

LA DEHESA SALMANTINA. ASPECTOS ECOLÓGICOS

ÁNGEL PUERTO MARTÍN

RESUMEN.- En los últimos tiempos, se ha pasado de presentar a la dehesa como una explotación agropecuaria latifundista, con todas sus consecuencias peyorativas, a hacer la apología de sus virtudes. En esta reconciliación social, con olvido de antiguos pecados, pesa mucho el equilibrio obtenido entre explotación y conservación del ambiente. Sin caer en la tentación de olvidar el pasado, porque la memoria preserva de nuevas injusticias, aquí se intentará poner de manifiesto los aspectos más importantes de la ecología de los sistemas de dehesa en sus múltiples facetas. Al fin y al cabo se trata de un legado cultural y, si es posible proporcionar una visión aséptica, que evite profundizar en las heridas sobre el modo en que dicho legado ha llegado hasta nuestros días, nos creemos en la obligación de intentarlo, aunque esto no sea sino contemplar el panorama general bajo el prisma deformador de los aspectos estrictamente científicos.

SUMMARY.- Recently, attempts have been made to change the view of the dehesa as a latifundium-type farming enterprise, with all the negative connotations of this, to highlighting its virtues. In this reconciliation, in which the socially negative aspects are forgotten, the balance obtained between environmental exploitation and conservation is very important. However, without forgetting the past because memory should avoid new injustices, here we aim at underscoring the most important aspects of dehesa ecosystems in their multiple aspects. In the long run, dehesas are part of Spanish national heritage and if it is possible to offer an aseptic view that avoids the temptation of investigating the socially dubious way in which they first appeared, this should indeed be done even though our attempts can only offer a general view based on the study of strictly scientific aspects.

PALABRAS CLAVE: Dehesa / Estructura / Función / Salamanca.

1. PANORÁMICA GENERAL

Cuando se habla de pastos, normalmente se quiere hacer referencia a ecosistemas cuyo constituyente vegetal básico son las especies herbáceas. A pequeña escala los pastos pueden clasificarse de forma bastante simple atendiendo a su composición botánica. Pero a nivel mundial existen amplias superficies como la Estepa rusa, la Sabana africana, la Pradera norteamericana o la Pampa argentina, florísticamente tan diferentes que sería trivial distinguirlas por las especies que las componen (Milchunas *et al.*, 1988). En este caso, las condiciones climáticas y edáficas, a las que se une el grado de intervención humana, resultan más adecuadas como criterios a tener en cuenta.

Entre los diferentes tipos de pastos que pueden establecerse de esta manera, se encuentran los pastizales seminaturales, cuyo papel debemos destacar, ya que han constituido y constituyen un importante recurso económico para la Península Ibérica (Llorente, 1993). Con el nombre de dehesas, en España, y de montados, en Portugal, ocupan amplias áreas de suelos pobres en el centro, oeste y suroeste del contexto peninsular. En la actualidad, son una fuente importante para la producción ganadera extensiva, muchas veces con razas autóctonas rústicas y poco productivas, lo que queda compensado por la buena calidad de su carne. Además, estos pastizales cumplen otras funciones, entre las que se han destacado la regulación del equilibrio hidrológico, la prevención de incendios y la protección del suelo frente a la erosión (Gómez, 1992).

2. FORMACIÓN Y MANTENIMIENTO

En realidad, los pastos seminaturales de dehesa suponen un proceso secular mediante el cual se mantiene zonas deforestadas en regiones de clima forestal. La eliminación de árboles y matorral mediante la tala e incendios controlados, unida al ramoneo ocasional con cabras, permitió en el pasado abrir claros en el bosque y, con ello, el desarrollo de los pastos característicos de dehesa, que pasaron a ser consumidos principalmente por ganado vacuno, ovino, porcino y caballar. Con mucha frecuencia se ha practicado también la roturación itinerante del terreno, siguiendo ciclos largos, tanto para conseguir cultivos forrajeros que permitieran la autosuficiencia del sistema, cubriendo los baches anuales de la producción, como para controlar la invasión del matorral. Hay que tener en cuenta que talas, siegas, pastoreos, incendios y roturaciones evitan la tendencia natural del ecosistema hacia la recuperación del bosque primitivo mediante la sucesión ecológica (Puerto *et al.*, 1981a). Cuando la presión ejercida por el ganado es lo suficientemente alta, dicha recuperación queda frenada por el propio pastoreo. Pero en la actualidad, debido a que se apuesta muchas veces a la baja en cuanto a carga ganadera para prevenir los años de sequía, a que los herbívoros domésticos de las dehesas se han simplificado

enormemente para facilitar la gestión, y a la pérdida de rusticidad del ganado motivada por los cruces industriales (sementales charolais, limousines), es cada vez más frecuente el embastecimiento del pasto y la aparición de pequeñas leñosas que van ganando terreno si no son frenadas por otros procedimientos (Gómez, 1992). Más grave es que, en los últimos años, la ganadería basada en el consumo de pastos haya experimentado una notable regresión, debido fundamentalmente a la estabulación del ganado y a su alimentación con piensos, lo que crea dependencia del forraje exógeno al sistema. Este hecho acarrea gastos económicos, pero sobre todo plantea importantes problemas de gestión y conservación de los recursos renovables (Aarsen y Epp, 1990). De aquí que el conocimiento detallado de los mecanismos que intervienen en la organización de estos sistemas, así como de su respuesta a las distintas perturbaciones, sean las bases de una política de utilización racional de nuestros recursos.

Para el mantenimiento de los espacios adehesados, una cabaña diversificada puede resultar decisiva. Cada tipo de ganado tiene un comportamiento gregario diferente y una forma muy distinta de actuación sobre los recursos, por lo que disponer en cada caso de los animales adecuados supone mejorar el aprovechamiento del pasto y aumentar su calidad (McNaughton, 1984). El hecho de que se haya producido la simplificación mencionada, aparte de mejorar la gestión, radica en disminuir los gastos, ya que en explotaciones de tamaño pequeño o mediano resulta escasamente rentable mantener rebaños reducidos de distintos animales, porque la atención requerida es prácticamente la misma que si esos rebaños fueran grandes. A ello se une la estacionalidad entre algún tipo de ganado y un recurso de la dehesa, como ocurre con los cerdos y la montanera, ya que fuera del otoño llega a resultar embarazoso mantener el ganado porcino. También se encuentra que determinado ganado tiene épocas de aprovechamiento más limitadas, como sería mantener un rebaño de cabras cuando sólo es preciso para controlar el matorral cada cierto número de años.

Con todo, es evidente que las especies leñosas desempeñan funciones fundamentales en la dehesa, aparte de que esta modalidad de formación vegetal está fisonómicamente ligada a las mismas (Fuentes, 1994), siendo prácticamente imposible admitir un paisaje adehesado que no cuente con un dosel abierto de quercíneas. Las principales especies son la encina y el alcornoque, y en menor proporción el roble melojo y el quejigo, dependiendo de las características climáticas del área en cuestión. Las densidades por hectárea que suelen darse varían mucho, apuntándose sobre 40-50 árboles en lo que a veces se denomina monte hueco y unos 20-25 en los llamados oquedales, si bien la terminología local es muy dispar. No obstante, estas cifras tienen más de orientativo que de real, ya que el arbolado se suele conservar tradicionalmente con altas densidades en las localizaciones altas, disminuyendo paulatinamente, hasta llegar incluso a desaparecer, en las bajas, donde, no obstante, ocasionalmente se conservan fresnedas si el nivel de la capa freática lo permite. Algo parecido ocurre con el matorral, que tiende a persistir en enclaves

elevados, lomas y crestas, pedregales y donde la pendiente del terreno se vuelve más acusada. De esta manera, la dehesa cuenta con un sistema protector que mitiga las pérdidas materiales ladera abajo, ya que árboles y matorrales se conservan con mayor abundancia donde su efecto resulta particularmente útil (Montoya, 1982), dejándose más claros para el ganado a medida que las estructuras leñosas van perdiendo importancia.

