia Flagiglandana</i>	<b>25.74</b>	<b>1.624</b>	<b>0.000</b>	<b>8.78</b>	<b>1.624</b>	<b>0.003</b>	0.53	1.624	0.467
	<b>DEHESA &lt; BOSQUE</b>			<b>AUMENTA CON EL AISLAMIENTO</b>			SIN EFECTO		

la cobertura de encinas en un radio de 50 m en torno al árbol, menos la cobertura del propio árbol. Los efectos del aislamiento, del tipo de hábitat y/o de su interacción sobre los distintos procesos predisersivos del ciclo (fallo de la polinización, caída prematura de frutos abortados, depredación predisersiva por insectos perforadores, número final de bellotas y tamaño de las mismas) se analizaron mediante modelos mixtos generalizados considerando estos factores como fijos e incluyendo además árbol y año como factores aleatorios en modelos mixtos generalizados (GLMMs). Presentamos los resultados preliminares de los análisis (**Tabla 1**), sin considerar en detalle los efectos de los factores aleatorios, que fueron siempre significativos.

Las tasas de fallo en la polinización, medidas como las proporciones de flores no fecundadas con respecto al total de propágulos recogidos en las trampas de semillas (Díaz et al. 2010; 2011), no variaron ni entre tipos de hábitat ni con el grado de aislamiento. Dado que la encina es una especie autoincompatible, este resultado sugiere que la disponibilidad de polen no es en general limitante ni siquiera para los árboles más aislados. Las tasas de aborto (proporciones de frutos abortados con respecto al total de propágulos) sí se vieron afectadas por el adehesamiento, de manera que fueron menores en las dehesas y disminuyeron con el aislamiento sólo en el bosque. Estos resultados son consistentes con los efectos de la disponibilidad de agua, especialmente en verano, en las tasas de aborto (Espelta et al. 2008; Carevic et al. 2010; Pérez-Ramos et al. 2010). La disponibilidad aumentaría con la disminución de la competencia debida al adehesamiento (Cubera y Moreno 2007; Moreno y Cubera 2008) y al aislamiento de los árboles en el bosque. Sin embargo, la tasa de aborto no sería el único determinante del tamaño de las cosechas, como encontraron Espelta et al. (2008) en bosques densos costeros de *Quercus ilex ilex*, pues el aislamiento, que no afecta las tasas de aborto en la dehesa, sí que aumenta, y mucho, los tamaños de cosecha (**Tabla 1**). De este modo, el adehesamiento no sólo disminuye las tasas de aborto, sino que aumenta el esfuerzo reproductor de los árboles más aislados. Un resultado similar parece ocurrir en los árboles que quedan en los fragmentos pequeños de las mesetas, y en los bordes de los fragmentos grandes, en comparación con el interior de estos fragmentos (Valladares et al. 2014).

#### Variaciones temporales en la cosecha de semillas: vecería, tamaño y número de bellotas

Aunque el adehesamiento aumenta el tamaño de las cosechas, no produce efectos significativos sobre el tamaño de las semillas (Koenig et al. 2013; véase, sin embargo, Rivest et al. 2011, aunque el diseño de este trabajo no permite discernir si el cambio observado en el tamaño medio de las bellotas es debido a cambios en las bellotas individuales o a cambios en la proporción relativa de bellotas que llegan a término según su tamaño inicial). De modo similar, en las dehesas las cosechas son menos variables entre años, y más predecibles, que en los bosques, aunque estas diferencias en el comportamiento vecero no se manifiestan en el grado de sincronía de las poblaciones de árboles (Koenig et al. 2013) ni en los efectos interanuales mediados por compromisos crecimiento-reproducción (Koenig et al. 2013, Beamonte y Díaz 2013).

#### Aislamiento y depredación

El aislamiento de los árboles en una matriz de pastizal puede afectar, por un lado, a su accesibilidad por parte de depredadores de semillas de movilidad reducida, como son los insectos perforadores o los roedores, pero pueden también aumentar su uso por parte de organismos más móviles, como los ungulados, al representar fuentes claras de alimento de alta calidad, las bellotas. Se espera por tanto que las tasas de infestación y de depredación postdispersiva dependan tanto del aislamiento como de la movilidad del depredador.