3. EL SISTEMA DE LADERA

La contraposición mencionada entre partes elevadas y bajas ha hecho posible sintetizar gran parte de la estructura y función de la dehesa en un sistema de estudio aparentemente sencillo, la ladera, que implica una interconexión entre enclaves ecológicos cuya diferencia de usos supone un conocimiento empírico tradicional (Gómez *et al.*, 1978). La ladera se presenta como una estructura geomorfológica vectorial, lo que significa que las variaciones que se producen en ella tienen lugar de manera continua. De hecho, la vectorialidad en cuanto a suelos, vegetación y producción ha sido demostrada en múltiples ocasiones (Whittaker, 1967; Milchunas y Lauenroth, 1989), si bien algunos intentos de esquematización, por ejemplo considerando el tipo de planta (convexa, recta y cóncava) y el de perfil (igualmente convexo, recto y cóncavo), no han repercutido en aportaciones de interés, a pesar de la importancia que estas variables tienen en cuanto a la velocidad y dirección de los flujos de agua (Pineda, 1989). De lo que no cabe duda es que las posiciones topográficamente elevadas actúan como zonas de exportación de agua, minerales y materia orgánica (Casado *et al.*, 1987), de manera que el tiempo de residencia de estos elementos es mucho menor que en las zonas bajas (Bastardo *et al.*, 1985). En consecuencia, los suelos son oligotróficos, es decir, pobres en nutrientes, poco profundos e incluso con síntomas de erosión allí donde no se ha tomado la precaución de mantener una alta densidad de arbolado y de matorral.

El transporte ladera abajo de los materiales perdidos por las zonas altas termina en las bajas, cuya capacidad de retención es mucho mayor, en parte por su posición y en parte porque aumenta la potencia edáfica. De hecho, las localizaciones bajas se continúan en veguillas por las cuales circulan arroyos, por lo común temporales, en las que la composición botánica no difiere significativamente de las mencionadas zonas de acumulación. Cuando los suelos son muy frágiles, estas veguillas, fondos de vaguadas o depósitos aluviales pierden su carácter y son sustituidos por sustratos de arena suelta, prácticamente improductivos, como los "ríos de arena" que se han documentado para el área de El Pardo (Madrid) (Rivas *et al.*, 1981), aunque esto es poco corriente. Lo común es que las zonas bajas sean las más fértiles, con mayor humedad edáfica y riqueza en nutrientes. No hay que olvidar que el principal factor limitante de la producción en las dehesas es el agua (Sims y Singh, 1978) y, en este sentido, las zonas bajas actúan como receptoras de la esco-

rentía que se produce a lo largo de las laderas, al tiempo que el agua freática resulta de más fácil acceso para los sistemas radicales de las plantas (Tilman, 1988).

Si se interpreta el concepto de madurez como el grado de desarrollo que puede alcanzar un sistema, estas localizaciones bajas, de suelos eutróficos, pueden ser consideradas como más maduras que las altas, las cuales sufren un proceso continuo de rejuvenecimiento a causa de las pérdidas que experimentan (Gómez *et al.*, 1986). De hecho, se trata de un caso típico en el cual un sistema explota a otro (Huston, 1994); el sistema explotador, el que recibe materiales, gana en madurez, mientras que el sistema explotado, el que cede estos materiales, se ve relegado a permanecer en fases juveniles al quedar en gran parte anuladas sus posibilidades de evolución. Sin embargo, esto que es fácil de entender y constatar en ecosistemas no explotados, no es tan sencillo en los sometidos a explotación, particularmente cuando dicha explotación se basa en la ganadería extensiva (McNaughton, 1986). Así, se encuentra que, en las zonas bajas, la fertilidad del suelo y el pastoreo favorecen una mayor productividad, es decir, una relación más alta entre la producción y la biomasa mantenida (cociente P/B), lo que constituye una característica juvenil de los ecosistemas, ya que la tendencia hacia la madurez se caracteriza por un aumento de la biomasa estante, por ejemplo en forma de estructuras leñosas, y en consecuencia por la disminución del cociente citado (Puerto *et al.*, 1985). Este aspecto contradictorio, en el que se aprecia que, por una parte, las zonas bajas son más maduras que las altas y, por otra, que reúnen aspectos más juveniles, sobre todo si en las zonas altas hay matorral, sólo puede entenderse haciendo referencia a la explotación ganadera (Puerto y Rico, 1992).

La explotación ganadera, como toda forma de explotación, no persigue obtener altos valores de biomasa, sino de producción o, lo que es lo mismo, hacer mínimo el tiempo para obtener un rendimiento. Esto se ve de forma muy clara en los cultivos, donde todo lo que sea biomasa estante sobra (no se aprovecha y se pierde tiempo para que se acumule), y lo que interesa es lo que se produce en forma de cosecha en el menor tiempo posible. El empleo de fertilizantes y los sistemas de regadío van enfocados en este sentido y, de hecho, se puede permitir la analogía de que las partes bajas de las laderas, vegañas incluidas, utilizan fertilizantes y agua aunque no sean aplicados por el hombre. Como era de esperar, en una explotación extensiva los herbívoros domésticos tienden a concentrar el consumo hacia los lugares más productivos, por lo que las zonas bajas sufren una intensa presión, ya que producen mucho pero se ven pronto privadas de esta producción (Puerto *et al.*, 1990). Curiosamente, el hecho de que las especies de estas localizaciones tengan una tasa de renovación tan alta como para aguantar un consumo fuerte, viene potenciado por el mismo ganado que, con su pastoreo reiterado, selecciona las plantas capaces de renovarse con rapidez, con potencial para seguir creciendo aunque pierdan gran parte de su biomasa. En consecuencia, puede decirse que los pastos de dehesa son formados por el propio ganado, al establecerse un circuito recurrente positivo, en el sentido de que a más consumo mayor será la tasa de

renovación de las especies, y a mayor tasa de renovación de las especies más intenso será el consumo (Montserrat, 1980). Ahora bien, como se ha señalado, esto ocurre en algunas partes de la dehesa, en las que son capaces de responder a la regeneración del pasto porque cuentan con suficiente agua y nutrientes. Las circunstancias varían mucho para las especies de las zonas altas, en principio porque por su escasa producción y palatabilidad son menos atractivas para los grandes herbívoros, pero es que, aunque lo fueran, carecerían de medios para responder a un consumo acusado, dado que la oligotrofia del suelo les impide alcanzar la tasa de renovación necesaria (Rainer, 1990).

Aquí se aprecia de forma evidente el porqué de la contradicción mencionada entre caracteres maduros y juveniles en las zonas bajas. Las zonas altas quedan fuera de toda discusión, ya que producen poco y lo que producen lo pierden o, a lo más, llegan a invertir lo no perdido en estructuras leñosas (matorral). Las zonas bajas producen mucho y, en principio, tienen dos caminos a seguir. El primer camino, en ausencia de explotación, sería invertir, como las partes altas, en estructuras leñosas, con la ventaja de que las abundantes producciones supondrían una capitalización elevada siguiendo un proceso sucesional relativamente rápido hacia la recuperación del bosque (Puerto y Rico, 1986). De esta forma la dehesa desaparecería, ganándose en la conservación de ecosistemas forestales pero perdiendo el rendimiento, lo que supone el estado de máxima madurez y eficiencia natural, ya que lo que se produce en el ecosistema es consumido por el propio ecosistema, siendo el remanente prácticamente nulo. Resulta claro que esta vía, desde el punto de vista económico, no le interesa al hombre, cuyo objetivo está puesto en lo que puede extraer del sistema para colocarlo en el mercado. El segundo camino, que en definitiva es el que ha permitido el mantenimiento de las dehesas, es evitar que la producción se capitalice en el propio sistema, impidiendo que éste progrese hacia el bosque. La producción, en vez de invertirse en estructuras leñosas se invierte en carne, la cual va a ser extraída y apartada del sistema, favoreciendo que éste siga conservando las características juveniles que son importantes para una explotación continuada (Puerto *et al.*, 1985).

Por otra parte, la vectorialidad de las laderas en función de la gravedad cambia de sentido debido al comportamiento del ganado y de la fauna silvestre (Whittaker *et al.*, 1984). Los animales suelen buscar como zonas de descanso lugares bien venteados, en particular durante la primavera y el verano, al tiempo que los enclaves en los que abunda el matorral son preferidos para la nidificación de numerosas aves y como parideros de los herbívoros. Esto supone un transporte de "contracorriente" por el cual parte de los nutrientes pasa de las localizaciones bajas a las altas. Por supuesto, este transporte es mucho menos intenso que el marcado por la geomorfología, pero unido a que una mayor proporción de la hojarasca de árboles y matorrales también se deposita en lugares elevados, se logra que apreciables cantidades de nutrientes fertilicen la totalidad de la ladera en su retorno a las hondonadas (Díez *et al.*, 1994 y 1995). En definitiva, estas restituciones tienden a cerrar, aun-

que sea de forma muy parcial e incompleta, el ciclo de los nutrientes, si bien algunas prácticas de manejo, como el esparcimiento de estiércol, la colocación de rediles en lugares elevados o la disposición de comederos también en zonas altas, pueden resultar más efectivas. De todas formas, los fenómenos de exportación, tránsito y depósito de agua y materiales continúan, y dichos fenómenos dejan su impronta en la composición botánica de los pastizales que se van seriando a lo largo de la ladera (Austin, 1985). Dentro del valor de síntesis que se le confiere a la misma, sobre todo en los relieves suavemente ondulados que suelen ser característicos de la dehesa, aparece una nueva síntesis con la distinción de los tres sectores ligados a los fenómenos fundamentales que han sido citados, lo que no significa restar continuidad al conjunto de comunidades en disposición vectorial, sino simplificar los planteamientos de estudio atendiendo únicamente a las posiciones de características más dispares (Whittaker, 1972; Van der Maarel y Leertouwer, 1967). No obstante, las laderas llegan a variar mucho entre sí, de forma que hay que extremar las precauciones cuando se comparan los mismos sectores de distintas laderas (Puerto, 1993). Así, en muchos sectores de exportación el pasto es raquíptico y el suelo está sumamente empobrecido (Huston, 1979), pero en otros, donde la ruptura de los equilibrios biogeodáficos no ha sido tan pronunciada, las condiciones son mucho mejores y es posible asimilarlos a sectores de tránsito de otras laderas (Milchunas y Lauenroth, 1989). Todo ello indica que las comparaciones entre laderas son limitadas, aunque siempre es posible aventurar la configuración de una ladera tipo para un área en concreto.

4. CELULARIDAD O MOSAICIDAD EN LAS LADERAS

No todo en la dehesa es vectorialidad. La vectorialidad se rompe con cierta frecuencia dando lugar a mosaicos de escala muy dispar, fenómeno que se conoce con el nombre de celularidad (Pineda, 1989). De hecho, una observación detallada del pasto permite reconocer pequeñas teselas o células motivadas, por ejemplo, por condiciones edáficas singulares, pequeñas depresiones o elevaciones del terreno o por la propia forma de reproducción o multiplicación de las especies (Grubb, 1977). Estas teselas de tamaño reducido se superponen al gradiente de vectorialidad y, desde un punto de vista práctico, o económico si se prefiere, no cabe considerarlas como interrupciones del mismo, sino más bien como un reticulado fino que queda integrado en la pauta general de variación. Por supuesto, también hay mosaicos de escala mediana o grande, cuyo interés es mucho mayor, al romper, de forma más o menos repentina la secuencia vectorial de comunidades. Cabe considerar dentro de esta categoría las urgencias de agua que suelen producirse a media ladera, ocasionadas por la configuración de la roca madre, la presencia en profundidad de capas impermeables de arcilla u otras causas, si bien constituyen una peculiaridad poco corriente. También hay que citar los afloramientos rocosos, el

arbolado y los cultivos. Hay que tener en cuenta que surgencias y afloramientos rocosos escapan en gran parte a las actividades humanas, ya que estas estructuras se configuran durante distintos tiempos geológicos, lo que hace que ocupen posiciones hasta cierto punto azarosas dentro de las laderas, si bien, como se ha indicado, las surgencias son más propias de zonas medias o medias-bajas. Los afloramientos, por lo común, ocupan lugares preferentes en las zonas altas. La disposición del arbolado y los cultivos son ya más dependientes del hombre, por lo que quizá sean más previsibles, dado que está en juego la rentabilidad y la continuidad del sistema, lo que no quita para que siempre permanezca un cierto grado de incertidumbre motivado por los riesgos que quieran asumirse.

La celularidad, al menos en una primera impresión, debe entenderse que implica "saltos atrás" o "saltos adelante" en el gradiente básico de comunidades sobre el que se establece (Rico y Puerto, 1983). Así, la presencia de afloramientos alternantes en la ladera, junto a las orlas de suelo esquelético que los circundan, van constituyendo saltos atrás. Si se recorre la ladera de arriba a abajo, el suelo va ganando paulatinamente en potencia y fertilidad. La presencia de un afloramiento supone volver a las condiciones oligotróficas originales y recomenzar de nuevo el proceso hacia una mayor eutrofia, que puede volver a ser interrumpida por un nuevo afloramiento. A estos retrocesos se refiere la denominación ilustrativa de saltos atrás. Por el contrario, si en el recorrido de la ladera se encuentra una surgencia, la presencia de agua propicia la presencia de una vegetación similar a la de la zona de depósito. La ladera ha experimentado un notable y repentino avance en su grado de trofismo, lo que implica un salto adelante.

5. ACCIÓN DE LOS ANIMALES

Todo el conjunto de circunstancias estructurales citadas no deben hacer olvidar la perspectiva de que se está tratando de ecosistemas explotados, donde el pastoreo constituye un factor que fuerza a que la comunidad herbácea se autoorganice dentro de unos límites estrictos (McNaughton, 1986), contando con los condicionantes de partida que impone el medio (Milchunas y Lauenroth, 1989). Esto supone una gran capacidad de control en los procesos productivos, no sólo porque los animales domésticos impiden la evolución del sistema hacia el bosque, sino porque todo tipo de animales, en particular los herbívoros, tienen incidencia en el ciclo de los nutrientes. Los grandes herbívoros, como el ganado vacuno y el ovino, influyen de forma neta en el ciclo de los nutrientes de la dehesa. Otros consumidores primarios, como roedores e insectos, no ejercen una acción tan manifiesta, a no ser en los años de gran expansión demográfica. Los herbívoros de tamaño muy pequeño también desempeñan un papel significativo, pero la imprecisión de los datos con que se cuenta y las numerosas lagunas que existen no permiten precisar su función exacta ni cuantificar su influencia, aunque está fuera de toda duda su capacidad

para consumir microorganismos y excretar directamente algunos elementos minerales a la solución del suelo, al igual que es incuestionable que regulan ciertas poblaciones de descomponedores y mineralizadores y controlan algunas de patógenos. En suma, es posible que su función principal sea la de mantener el equilibrio de la microflora edáfica.

Los efectos directos de los herbívoros de gran tamaño son el consumo de la biomasa vegetal, el pisoteo del suelo y de las plantas, el retorno de parte de los nutrientes a través de las heces y de la orina y, como es lógico, la incorporación de otra parte de los nutrientes en forma de productos animales. La intensidad de estos efectos está determinada por el estado inicial de la vegetación y del suelo, los factores climáticos, especialmente temperatura, precipitación y evapotranspiración, las distintas especies de herbívoros y la densidad de sus poblaciones, la duración y frecuencia del pastoreo (Thornton, 1971; Milchunas *et al.*, 1988) y la distribución espacial de plantas y animales. Por ejemplo, una carga suficientemente intensa de ganado, en particular si se realiza con ovejas pero también si es con ganado vacuno, conduce a un buen encespedamiento del pasto si el suelo es lo bastante llano como para que el pisoteo no desencadene fenómenos de erosión (Milchunas *et al.*, 1990). Estos pastos, muy productivos, no sólo tienen su origen en la presión de consumo, sino también en el enriquecimiento edáfico en nutrientes, al estar permanentemente abonados por las deyecciones. En concreto, el suelo es rico en materia orgánica, nitrógeno, fósforo y, sobre todo, potasio, debido a que el potasio es un elemento muy móvil que cambia de compartimento del sistema con mucha rapidez, siendo abundante en heces y orina e incorporándose con facilidad a las plantas. De esta forma se obtienen los denominados majadales (Malo y Levassor, 1996), que unen a su calidad vegetal un buen suelo, y cuyo consumo continuado les da un carácter de permanencia, por lo que es prácticamente imposible que se produzca la invasión de matorral. El único peligro se encuentra en la ruptura del equilibrio entre aportes de materia orgánica y consumo, lo que puede traducirse en la presencia de especies nitrófilas que embastecen el pasto, lo mismo que se produciría un embastecimiento en ausencia de explotación, aunque fueran otras las especies causantes del mismo. Como se aprecia, cambiar las reglas del juego conduce con relativa facilidad a estados no deseables. De hecho, las acciones mutuas entre herbívoros, plantas y microorganismos edáficos se deben contemplar dentro de un proceso de coevolución por el cual el sistema de pasto ha adquirido el mejor equilibrio posible, al lograr que no existan descompensaciones entre producción, consumo, inmovilización temporal de determinados nutrientes en la forma de humus o mediante otros procesos y descomposición de la materia orgánica. Así, el pastoreo adecuado induce, como se ha señalado, el incremento de algunas especies particularmente adaptadas al mismo (McNaughton, 1984), mientras que el pastoreo escaso y el excesivo resultan perjudiciales al alterar el equilibrio logrado. Valga como referencia que el pastoreo excesivo supone un grado de defoliación tan alto que aumenta la sensibilidad de las plantas frente al estrés hídrico, incrementa el