#### Depredación predisersiva (infestación por insectos)

Los resultados obtenidos muestran que los depredadores predisersivos de baja movilidad, los gorgojos de la especie *Curculio elephas* (Bonald et al. 2007), muestran tasas de infestación independientes de la distribución espacial de los árboles, mientras que los más móviles, las mariposas de la especie *Cydia fagiglandana*, tienden a seleccionar los árboles más aislados, por un lado, y las zonas de bosque frente a las adehesadas, por otro. Los resultados para *Cydia*, una especie muy móvil, son contrarios a lo esperado, aunque podrían ser debidos a la selección de árboles aislados con mayores cosechas y por tanto con más bellotas libres de infestación por *Curculio* en términos absolutos, como se ha encontrado en un trabajo preliminar (Fernández 2009). En todo caso, es probable que las poblaciones, tanto locales como regionales, de ambos insectos dependan de efectos inmediatos y retrasados tanto de las cosechas como de otros depredadores de las bellotas (Fernández 2009; Pérez-Izquierdo y Pulido 2013), que deben ser incorporados al análisis de las relaciones entre aislamiento y pérdidas predisersivas.

#### Depredación postdispersiva

La mayoría de los trabajos disponibles muestran que la depredación de bellotas situadas en el suelo bajo los árboles, tras la dispersión gravitatoria primaria, es prácticamente total, excepto en años muy excepcionales en que las altas cosechas pueden saciar a los ungulados y roedores (Pulido et al. 2010; Díaz et al. 2011). Estos efectos parecen ser en general independientes de la distribución espacial de los árboles, aunque algunos resultados preliminares (Fernández y Díaz, datos sin publicar) indican menores tasas de depredación postdispersiva de bellotas en superficie al aumentar el aislamiento de los árboles. Tras la dispersión secundaria por roedores y arrendajos, que entierran las semillas a distancias variables de los árboles, las tasas de depredación son muy inferiores (menos de la mitad) y en general independientes de la distancia a los árboles, tanto en bosques como en dehesas (Smit et al. 2009). Un trabajo reciente (Muñoz y Bonald 2011) sugiere que la depredación postdispersiva sería menor lejos de las copas del los árboles en dehesas por unas menores tasas de robo por roedores, pero estos resultados deben considerarse como preliminares pues difieren de los encontrados por Smit et al. (2009) en el mismo lugar, y parecen haberse obtenido al menos parcialmente dentro de exclusiones de ungulados.

#### Establecimiento según microhábitats

Numerosos trabajos han demostrado una ausencia generalizada de reclutamiento temprano de las encinas tanto bajo los árboles, donde las plántulas acaban siendo consumidas o pisoteadas por los ungulados, como en pastizales abiertos, donde muy raramente sobreviven a la sequía estival en sus primeros años de vida (Pulido y Díaz 2005; Pulido et al. 2010; Díaz et al. 2011). Se requieren por tanto matorrales nodriza o facilitadores para el reclutamiento efectivo (Ramírez y Díaz 2008). Bajo los matorrales, las tasas de robo de bellotas por roedores son mayores que en el pastizal abierto, pero estos efectos negativos son compensados por las mayores tasas de germinación, emergencia y supervivencia, que son debidas a efectos de sombra y de mejora del suelo pero no de protección contra herbívoros (Smit et al. 2008). Este efecto nodriza, sin embargo, no se produce con todas las especies de matorral, sino que tiende a ser positivo en grupos como las leguminosas pero negativo en otros, como las cistáceas (Gómez-Aparicio 2009, Rolo et al. 2013). Es necesario por tanto que las bellotas sean dispersadas a matorrales facilitadores para que se produzca el establecimiento (Pulido y Díaz 2005). El problema es que la gestión de las dehesas se basa en la eliminación y control del matorral (Díaz et al. 1997), de manera que su cobertura es típicamente muy baja. En Cabañeros, la cobertura de arbustos es del 1 % en promedio, más de 20 años después del abandono de los usos de la dehesa, en comparación con el 51 % de los bosques contiguos (Morán-López et al. 2014a, datos sin publicar).