pisoteo, impide la recuperación de las especies herbáceas y termina por denudar y erosionar el suelo. El pastoreo escaso favorece la aparición de especies poco apetecibles para los herbívoros domésticos, según la tendencia sucesional hacia el bosque que ya se ha comentado. En las dehesas, el pisoteo, el sesteo y los movimientos del ganado, al romper porciones de tallos ocasionan efectos similares a la defoliación. El pisoteo, además, compacta el suelo y puede crear ambientes edáficos donde predomine la anaerobiosis, limitando el reciclado de los nutrientes y el buen funcionamiento de las raíces. El reciclado a través de los herbívoros mantiene un conjunto de nutrientes cerca de la superficie del suelo, que queda a disposición de las plantas (Montserrat, 1980). Se añade que el consumo puede estimular la absorción radical y conseguir un reciclado más rápido de varios elementos (McNaughton, 1984). Así, los tallos de las especies herbáceas y arbustivas contienen mucho más nitrógeno en los lugares sometidos a pastoreo que en las zonas contiguas sin herbívoros. No obstante, un consumo intenso resulta perjudicial, ya que, aparte de los efectos citados, altera el crecimiento, provoca una senescencia precoz, disminuye la absorción de nutrientes por falta de vigor en las plantas e interfiere en la descomposición de la hojarasca.

6. ACCIÓN DE LA VEGETACIÓN

La disposición de nutrientes en la superficie del suelo no sólo está condicionada por los herbívoros. En esta faceta, el arbolado de las dehesas desempeña una función primordial. En un sentido amplio, es posible hacer referencia a los productores primarios de la dehesa dividiéndolos en dos grupos. Por una parte se encuentran elementos estables, indicadores de alta madurez, de baja productividad y que se renuevan lentamente; se trata de los árboles que, por sus características, son conocidos como estrategias de la K. Por otra, aparecen elementos poco persistentes, propios de estados de escasa madurez ecológica, de alta productividad y que se renuevan con rapidez; son las especies herbáceas, las cuales responden a la estrategia de la r. Ambos tipos de elementos coexisten en el sistema, de forma que las estructuras más conservativas, los árboles, ejercen su acción sobre las más productivas, las plantas herbáceas (Alonso *et al.*, 1979). En efecto, los árboles bombean fertilidad de las capas bajas del suelo y, a través de la hojarasca, la ponen a disposición de las herbáceas, cuyas raíces se concentran en los 20 cm superficiales. En este sentido, y también de cara a la producción, habría que tener más en cuenta las zonas arboladas (de monte), cuyas labores, al no redundar en un beneficio inmediato, se descuidan con frecuencia. Los árboles, sin las podas y labores relacionadas (encabezado, limpia, olivo) se degradan, disminuyendo la producción de bellotas, se abusa a veces del desmoche, no se asegura el relevo generacional y, en consecuencia, no hay posibilidades para la selección de los mejores ejemplares (Fuentes,

1994). Una producción de bellota desaprovechada o prácticamente nula equivale por término medio a la pérdida del 8-10% de superficie sembrada de cebada.

Sin embargo, el papel desempeñado por el arbolado no se limita al bombeo de fertilidad y a la producción de bellotas. Los árboles tienen una clara influencia espacial que, en su aspecto visual más patente, se manifiesta por la propia distribución a lo largo de las laderas, rompiendo la monotonía de las variaciones vectoriales (Fitter, 1982), por lo que es causa de celularidad. Dada su presencia preferente en las partes elevadas, constituye otro ejemplo de saltos adelante, ya que evita la erosión de los suelos de cierta pendiente, mejora la calidad edáfica, crea su propio microclima, mantiene una fauna peculiar, protege al ganado, que lo utiliza como lugares de sesteo, tiende a homogeneizar las laderas florística, estructuralmente y desde el punto de vista de la composición química de la hierba y, en suma, desempeña una importante función al mantener la estabilidad del sistema que, en conjunto, es posible considerarlo dotado de una gran homeostasis a pesar de que su complejidad no sea elevada (Bernáldez *et al.*, 1969; Puerto y Rico, 1988; Tárrega y Luis, 1989). Con razón se ha dicho que cuanto más duras y difíciles sean las condiciones ambientales más destacado es el efecto de los árboles, debido a las múltiples influencias de tipo conservativo a las que dan lugar (Mesón, 1982).

De los efectos citados, tal vez los que más han llamado la atención son los ligados al suelo y el hecho de que bajo las copas crezca un pasto diferente, tanto en lo que se refiere a su composición botánica como a su configuración estructural. Los aportes minerales del subsuelo a las capas superiores suponen enriquecimientos notables de materia orgánica. Además, la capacidad para extraer agua proporciona un ambiente más húmedo que el del entorno, a lo que se une la protección que ejerce la sombra y el hecho de quedar frenado el viento, y con él su efecto desecante. Todo ello supone que el suelo queda protegido de la intensa radiación estival, siendo la humedad más persistente, lo que repercute sobre la actividad de los microorganismos y de la fauna edáfica. Esto da lugar a que se forme un humus rico en bases, a la buena agregación de las partículas, al incremento de la capacidad de infiltración del agua de lluvia, a que la saturación del suelo tarde más en producirse, a que se reduzca el impacto de la lluvia y, en suma, a que no tengan lugar los indeseables efectos erosivos tan patentes en dehesas que han experimentado un exceso de deforestación. Hay que darse cuenta de que estos aspectos, los cuales se maximizan bajo las copas de los árboles, acaban por repercutir en el pastizal entero, si bien los efectos no son tan tangibles por la falta de concentración de los aportes. Pero los minerales superficiales sufren migraciones, por lo común ladera abajo, que aumentan la fertilidad de toda la ladera. Al tiempo, la deposición directa de hojarasca, máxima en las proximidades del tronco, no queda limitada exclusivamente a estos enclaves, ya que buena parte se dispersa hacia los claros por efecto del viento, si bien en ellos la concentración queda reducida porque las cantidades son menores, el espacio de dispersión más amplio y porque una parte apreciable de hojas, particularmente en dehesas de robles y quejigos, son consumidas por el

ganado junto con el pasto, si bien esta última faceta contribuye a su vez tanto a la producción del sistema como al aumento del estercolado.

A un suelo diferente, y a unas condiciones microclimáticas distintas, corresponde obviamente un pasto que reúne características propias. Bajo las copas, y en su proximidad inmediata, crece un pastizal diferente del que se encuentra en los claros. Este aspecto, muy patente en las localizaciones elevadas, va perdiendo importancia a medida que se pasa al sector de transporte y, sobre todo, al de depósito (Puerto *et al.*, 1988). También influye la orientación, ya que, por ejemplo, si se tienen en cuenta los tres enclaves más característicos: bajo la copa, proyección del borde de la copa sobre el suelo y espacios abiertos, se aprecia que la vegetación que crece en la proyección del borde de la copa con orientación N tiende a parecerse a la vegetación bajo la copa, mientras que la que crece en el borde de orientación S muestra un parecido mayor con los espacios abiertos (Puerto y Rico, 1988). Bajo la copa también se aprecian diferencias entre las exposiciones N y S, pero son menos patentes que en el borde, dado que el fuerte efecto del sombreado mitiga las posibles variaciones.

La estructura condicionada por el arbolado abarca otros muchos aspectos. Es conocido que la familia de las gramíneas alcanza el máximo predominio bajo la copa y la de las leguminosas en los espacios abiertos. Esto es una consecuencia de la abundancia en nitrógeno y del sombreado, ya que en los claros el nitrógeno puede ser fijado directamente de la atmósfera por los nódulos simbióticos de las leguminosas, al tiempo que en la competencia por la luz triunfan las especies de mayor desarrollo, las gramíneas, que impiden la llegada de energía luminosa a las de menor altura (Wedin y Tilman, 1990). Bajo la copa, el gran crecimiento que experimentan algunas gramíneas y la sombra que ya de por sí proporcionan los árboles hacen que el ambiente sea poco adecuado para las leguminosas, si bien, en lugares secos, algunas encuentran refugio en esta localización debido a las condiciones hídricas favorables. A la mayor presencia de gramíneas bajo la copa se une que si las condiciones del hábitat presentan un acusado contraste ecológico, es fácil que se produzcan relaciones de dominancia, con escasa presencia de especies y predominio de alguna o algunas de ellas (Scheiner, 1992). En este sentido, la menor diversidad suele aparecer bajo la copa de los árboles, si bien en medios muy pobres o en medios muy ricos e intensamente pastoreados, los valores más bajos se encuentran en los claros. La proyección del borde de la copa sobre el suelo supone el lugar de contacto entre ambientes muy distintos, participando de las características de ambos, por lo que suele presentar la diversidad mayor.