## Aislamiento y dispersión

Para que la dispersión sea eficiente se debe movilizar un número suficiente de semillas, que además deben llegar a sitios adecuados para la germinación, emergencia y establecimiento de las plántulas (Schupp et al. 2010). El componente cuantitativo de la eficiencia depende de la abundancia de los dispersantes y de su comportamiento de búsqueda de alimento, mientras que el componente cualitativo depende de las decisiones que toman tras consumir o, en el caso de las encinas, manipular los frutos. Son cruciales tres decisiones: si el fruto se consume *in situ* o se lleva lejos de la planta madre, cómo de lejos, y en qué tipo de hábitat se esconde para su consumo posterior.

Las bellotas son dispersadas por dos grupos de animales: los roedores, representados en los sistemas mediterráneos por el ratón de campo *Apodemus sylvaticus* y el ratón moruno *Mus spretus*, y una especie de ave, el arrendajo euroasiático *Garrulus glandarius*. También se ha documentado recientemente la dispersión de bellotas de alcornoque por escarabajos del género *Thorectes* en bosques densos (Pérez-Ramos et al. 2013), pero en este momento se desconoce si estos escarabajos dispersan también bellotas de encina, y si lo hacen o no en medios adhesionados (Díaz y Pulido 2009). El adhesionamiento afecta, y mucho, a las abundancias de roedores y arrendajos, que son mucho menores (un orden de magnitud o menos) que en los bosques próximos (Muñoz et al. 2009; Díaz et al. 2011). Por el contrario, la reducción superficial y fragmentación de estos bosques sin adhesionarlos aumenta las densidades locales de roedores y favorece su reproducción invernal, a la vez que elimina por completo a los arrendajos excepto de los fragmentos mayores de la meseta norte (Valladares et al. 2014). En el caso de los roedores, los individuos que colonizan las dehesas están fuertemente ligados a la cobertura de los árboles, y entre éstos los de menor tamaño y mayor cobertura de rebrotes bajo las copas (Navarro-Castilla et al., datos sin publicar). La exclusión de ungulados aumenta las abundancias, aparentemente debido a efectos indirectos de los ungulados sobre la compactación del suelo (Muñoz et al. 2009), que parece dificultar la construcción y el mantenimiento de refugios subterráneos estables (Torre et al. 2007). La tasa de remoción de bellotas por roedores es del 45 % en promedio en los bosques del área de estudio, mientras que llega al 60-100 % en los árboles ocupados de la dehesa y es nula en los no ocupados (62.2 %), lo que da una tasas medias del 28 % (Muñoz y Bonal 2007; 2011; Díaz et al. 2011; Navarro-Castilla et al., datos sin publicar). En los arrendajos las tasas de visita y de remoción son un orden de magnitud menores en las dehesas, y nulas en los fragmentos (Valladares et al. 2014). En resumen, las menores abundancias no son compensadas por mayores tasas de remoción de bellotas en la dehesa, con lo que el componente cuantitativo de la eficiencia de la dispersión es mucho menor en las dehesas. Estas respuestas, numéricas y comportamentales, son consistentes con el mayor riesgo de depredación que sufren roedores y arrendajos en medios abiertos (Díaz et al. 2011; Morán-López et al., datos sin publicar; Navarro-Castilla et al., datos sin publicar). Algo similar ocurre con los roedores en los bosques fragmentados, en los que las tasas de dispersión disminuyen a lo largo de gradientes de fragmentación en función de los efectos de la fragmentación sobre la abundancia de roedores, la abundancia de bellotas y el riesgo de depredación (Morán-López et al., datos sin publicar, Valladares et al. 2014).

En cuanto al componente cualitativo, el adhesionamiento lo reduce prácticamente a cero, pues tanto arrendajos como roedores mueven las bellotas a distancias cortas de los árboles madre (casi todas bajo sus copas en el caso de los roedores, y a menos de 100 m en el caso de los arrendajos; Muñoz y Bonal 2011; Morán-López et al., datos sin publicar), y además las almacenan en su mayoría en microhábitats inadecuados para la germinación y establecimiento (bajo copas y en el pastizal abierto; Muñoz y Bonal 2011; Morán-López et al., datos sin publicar). Estos comportamientos contrastan con los exhibidos en los bosques próximos, donde las bellotas se almacenan a mayor distancia y bajo arbustos en