En los cultivos itinerantes de las dehesas, el arbolado supone un freno que obliga a dejar áreas no labradas en la proximidad de los troncos. De esta forma, hay caracteres edáficos y florísticos que no son nunca perturbados. Se mantienen así pequeños núcleos donde la estructura edáfica no se ve modificada, la materia orgánica no es mineralizada con rapidez, se conserva con pocas alteraciones la edafofauna y persisten especies herbáceas propias del pastizal. Por ello, incluso en con-

diciones de cultivo, los árboles contribuyen a crear heterogeneidad espacial ante una causa tan fuertemente homogeneizadora como son las labores agrícolas, haciendo posible que el sistema no se simplifique en exceso, sino que siempre mantenga rasgos de una cierta complejidad (Grubb, 1977; Puerto y Rico, 1988).

Prescindiendo del cultivo, la producción del pasto en relación con los árboles es un tema controvertido, sobre todo para la zona de media ladera o sector de tránsito, donde a veces se obtienen valores más altos en los espacios abiertos y otras veces bajo la copa. En el sector de exportación la mayor producción suele ir ligada a los árboles, y en el depósito las diferencias no suelen resultar significativas. A ello se une la existencia de desplazamientos temporales de los máximos de biomasa producida bajo la copa y fuera de ella, ya que al estar frenada la evaporación del agua edáfica bajo la copa tiene lugar un desarrollo más prolongado de la vegetación, lo que alarga el tiempo de consumo por parte de los herbívoros. Por supuesto, estos desplazamientos también tienen lugar entre sectores, cuyas condiciones hídricas son muy diferentes, de manera que, sumando ambas causas, el mayor desfase viene a ser de un mes. Como era de esperar, las especies herbáceas que se secan antes son las de los espacios abiertos del sector de exportación, y las que experimentan un retraso mayor las que se encuentran bajo las copas de los árboles del sector de depósito (Puerto y Rico, 1989). Conocer estos aspectos es importante para conseguir ciclos de producción más largos en la época de primavera-verano, pero también facilita, por la protección que suponen los árboles, mejores otoñadas, independientemente de que en algunas dehesas el otoño sea particularmente destacable por los aportes de bellotas en relación con el ganado porcino. La conservación de una densidad algo mayor de arbolado en el sector de depósito debería ser potenciada, más aún si se trata de fresnedas, en buena parte eliminadas, ya que contribuyen mediante el ramón a la economía de la dehesa. Si la fitomasa aérea se completa mediante la subterránea, la mayor cantidad de raíces de especies herbáceas siempre se encuentra bajo las copas o en su proximidad. Para el conjunto de la ladera, teniendo en cuenta tanto los enclaves bajo las copas como fuera de ellas, el cociente entre partes subterráneas y aéreas es mayor en los sectores altos (Dickinson y Polwart, 1982; Belcher *et al.*, 1995). Se confirma así la teoría de que, en los lugares secos, el desarrollo radical es comparativamente más importante como respuesta a la falta de agua del medio. Respecto a la composición química de la hierba, comparando de nuevo localizaciones bajo la copa y espacios abiertos, se producen variaciones muy dependientes de los distintos ciclos fenológicos, que constituyen el factor predominante. Si se evita la arritmia en los ciclos, realizando las comparaciones en la época de máxima biomasa, se comprueba, como ya se ha indicado, que para el arbolado tiene menos importancia la división de la ladera en sectores que en el caso de los claros, aunque siempre la riqueza en nutrientes intra-bióticos aumenta hacia las localizaciones bajas (Puerto *et al.*, 1994). Aparte de esta mayor homogeneidad que proporcionan los árboles, los valores más elevados de nitrógeno, fósforo, potasio y calcio se encuentran, por lo común, en el pasto que

crece bajo las copas. Para el sodio ocurre lo contrario, y también para el magnesio, aunque en menor proporción. Es probable que intervenga mucho en algunos casos la distinta composición florística y, en relación con ella, la evolución del estado de las plantas. Por ejemplo, el nitrógeno comienza siendo más abundante en los claros, posiblemente por la mayor cantidad de leguminosas, invirtiéndose la tendencia posteriormente para pasar a serlo bajo las copas.

7. LA SUCESIÓN ECOLÓGICA

Al contemplar la dehesa, el aspecto que puede dar sobre superficies amplias es homogéneo, casi monótono. Pero las distintas matizaciones realizadas hacen pensar que la realidad es muy diferente. Las comunidades aparecen segregadas por la confluencia de estructuras vectoriales y celulares, estructuras que, incluso cuando son inducidas por condicionantes similares, llegan a diferir bastante entre sí. Otras muchas variaciones tienen lugar a escala más detallada. Deyecciones, veredas seguidas por los animales, querencias y lugares de descanso de los mismos, pequeños cambios en el sustrato dan lugar a una amplia gama de posibilidades que es seguida por la composición florística. Todos estos aspectos son la consecuencia visual de fenómenos más complejos, como la fertilidad del suelo (Ben-Shahar, 1990), la historia de utilización, la competencia entre especies ante una situación dada (Belcher *et al.*, 1995) y el propio comportamiento de los animales, en particular los domésticos. La alternancia más o menos aleatoria de espacios maduros e inmaduros en la dehesa, y su conocimiento empírico para buscar la complementariedad de los mismos, ha facilitado la conservación del sistema (Tilman, 1966) que, en realidad, se puede dividir en tantos subsistemas como se quiera si se hace referencia a una característica prefijada. Pero esta estabilidad que presenta la dehesa, lo que ha permitido su persistencia a lo largo de cientos de años, alcanza su punto clave en la facilidad de recuperación cuando ha experimentado una perturbación severa. Es evidente que perturbaciones severas puede haber muchas, como las fuertes sequías que a veces se prolongan varios años (Tilman y El Haddi, 1992), pero aquí interesa más hacer referencia a una modalidad dependiente del hombre, el cultivo, y poner de manifiesto las peculiaridades mediante las cuales vuelve a restablecerse el pasto (Sterling *et al.*, 1984). La práctica del cultivo ya se ha señalado que es habitual en la dehesa, pero frente a otros ecosistemas tiene el interés de que se está tratando de suelos muy pobres, fáciles de erosionar, por lo que aquí cobra un relieve singular.

Cuando se rotura una ladera en la dehesa, generalmente el proceso queda limitado a los sectores altos y medios, respetando los pastos más productivos. No obstante, si el sector de depósito no es muy húmedo, la perturbación llega a abarcar a toda la ladera, lo que permite apreciar mejor las distintas fases por las que atraviesa la recuperación posterior. Los cultivos en las dehesas reúnen las características