mucha mayor proporción (Muñoz y Bonal 2007). Estos cambios en el comportamiento parecen venir mediados por la disminución del riesgo de robo de almacenes en el caso de los roedores y el aumento del de depredación en el caso de los arrendajos. De nuevo, patrones similares se encuentran en los fragmentos forestales en relación con los bosques mayores: dispersión (por roedores) a distancias menores y hacia microhábitats menos favorables que en el interior de los bosques (Morán-López et al., datos sin publicar, Valladares et al. 2014). Así, la dispersión efectiva de semillas está seriamente comprometida en encinares fragmentados y adhesionados tanto por el bajo número de semillas dispersadas en comparación con los bosques como, sobre todo, por la baja efectividad de sus dispersores. La mayor importancia de la componente cualitativa con respecto a la cuantitativa en la efectividad del proceso de dispersión se ha demostrado en otros árboles mediterráneos de semilla grande (Fedriani y Delibes 2009; Pérez-Ramos et al. 2013).

## Síntesis

En términos generales, el adhesionamiento (y la fragmentación) favorecen las fases tempranas, predispersivas, del ciclo de modo moderado, pero colapsa la dispersión, aparentemente debido a que los riesgos en que incurren los dispersores disminuyen su abundancia y/o alteran su comportamiento, de manera que se anula la eficacia de la dispersión hacia sitios seguros (arbustos), necesarios para la emergencia y supervivencia de las plántulas (Tabla 2). Se produce por tanto un colapso del ciclo mediado por efectos paisajísticos en la abundancia y comportamiento de unas pocas especies de organismos clave, un ave, dos roedores y unos pocos matorrales. Estos hechos anulan los efectos positivos del adhesionamiento tanto sobre la diversidad biológica como sobre las fases iniciales del ciclo de regeneración, con lo que el sistema simplificado de pastizal arbolado carente de arbustos puede volverse insostenible a largo plazo a pesar de los valores, sociales y biológicos, que mantiene (Campos et al. 2013).

**Tabla 2.** Resumen de los efectos del adhesionamiento sobre los procesos demográficos sucesivos del ciclo de regeneración de las encinas en particular, y de los robles mediterráneos en general, y mecanismos implicados en estos efectos. (no): ausencia de efectos; (+) efectos positivos desde el punto de vista de la planta; (-) efectos negativos; (+/-) efectos variables según especies de insecto, árboles o años.

**Table 2.** Summary of the effects of tree scattering on the stages of the regeneration cycle of Holm oaks (and of most Mediterranean oaks probably). The processes underlying such effects are also indicated. (no): no effects; (+) positive effects from the plant's perspective; (-) negative effects; (+/-) variable effects according to insect species, trees, and years.

PROCESO DEMOGRÁFICO	EFEECTO DEL ADEHESAMIENTO	MECANISMO IMPLICADO
herbivoría por lepidópteros	(no)	compensación
polinización	(no)	dispersión del polen
caída prematura de frutos	(++)	competencia por el agua
tamaño de la cosecha	(+++)	competencia por recursos
tamaño de las bellotas	(no)	mantenimiento variabilidad
infestación por insectos	(+/-)	movilidad según especies
depredación postdispersiva	(+)	movilidad ungulados/roedores
dispersión: roedores	(--)	depredación/robo de almacenes
dispersión: arrendajos	(--)	riesgo de depredación
emergencia	(--)	sequía/herbivoría: arbustos
supervivencia temprana	(--)	sequía/herbivoría: arbustos

## Diversidad y sostenibilidad ecológica y económica de las dehesas

Los altos niveles de diversidad biológica mantenidos por las dehesas son debidos a la mezcla íntima de especies forestales, ecotónicas y de medios abiertos. No obstante, estos altos niveles de diversidad son productos colaterales de su manejo en lugar de las causas de su sostenibilidad aparente, aunque la diversidad biológica de las dehesas podría contribuir a su mantenimiento a largo plazo a través de los valores que actualmente otorga la sociedad a los sistemas de uso de la tierra que mantienen niveles altos de diversidad o de especies amenazadas (Campos et al. 2013). Es necesario tener en cuenta, sin embargo, que la mejora de la sostenibilidad económica de las dehesas a través de la subvención de medidas que favorezcan niveles localmente altos de diversidad o de especies amenazadas podrían comprometer su sostenibilidad ecológica, pues el reclutamiento de la especie clave del sistema, el arbolado disperso, depende críticamente de especies comunes ligadas a situaciones de relativamente baja diversidad (Fig. 3). La solución de esta paradoja depende del desarrollo de medidas a escala de paisaje, como las necesarias para el mantenimiento de otros sistemas manejados (Concepción et al. 2012). Estas medidas deberían subvencionar la rotación de áreas con alta diversidad pero nulo reclutamiento del arbolado (el pastizal sabanoide) con áreas de baja diversidad donde se produce el reclutamiento y se mantienen especies adicionales dependientes del matorral o de mezclas de hábitat a escala de paisaje (las dehesas matorralizadas; Díaz et al. 2013; Pulido et al. 2013). Este esquema de manejo, que es similar al que se deduce del desarrollo histórico de las dehesas (Alagona et al. 2013), sería preferible a los sistemas basados en la regeneración artificial o asistida, que anulan los procesos de selección natural de las nuevas generaciones de árboles y en general no restauran la estructura demográfica de sus poblaciones (Pulido et al. 2103). Además, este esquema puede ser viable económicamente en comparación con los sistemas basados en plantación y exclusión del pastoreo si se incorporan los valores económicos de los usos múltiples, comerciales y ambientales de los sistemas adehesados (Standiford et al. 2013).

En el momento actual existen datos preliminares sobre las escalas temporales de abandono de usos ganaderos necesarias para promover la regeneración del arbolado (del orden de 20-30 años; Ramírez y Díaz 2008), y algunas ideas sobre las escalas espaciales relevantes (en torno a 100 ha o al 10 % de fincas grandes—Moreno y Pulido 2009—, aunque seguramente deban ajustarse a las circunstancias locales de abundancia de ungulados silvestres o de conservación de especies de gran tamaño; Fig. 3). Sin embargo, se desconocen las causas de estos valores, y por tanto el modo en que seguramente variarán en el espacio, según el clima, los suelos o las comunidades locales de organismos clave, y en el tiempo, en función de los cambios que ya se están produciendo en el clima, los usos del suelo, o incluso las propias comunidades animales y vegetales por extinciones locales, expansiones naturales, o invasiones biológicas. Es por tanto urgente seguir documentando la variabilidad espacial de las interacciones entre las encinas, y los robles en general, con los organismos clave para su regeneración, analizando, mediante experimentos a gran escala, cómo y por qué estas interacciones dependen de la configuración espacial del arbolado. Igualmente, se requieren protocolos de seguimiento a largo plazo de estos experimentos, y en general de poblaciones testigo (Pulido y Díaz 2004; Díaz et al. 2011; Koenig et al. 2013), a fin tanto de documentar efectos temporales como de contrastar los resultados de los análisis basados en experimentos de corta duración. Por último, es necesario implementar medidas políticas y económicas basadas en estos resultados para asegurar la sostenibilidad ecológica y económica a largo plazo de los sistemas adehesados (Campos et al. 2013). Parece una larga y compleja lista de necesidades, pero los trabajos contenidos en este volumen monográfico demuestran que no sólo es posible alcanzarlas, sino que ya se están haciendo realidad. Afortunadamente, somos muchos y variados los investiga-

dores a los que nos fascinan las encinas y las redes de interacciones que se tejen a su alrededor, hasta el punto de incluirnos en estas redes mediante propuestas de manejo que contribuyan a mantenerlas.



**Figura 3.** La paradoja del valor de la diversidad biológica para el mantenimiento de la sostenibilidad de los sistemas adehesados. La sostenibilidad económica dependería de manejos que promueven mezclas de hábitats forestales y abiertos a escala fina, ya que estas mezclas maximizan tanto la productividad como la diversidad. La sostenibilidad ecológica, sin embargo, requiere la regeneración natural de las poblaciones de árboles, que depende de situaciones matorralizadas de baja diversidad y productividad. La solución de la paradoja es el desarrollo de sistemas de uso de la tierra que mantengan mezclas de hábitats a escalas mayores (finca y paisaje) mediante rotaciones de usos, incluido el abandono. Los valores óptimos de tiempos y extensiones de estas rotaciones, así como las bases biológicas de estos valores, están siendo obtenidos de manera rápida y eficaz por una comunidad de científicos interesados amplia y variada.