de ser de pequeña extensión, itinerantes, con tiempos cortos de explotación y ciclos largos. Si la climatología anual no es propicia son consumidos a diente, aspecto hasta cierto punto similar al de las veuillas, muchas de las cuales sólo se siegan los años favorables. En principio, el efecto de la roturación y del cultivo supone una homogeneización casi total de la ladera, por lo que difícilmente se podrá hablar de sectores en lo que a la vegetación se refiere. Cuando cesa el cultivo y el terreno es abandonado comienza la sucesión ecológica o conjunto de cambios que tienen lugar en un ecosistema con el paso del tiempo. Estos cambios son constantes, pero al principio los relevos son muy rápidos y pueden establecerse bastante bien, predominando las especies anuales (Debussche *et al.*, 1996). En realidad, el predominio de las anuales se prolonga cualitativamente durante todo el proceso (De Pablo *et al.*, 1982), aunque cuantitativamente en las partes medias y bajas tiendan a asentarse especies perennes (Tilman y El Haddi, 1992). En las lomas es fácil que las especies anuales terminen por dominar tanto cualitativa como cuantitativamente (Rico *et al.*, 1981). El papel preponderante de las anuales es una característica de la zona mediterránea, como también lo es el gran número de especies que participan en el proceso y el que queda una vez que puede darse por concluido (Marañón, 1986). El rápido ritmo de relevos que caracteriza al principio de la sucesión se va haciendo paulatinamente más lento conforme se avanza en el tiempo, hasta alcanzarse un estado que cabe entender como estacionario. Dicho estado recibe el nombre de climax que, en ecología, no pasa de ser un concepto abstracto que hace referencia a una situación perfecta, ideal y utópica, por lo que la sucesión se ha llegado a definir como una función maximizada de trayectoria asintótica, es decir, de fin inalcanzable. La climax ha tenido grandes dificultades de interpretación, ya que en botánica es considerada más como una estructura que como un proceso, aunque esto choca con la evidencia de los cambios cíclicos a que se ve sometida la vegetación terrestre, los cuales mantienen al ecosistema en un constante dinamismo. Para evitar estas dificultades es conveniente hacer referencia a un estado reconocido como de gran madurez, que a la vez es el término local de una sucesión condicionado por el clima, el suelo, la explotación y otros factores, definiéndolo en función de dichas limitaciones. Cuando la climax, siempre entendida en relación con la madurez, permanece por debajo de los factores ambientales debido a las actividades humanas, se habla a veces de disclimax. En este sentido, los pastos seminaturales de dehesa constituyen una disclimax, a medio camino entre el cultivo y el bosque. Por supuesto, los cambios que se producen no afectan sólo a la composición específica, aunque este suceder de unas especies a otras ha dado nombre al fenómeno, sino que quedan implicados multitud de factores físico-químicos y procesos de organización que llegan a alcanzar una alta complejidad (Fox, 1979; Robertson *et al.*, 1988; Puerto *et al.*, 1983). Otra visión sucesional se encuentra al contemplar la estabilidad de las distintas etapas del fenómeno desde el punto de vista termodinámico. La estabilidad se entiende como la capacidad de un sistema para mantenerse (resistencia) o para volver a su estado anterior después

de sufrir una perturbación (resiliencia). Se considera que es una característica de las etapas maduras, ya que en las primeras fases de recuperación del pastizal las poblaciones se sustituyen muy rápidamente. El pasto maduro resiste perturbaciones no drásticas, por lo tanto de menor entidad que la que supone el cultivo, y además demuestra una elevada capacidad de recuperación una vez que la perturbación ha cesado.

El estudio de la sucesión en la dehesa, al menos en sus aspectos más elementales, es relativamente fácil. Esto se debe a que la itinerancia de los cultivos proporciona, a modo de parcheado, parcelas de una amplia gama de edades, las cuales están presentes en un momento dado. Si se admite que todas ellas han pasado por las mismas o parecidas vicisitudes y responden a similares condicionantes geomorfológicos, pueden llevarse a cabo muestreos sincrónicos, es decir, inferir de lo que está presente en el espacio variaciones temporales. Las suposiciones que hay que realizar en los muestreos sincrónicos no están exentas de riesgos, por lo que tal vez sean preferibles, aunque más costosos de llevar a cabo, los muestreos diacrónicos, que se basan en el seguimiento de una o varias parcelas desde el cultivo hasta que se alcanza la madurez.

El abandono del cultivo da lugar a los rápidos relevos que se han comentado. Sin embargo, no es posible referirse a especies concretas para la generalidad de la dehesa, ya que el componente regional tiene mucha impotencia tanto en el inicio como al final (Puerto y Rico, 1995). Por ello, es preferible limitarse a los distintos procesos que caracterizan a la sucesión en este tipo de ambientes.

Las primeras plantas que aparecen han recibido muchos nombres, como los de oportunistas (aprovechan las oportunidades que les ofrecen los terrenos vacíos), cinetófilas (tienen gran facilidad de dispersión rápida) o pródigas (producen muchas semillas, ya que el encuentro al azar de un terreno favorable lo requiere). Pero lo más corriente es que se denominen pioneras, porque son las que colonizan en primer lugar los suelos perturbados (Pineda *et al.*, 1987). Aparte de las adaptaciones citadas, cabe añadir que son poco exigentes en relación con las propiedades edáficas, por lo que germinan con rapidez en condiciones de alteración del sustrato. Estas especies herbáceas van siendo sustituidas paulatinamente por otras poblaciones, configurando distintas comunidades que, bajo la presión del ganado (Milchunas y Lauenroth, 1993), acaban por dar lugar al pastizal típico de cada sector de la ladera. El proceso de sustitución suele responder a las variantes de "indiferencia", cuando una especie sustituye a otra simplemente por el acúmulo de posibilidades que se le presentan con el tiempo, por ejemplo, especies que tardan más en germinar, que en principio cuentan con menos semillas o que éstas tardan más en llegar al lugar de referencia, o de "facilitación", cuando las especies precedentes modifican el medio de tal forma que se vuelve más favorable para otras especies. La "inhibición" es rara en las dehesas, aunque se ha documentado en algunas sucesiones postcultivo con el establecimiento de maleza productora de sustancias alelopáticas, lo cual dificulta la entrada de otras especies.

Dado que los cultivos son de pequeño tamaño y alternan con extensiones amplias de pasto maduro, es posible afirmar que todas o casi todas las especies que van a aparecer durante la sucesión se encuentran en cualquier momento en el banco de semillas del suelo, haciéndose realmente presentes cuando la indiferencia o la facilitación lo permiten. Lo que ocurre es que la facilitación y, sobre todo, la indiferencia son muy dependientes en sus respuestas a las condiciones externas, representadas por la prolongada actuación humana sobre el territorio y, por tanto, por la historia que ha seguido el sistema antes del cultivo y durante el mismo. Esto es decisivo para comprender la sucesión en la dehesa, que presenta intervalos menos ordenados de lo que se desearía, ya que una reserva edáfica tan importante y completa de semillas supone una conexión potencial entre todas las etapas del proceso de sustitución, si bien dicha conexión siempre será más fuerte entre una etapa y la precedente en el tiempo, porque del hecho realizado es más fácil deducir las consecuencias futuras que de lo que no pasa de ser previsible.

Si las posibilidades de recuperación del pasto son altas debido a la potencialidad que aporta el banco de semillas, también lo son por la abundancia de los terófitos en estos hábitats, es decir, de especies anuales que pasan la estación desfavorable precisamente en la forma de semillas. Dado que los terófitos son destruidos anualmente y vuelven a resurgir con la llegada del buen tiempo, esto puede interpretarse como una preadaptación a la explotación agrícola, en la que la cosecha también desaparece y se regenera a través de la siembra. El clima incide en el mismo sentido, ya que las fuertes fluctuaciones meteorológicas, con alternancia de años de gran sequía frente a otros más húmedos, es ideal para la proliferación de los terófitos (Debussche *et al.*, 1996). Con todo, las respuestas a los cambios climáticos se dejan sentir, por ejemplo, en el mayor o menor predominio de gramíneas o leguminosas, aspecto bien conocido por los ganaderos, aunque más que la cuantía de las precipitaciones la importancia radica en la forma en que se distribuyen a lo largo del año. También a los cambios sucesionales, que son direccionales por definición, se superponen variaciones más o menos fluctuantes, inducidas por los agentes meteorológicos, que crean interrupciones en el proceso, aunque sean breves. De esta manera, las tendencias sucesionales parecen atenuarse en los años secos y reforzarse en los húmedos.

La homogeneización de la ladera causada por el cultivo se prolonga durante algún tiempo debido a las especies pioneras, cuya falta de exigencias en cuanto a los condicionantes edáficos las hace ser generalistas, ocupando desde el sector de exportación hasta el de depósito. La compactación que experimenta el suelo marca un cambio importante en los acontecimientos posteriores, ya que al ir disminuyendo el agua de infiltración los flujos tienden a volverse superficiales y, con ello, se ponen de manifiesto los fenómenos vectoriales que han sido descritos. El término es el gradiente comentado desde las zonas altas, que sufren denudación, a las bajas, donde se acumulan agua y nutrientes. Como es obvio, las especies han ido variando tanto cualitativa como cuantitativamente, y a medida que cambian el

número de generalistas es menor, siendo reemplazadas por especialistas, es decir, por especies ligadas a sectores concretos, particularmente al de depósito, exigentes en cuanto a determinadas características del suelo e indicadoras de mayor madurez. Los sectores de la ladera se hacen patentes, situación que perdurará hasta una nueva roturación. Con todo, los sectores no son estáticos, ya que se producen desplazamientos hacia arriba o hacia abajo de las comunidades, de acuerdo con la climatología anual. No obstante, aunque se hable de comunidades, estos movimientos se limitan a las poblaciones de determinadas especies, precisamente de las que se han denominado especialistas, que son las que contraen o dilatan su espacio de supervivencia. En el caso de las especies generalistas, los cambios climáticos no presentan repercusiones sobre su localización.