**Figure 3.** The paradox of the value of biological diversity for the long-term sustainability of dehesa systems. Local diversity and productivity, and hence economic sustainability, depends on management promoting close mixes of habitat types (forest and grassland). However, long term ecological sustainability requires oak regeneration, which depends on shrub encroachment reducing local diversity and productivity. The solution to the paradox is to develop land-use policies to maintain habitat mixes at larger scales (farm or region) through land-use rotations, including abandonment. Optimal values for the spatial and temporal scales for such rotations, as well as on the reasons for these values, are being obtained by a healthy scientific community.

## Agradecimientos

Ignacio Pérez-Ramos, Teodoro Marañón y Rafael Villar tuvieron la amabilidad (y la osadía) de invitarme a elaborar la ponencia para el XI Congreso de la AEET de la que se deriva este texto. Ignacio y dos revisores anónimos aportaron además importantes mejoras en el proceso de revisión. Muchas personas han contribuido desde 2002 al grupo de investigación, en especial Fernando Pulido, César Luis Alonso, Teresa Morán-López, Elena Beamonte, Miguel Fernández, David López, Alvaro Navarro-Castilla, Isabel Barja, Chris Smit, José Alberto Ramírez, Luis Arroyo, Alberto Muñoz, Raúl Bonal y decenas, si no cientos, de estudiantes de la UCLM y voluntarios del Programa de Parques Nacionales. Los gestores del Parque Nacional de Cabañeros y de la Red de Parques han apoyado en todo momento nuestras investigaciones. Este trabajo es una contribución a los proyectos QLK5-CT-2002-01495 y FP7-KBBE-2008-227161 (V y VII Programas Marco de la Unión Europea), 096/2002 y 003/2007 del Organismo Autónomo Parques Nacionales, ACORNSIZE (CGL2006-06647/BOS), MONTES (CSD2008-00040), RISKDISP (CGL2009-08430) y VULGLO (CGL2010-22180-C03-03), de los sucesivos Planes Nacionales de I+D+i, y, especialmente, ANASINQUE (PGC2010-RNM-5782), de la Junta de Andalucía, así como a la red temática GlobiMed ([www.globimed.net](http://www.globimed.net)).

## Referencias

- Alagona, P.S., Linares, A., Campos, P., Huntsinger, L. 2013. History and recent trends. En: Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L., Díaz, M., Starrs, P., Standiford, R.B., Montero, G. (eds.), *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*, pp. 25-58. Springer, New York. Estados Unidos.
- Aragón, G., López, R., Martínez, I. 2010. Effects of Mediterranean dehesa management on epiphytic lichens. *Science of the Total Environment* 409:116-122.
- Beamonte, E., Díaz, M. 2013. Environmental effects on the growth-reproduction trade-offs in a long-living tree: results from a long-term landscape experiment. En: *XI Congreso de la AEET, 6-10 mayo 2013, Pamplona*. AEET, Madrid. España. [http://www.aeet.org/LIBRO\\_DE\\_RESUMENES\\_DE\\_COMUNICACION\\_ES\\_243\\_p.htm](http://www.aeet.org/LIBRO_DE_RESUMENES_DE_COMUNICACION_ES_243_p.htm)
- Bonal, R., Muñoz, A., Díaz, M. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology* 21:367-380.
- Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L., Díaz, M., Starrs, P., Standiford, R.B., Montero, G. (eds.) 2013. *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*. Springer, New York. Estados Unidos.
- Carevic, F.S., Fernández, M., Alejano, R., Vázquez-Piqué, J., Tapias, R., Corral, E., Domingo, J. 2010. Plant water relations and edaphoclimatic conditions affecting acorn production in a holm oak (*Quercus ilex* L. ssp. *ballota*) open woodland. *Agroforestry Systems* 78:299-308.
- Carrete, M., Donázar, J.A. 2005. Application of central-place foraging theory shows the importance of mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biological Conservation* 126:582-590.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., Marshall, J.P., Tscharntke, T., Verhulst, J. 2012. Interactive effects of landscape context constrains the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology* 49:695-705.
- Cubera, E., Moreno, G. 2007. Effect of single *Quercus ilex* trees upon spatial and seasonal changes in soil water content in dehesas of Central Western Spain. *Annals of Forest Sciences* 64:355-364.
- Díaz, M. 2009. Biodiversity in the dehesa. En: Mosquera, M.R., Rigueiro, A. (eds.) *Agroforestry systems as a technique for sustainable land management*, pp. 209-225. Programme Azahar, AECID, Madrid. España.
- Díaz, M., Pulido, F.J. 2009. 6310. Dehesas perennifolias de *Quercus* spp. En: (Varios Autores). *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario presentes en España*, 69 pp. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. España.
- Díaz, M., Campos, P., Pulido, F.J. 1997. The Spanish dehesas: a diversity of land use and wildlife. En: Pain, D., Pienkowski, M. (eds.). *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its implications for bird conservation*, pp 178-209. Academic Press, London. Reino Unido.
- Díaz, M., Møller, A.P., Pulido, F.J. 2003. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia* 135:378-385.
- Díaz, M., Pulido, F.J., Møller, A.P. 2004. Herbivore effects on developmental stability and fecundity of *Quercus ilex*. *Oecologia* 139:224-234.
- Díaz, M., Campos, P., Pulido, F.J. 2009. Importancia de la caza en el desarrollo sustentable y en la conservación de la biodiversidad. En: Sáez de Buruaga, M., Carranza, J. (coords.). *Gestión Cinegética en Ecosistemas Mediterráneos*, pp. 21-33. Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Sevilla. España.
- Díaz, M., Fernández, M., Beamonte, E., Alonso, C.L. 2010. *Protocolo de toma de datos de cosecha de bellotas y pérdidas predispersivas*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid. España. [www.researchgate.net/publication/235432918\\_Daz\\_et\\_al\\_Protocolo\\_Cosechas\\_Tasas\\_Quercus?ev=prf\\_pub](http://www.researchgate.net/publication/235432918_Daz_et_al_Protocolo_Cosechas_Tasas_Quercus?ev=prf_pub)
- Díaz, M., Alonso, C.L., Beamonte, E., Fernández, M., Smit, C. 2011. Desarrollo de un protocolo de seguimiento a largo plazo de los organismos clave para el funcionamiento de los bosques mediterráneos. En: Ramírez, L., Asensio, B. (eds.). *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2007-2010*, pp. 47-75. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid. España [http://www.magnum.gob.es/es/parques-nacionales-oapn/publicaciones/03\\_INVESTIGACION\\_OK\\_tcm7-180265.pdf](http://www.magnum.gob.es/es/parques-nacionales-oapn/publicaciones/03_INVESTIGACION_OK_tcm7-180265.pdf)
- Díaz, M., Tietje, W., Barret, R. 2013. Effects of management on biological diversity and endangered species. En: Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L., Díaz, M., Starrs, P., Standiford, R.B., Montero, G. (eds.) *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*, pp. 213-243. Springer, New York. Estados Unidos.
- Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B., Retana, J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology* 89:805-817.
- Fedriani, J.M., Delibes, M. 2009. Seed dispersal in the Iberian pear, *Pyrus bourgaeana*: a role for infrequent mutualists. *EcoScience* 16:311-321.
- Fernández, M. 2009. *Tasas de infestación de bellotas de encina por insectos perforadores: efectos de la movilidad, el tamaño de la cosecha y el asilamiento de los árboles*. Proyecto Fin de Carrera, Facultad de Ciencias del Medio Ambiente, Universidad de Castilla-La Mancha.
- Gómez-Aparicio, L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97:1202-1214.
- Koenig, W.D., Díaz, M., Pulido, F., Alejano, R., Beamonte, E., Knops, J.M.H. 2013. Acorn production patterns. En: Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L., Díaz, M., Starrs, P., Standiford, R.B., Montero, G. (eds.) *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*, pp. 181-209. Springer, New York. Estados Unidos.
- Moreno, G., Bartolome, J.W., Gea-Izquierdo, G., Cañellas, I. 2013. Overstory-Understory Relationships. En: Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L., Díaz, M., Starrs, P., Standiford, R.B., Montero, G. (eds.) *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*, pp. 145-179. Springer, New York. Estados Unidos.
- Moreno G., Cubera E. 2008. Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex*. *Forest Ecology and Management* 254:74-84.
- Moreno, G., Pulido, F.J. 2009. The functioning, management and persistence of dehesas. En: Rigueiro, A., Mosquera, M.R., McAdams, J. (eds.). *Agroforestry in Europe: current status and future prospects*, pp 127-160. Springer Science, Berlin. Alemania.
- Muñoz, A., Bonal, R. 2007. Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos* 116:1631-1638.
- Muñoz, A., Bonal, R. 2011. Linking seed dispersal to cache protection strategies. *Journal of Ecology* 99:1016-1025.
- Muñoz, A., Bonal, R., Díaz, M. 2009. Ungulates, rodents, shrubs: Interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology* 10:151-160.
- Pérez-Izquierdo, L., Pulido, F.J. 2013. Spatiotemporal variation in acorn production and damage in a Spanish holm oak (*Quercus ilex*) dehesa. *Forest Systems* 22:106-113.
- Pérez-Ramos, I.M., Ourcival, J.M., Limousin, J.M., Rambal, S. 2010. Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology* 91:3057-3068.
- Pérez-Ramos, I.M., Verdú, J.R., Numa, C., Marañón, T., Lobo, J.M. 2013. The comparative effectiveness of rodents and dung beetles as local seed dispersers in Mediterranean oak forests. *PLoS ONE* 8:e77197.
- Pulido, F.J., Díaz, M. 2004. *Estudio de la vecería en la producción de bellotas en encinares ibéricos*. Red temática GLOBIMED. España. <http://www.globimed.net/investigacion/Vecería01.htm>
- Pulido, F.J., Díaz, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *EcoScience* 12:92-102.
- Pulido, F.J., García, E., Obrador, J.J., Moreno, G. 2010. Multiple pathways for tree regeneration in anthropogenic savannas: incorporating biotic and abiotic drivers into management schemes. *Journal of Applied Ecology* 47:1272-1281.
- Pulido, F.J., McCreary, D., Cañellas, I., McClaran, M., Plieninger, T. 2013. Oak regeneration: Ecological dynamics and restoration techniques. En: Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L., Díaz, M., Starrs, P., Standiford, R.B., Montero, G. (eds.) *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*, pp. 123-144. Springer, New York. Estados Unidos.