Tampoco la sucesión puede entenderse como un proceso repetitivo y constante en la dehesa, incluso a nivel local. Hay que tener en cuenta que este tipo de sucesiones son cortas, alcanzándose lo que podría denominarse estabilidad entre los 15 y los 25 años, tiempo que depende en parte de los factores climáticos, pero también del suelo, en el que aumentan de forma acusada la materia orgánica y el nitrógeno (y de manera más lenta otros nutrientes), de la posición topográfica, con sucesiones más rápidas en el sector de depósito, seguidas de las del sector de transporte y, por último, de las del de exportación, y del manejo que se haga del ganado, acelerándose el proceso particularmente con la intensidad de la carga ganadera, que llega a condicionar cambios rápidos entre la explotación agrícola y el pasto bien formado (Gibson y Brown, 1992). A ello se añade que en las fases intermedias han desaparecido ya los condicionantes impuestos por el cultivo y no han aparecido todavía de forma tangible los debidos a la presión ganadera. En otras palabras, estas fases intermedias se ven libres de la severidad ambiental inicial (cultivo) y final (efecto acumulativo del ganado), lo que unido a que la disponibilidad de semillas está garantizada por contarse con un banco muy completo de ellas en el suelo, hace que presenten un componente aleatorio a veces elevado (Fox, 1979). De hecho, resulta muy fácil interpretar la sucesión en la dehesa al principio y al final del proceso, con condicionantes fuertes que dejan clara la secuencia de especies, pero entre ambos extremos la complejidad llega a ser muy alta. Los problemas son mayores en áreas marginales, que podrían ser de dehesas, pero donde el cultivo, que nunca debería haberse practicado por la enorme fragilidad de los suelos, ha acabado por empobrecerlos de tal manera que los síntomas de erosión son evidentes. En estos casos no es válida la estructuración de la ladera en sectores, ya que sólo cabe distinguir entre ladera y vega. Las laderas, casi sin recubrimiento herbáceo (Huston, 1979), con un sustrato arenoso y fuertemente pedregoso, no es raro que estén cubiertas de matorral, siendo muy agresivas las leguminosas áfilas, tales como escobas y genistas, pero también otras especies, como las jaras. Las vequillas, con aportes considerables de materiales y agua, que secularmente han venido perdiendo las laderas, constituyen casi la única unidad de producción pascícola, a lo que se une el hecho de que en raras ocasiones han sido labradas. En las zonas mar-

ginales citadas, el matorral parece ser a efectos prácticos la fase terminal, con evolución muy lenta hacia el bosque, y aún así puede ser que sólo en los enclaves que han conservado mejor suelo.

Desde una perspectiva estructural, se reconocen otros muchos rasgos en las laderas derivadas de la sucesión. El sistema al azar, de fuerte entropía, que sigue al cultivo, se relaciona con unas comunidades jóvenes, inmaduras, poco organizadas e improductivas. El sistema estructurado en sectores, de baja entropía, que marca el final de la sucesión, es característico de comunidades avanzadas, maduras, con un alto grado de organización y una producción elevada. Pero a esta norma temporal se superpone la espacial marcada por los propios sectores. Así, el sector de exportación es el menos maduro y organizado. Tal vez por ello, las especies que aparecen en él son numerosas y difícilmente llegan a ser dominantes, al tiempo que dichas especies tienden a repetirse en las distintas laderas de un marco regional, por lo que resulta que presentan una heterogeneidad muy pequeña en el espacio. En el sector de tránsito descende el número de especies y se incrementa la dominancia, mientras que el parecido entre distintas laderas disminuye, lo que da lugar a una heterogeneidad de tipo medio. Por último, el sector de depósito cuenta con pocas especies y la dominancia suele ser acusada, pero las especies, al menos las dominantes, no suelen repetirse, por lo que, comparando laderas, la heterogeneidad es muy alta. De esta forma, se encuentra que, en general, la diversidad va disminuyendo al pasar del sector de exportación al de depósito, mientras que la heterogeneidad aumenta. A pequeña escala parece que ocurre algo similar, por lo que se habla de una estructura de "grano fino" para las zonas elevadas y de una estructura de "grano grueso" para las más bajas.

Respecto a la producción del pasto, durante la sucesión se producen dos fenómenos. Por una parte, al principio, el reparto de la fitomasa aérea a lo largo de las laderas es más constante, produciéndose grandes desequilibrios hacia el final del proceso. Por otra, la producción herbácea tiende a aumentar durante la sucesión, tanto en la zona alta como en la baja, pero mucho más en esta última, que llega a multiplicar por diez o más los valores conseguidos en la primera. La razón de estas diferencias se relaciona con la fertilidad, pero también con el efecto ejercido por el ganado y su concentración en los sectores de depósito y veguillas. De hecho, se seleccionan las especies de mayor tasa de multiplicación, capaces de formar céspedes y resistir fuertes pérdidas de su biomasa (Escudero *et al.*, 1980), pero también algunos ecotipos rastreros y plantas que cuenten con cualquier tipo de defensa. Al tiempo, se incrementa la palatabilidad de las especies (Milchunas y Lauenroth, 1993). En general, este incremento se debe a que aumentan el contenido celular y la proteína, mientras que disminuyen celulosa y lignina (Puerto *et al.*, 1981b). Sin pastoreo ocurriría lo contrario, y precisamente en las áreas marginales, con predominio de matorral, las laderas prácticamente no se pastorean. El retorno de fitomasa con los excrementos y restos no consumidos es muy variable, dependiendo en gran parte de la presión de explotación. Las cifras suelen oscilar entre el 25 y el

50%, aunque a veces se obtienen más bajas y otras se llega a alcanzar el 85% (Woodmansee, 1978). Por otra parte, la composición mineral de la hierba de las dehesas es muy deficiente para la nutrición animal, y tanto más cuanto más se aproxima a la senescencia. De unos suelos tan pobres no podía esperarse una gran riqueza en macronutrientes, si bien, por ejemplo, hay claras diferencias entre suelos desarrollados sobre granitos (más oligotróficos) y sobre pizarras (más eutróficos). Curiosamente, las mayores deficiencias en algunos nutrientes corresponden a las partes bajas y, sobre todo, a las medias. Esto hace que las zonas altas, a pesar de su pequeña producción, sean importantes debido a su composición florística variada y peculiar, ya que, en parte, complementan las carencias citadas, si bien la inclusión de forrajes o piensos más equilibrados parece inevitable, particularmente si el ganado que se mantiene no es el típico ganado rústico que caracteriza a estos ecosistemas. Producción y diversidad pueden relacionarse para conocer a qué niveles de producción se produce la mayor diversidad del pasto. El resultado son unos niveles bajísimos en comparación con otros pastos de tipología no mediterránea. De hecho, la máxima diversidad se obtiene en las partes altas de las laderas (Grime, 1979), siempre que no estén sujetas a fenómenos apreciables de erosión, y en estos lugares la producción es muy baja. Cabe añadir que producciones más bajas sólo llegan a presentarse en localizaciones sujetas a perturbaciones no deseadas, por lo que el sector de exportación no cuenta únicamente con una alta diversidad, como se ha indicado, sino con la diversidad más elevada de la dehesa. La abundancia de terófitos en la flora propia de la dehesa, hace esperable este resultado, con el "canal de máxima diversidad" o el "canal de máxima riqueza" (en el segundo caso sólo se hace referencia al número de especies, una de las componentes de la diversidad) centrado en producciones que aportan muy poco a estos sistemas de explotación.