- Pulido, F.J., Moreno, G., García, E., Obrador, J.J., Bonal, R., Díaz, M. 2014. Resource manipulation reveals flexible allocation rules to growth and reproduction in a Mediterranean evergreen oak. *Journal of Plant Ecology* 7:77-85.
- Ramírez, J.A., Díaz, M. 2008. The role of temporal shrub encroachment for the maintenance of Spanish holm oak *Quercus ilex* dehesas. *Forest Ecology and Management* 255:1976-1983.
- Rivest, D., Rolo, V., López-Díaz, L., Moreno, G. 2011. Shrub encroachment in Mediterranean silvopastoral systems: *Retama sphaerocarpa* and *Cistus ladanifer* induce contrasting effects on pasture and *Quercus ilex* production. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 141: 447– 454.
- Rolo, V., Plieninger, T., Moreno, G. 2013. Facilitation of holm oak recruitment through two contrasted shrubs species in Mediterranean grazed woodlands: Patterns and processes. *Journal of Vegetation Science* 24:344-355.
- Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.
- Smit, C., den Ouden, J., Díaz, M. 2008. Facilitation of Holm oak recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 19:193-200.
- Smit, C., Díaz, M., Jansen, P. 2009. Establishment limitation of holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) in a Mediterranean savanna – forest ecosystem. *Annals of Forest Sciences* 66:511-517.
- Standiford, R.B., Ovando, P., Campos, P., Montero, G. 2013. Models of oak woodland silvopastoral management. En: Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo, J.L., Díaz, M., Starrs, P., Standiford, R.B., Montero, G. (eds.) *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes: Dehesas of Spain and Ranchlands of California*, pp. 181-209. Springer, New York. Estados Unidos.
- Torre, I., Díaz, M., Martínez, J., Bonal, R., Viñuela, J., Fargallo, J.A. 2007. Cattle grazing, raptor abundance and small mammal communities in Mediterranean grasslands. *Basic and Applied Ecology* 8:565-575.
- Valladares, F., Flores-Rentería, D., Forner, A., Morán-López, T., Díaz, M. 2014. Influencia de la fragmentación y el clima en procesos clave para la regeneración del encinar. *Ecosistemas* 23(2):37-47. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.06
- Vaquero, J. 2000. Flora vascular y vegetación. En: Canseco, G. (ed). *Parque Nacional de Cabañeros*, pp 90-149. Esfagnos, Talavera de la Reina. España.