8. CONCLUSIÓN

Frente a los aspectos más pintorescos de la dehesa, representados por lo típico del paisaje y la alternancia de comunidades vegetales, subyacen problemas competitivos supeditados a las interacciones entre el pasto y los herbívoros. De esta forma, la ecología de la dehesa no puede entenderse sin hacer referencia a los rasgos del territorio sobre el que se desarrolla, pero mucho menos sin contemplarla como un sistema de explotación secular, donde los conocimientos empíricos basados en la alternancia de errores y aciertos han conseguido mantener un ecosistema estable, regulado y, lo que es más importante, productivo a pesar de las carencias edáficas y lo poco propicio de las condiciones meteorológicas. La rentabilidad se basa en minimizar las entradas de energía, buscando los caminos del autoabastecimiento, caminos que tal vez hoy se menosprecian porque no conducen a grandes producciones de cara al mercado, pero que de agudizarse los problemas económicos, la crisis energética y el costo de los fertilizantes llegarán a alcanzar un gran

valor. De hecho, otros países ya vienen desde hace años mostrando un gran interés en las prácticas de la ganadería extensiva en pastos seminaturales arbolados, dado que constituyen una muestra evidente de que puede alcanzarse un equilibrio entre explotación y conservación de buena parte de los valores naturales. En la dehesa se ha conseguido y mantenido este equilibrio, que analizado en profundidad es bastante delicado, de forma que a su interés científico, naturalístico y comercial se une un profundo arraigo cultural que no es posible infravalorar.

BIBLIOGRAFÍA

- AARSSSEN, L. W. y EPP, G. A.: «Neighbor manipulations in natural vegetation: a review», *J. Veg. Sci.* 1: 13-30, 1990.
- ALONSO, H.; PUERTO, A. y GÓMEZ, J. M.: «Variaciones de la intensidad de influencia del arbolado en la composición de comunidades de pastizal», *Rev. Pastos* 9: 34-47, 1979.
- AUSTIN, M. P.: «Continuum concept, ordination methods, and niche theory», *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 39-61, 1985.
- BASTARDO, A.; RICO, M. y PUERTO, A.: «Relationships between certain soil variables and structural characteristics in grassland communities», *Stud. Oecol.* 12: 237-244, 1995.
- BELCHER, J. W.; KEDDY, P. A. y TWOLAN-STRUTT, L.: «Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient», *J. Ecol.* 83: 673-682, 1995.
- BEN-SHAHAR, R.: «Soil nutrients distribution and moisture dynamics on upper catena in a semiarid nature reserve», *Vegetatio* 89: 69-77, 1990.
- BERNÁLDEZ, F. G.; MOREY, M. y VELASCO, F.: «Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid)», *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)* 67: 265-284, 1969.
- CASADO, M. A.; OLMEDA, C.; LEVASSOR, C.; PECO, B. y PINEDA, F. D.: «Colonisation de pâturages méditerranéens expérimentalement perturbés», *Ecol. Medit.* 13: 35-53, 1987.
- DEBUSSCHE, M.; ESCARRÉ, J.; LEPART, J.; HOUSSARD, C. y LAVOREL, S.: «Changes in Mediterranean plant succession: old fields revisited», *J. Veg. Sci.* 7: 519-526, 1996.
- DE PABLO, C. L.; PECO, B.; GALIANO, E. F.; NICOLÁS, J. P. y PINEDA, F. D.: «Space-time variability in Mediterranean pastures analysed with diversity parameters», *Vegetatio* 50: 113-125, 1982.
- DICKINSON, N. M. y POLWART, A.: «The effects of mowing regime on an amenity grassland ecosystem: above- and below-ground components», *J. Appl. Ecol.* 19: 569-577, 1982.
- DÍEZ, C.; LUIS, E.; TÁRREGA, R. y ALONSO, P.: «Estudio de las leguminosas en dehesas de roble de *Quercus pyrenaica* y su relación con las características edáficas», *Actas de la XXXIV Reunión Científica de la S.E.E.P.*, pp. 71-77, 1994.

- DÍEZ, C.; LUIS, E.; TÁRREGA, R. y ALONSO, P.: «Estudio de las gramíneas en dehesas de roble de *Quercus pyrenaica* y su relación con las características edáficas», *Actas de la XXXV Reunión Científica de la S.E.E.P.*, pp. 43-47, 1995.
- ESCUADERO, A.; PUERTO, A.; GARCÍA, B. y GARCÍA, L.: «Producción, composición química y valor nutritivo de comunidades típicas de pastizal salmantino», *An. Edafol. Agrobiol.* 39: 249-260, 1980.
- FITTER, A. H.: «Influence of soil heterogeneity in the coexistence of grassland species», *J. Ecol.* 70: 139-148, 1982.
- FUENTES, C.: «La encina en el centro y suroeste de España», Junta de Castilla y León (Consejería de Medio Ambiente y O. T.), p. 238, 1994.
- FOX, J. F.: «Intermediate-disturbance hypothesis», *Science* 204: 1344-1345, 1979.
- GIBSON, C. W. D. y BROWN, V. K.: «Grazing and vegetation change: deflected or modified succession?», *J. Appl. Ecol.* 29: 120-131, 1992.
- GÓMEZ, J. M. (Coordinador): «El libro de las dehesas salmantinas», Junta de Castilla y León (Consejería de Medio Ambiente y O. T.), p. 947, 1992.
- GÓMEZ, J. M.; LUIS, E. y PUERTO, A.: «El sistema de vaguada como unidad de estudio en pastizales», *Rev. Pastos* 8: 219-236, 1978.
- GÓMEZ, A.; DE MIGUEL, J. M.; CASADO, M. A. y PINEDA, F. D.: «Successional changes in the morphology and ecological responses of plant communities in a grazed pasture ecosystem», *Vegetatio* 67: 33-44, 1986.
- GRIME, J. P.: «Plant strategies and vegetation processes», John Wiley and Sons, pp. 518, 1979.
- GRUBB, P.: «The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche», *Biol. Rev.* 52: 107-145, 1977.
- HUSTON, M. A.: «A general hypothesis of species diversity», *Am. Nat.* 113: 81-101, 1979.
- HUSTON, M. A.: «Biological diversity. The coexistence of species in changing landscapes», Cambridge University Press, p. 681, 1994.
- LLORENTE, J. M.: «Dificultades para la gestión y el aprovechamiento integral en las dehesas salmantinas», *Salamanca (Rev. Estud.)* 31-32: 207-222, 1993.
- MALO, J. E. y LEVASSOR, C.: «Efecto de la cobertura de *Poa bulbosa* sobre la riqueza específica a pequeña escala de un majadal», *Actas de la XXXVI Reunión Científica de la S.E.E.P.*: 139-143, 1996.
- MARAÑÓN, T.: «Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "dehesa" of S.W. Spain», *Ecol. Medit.* 12: 131-141, 1986.
- MCNAUGHTON, S. J.: «Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution», *Am. Nat.* 124: 863-886, 1984.
- MCNAUGHTON, S. J.: «On plants and herbivores», *Am. Nat.* 128: 765-770, 1986.
- MILCHUNAS, D. G. y LAUENROTH, W. K.: «Three-dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the shortgrass steppe», *Oikos* 55: 82-86, 1989.
- MILCHUNAS, D. G. y LAUENROTH, W. K.: «Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments», *Ecol. Monographs* 63: 327-366, 1993.

- MILCHUNAS, D. G.; LAUENROTH, W. K.; CHAPMAN, P. L. y KAZEMPOUR, M. K.: «Community attributes along a perturbation gradient in a shortgrass steppe», *J. Veg. Sci.* 1: 375-384, 1990.
- MILCHUNAS, D. G.; SALA, O. E. y LAUENROTH, W. K.: «A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure», *Am. Nat.* 132: 87-106, 1988.
- MONTOYA, J. M.: «Efecto del arbolado de las dehesas sobre los factores ecológicos que actúan al nivel del sotobosque», *Anal. I.N.I.A. (Ser. Forestal)* 5: 61-85, 1982.
- MONTSERRAT, P.: «Los factores que aceleran el encespedado estabilizador», *Rev. Pastos* 10: 5-8, 1980.
- MESÓN, M. L.: «Intensidad y efectos del arbolado de las dehesas sobre la fenología y composición específica del sotobosque», *Anal. I.N.I.A. (Ser. Forestal)* 5: 61-85, 1982.
- PINEDA, F. D.: «Ecología I. Ambiente físico y organismos vivos», Editorial Síntesis, p.155, 1989.
- PINEDA, F. D.; CASADO, M. A.; PECO, B.; OLMEDA, C. y LEVASSOR, C.: «Temporal changes in therophytic communities across the boundary of disturbed-intact ecosystems», *Vegetatio* 71: 333-339, 1987.
- PUERTO, A.: «Disrupciones de la secuencia estructural en sistemas de ladera (pastos mediterráneos)», *Orsis* 8: 95-106, 1993.
- PUERTO, A.; GARCÍA, J. A.; MATÍAS, M. D.; SALDAÑA, A. y PÉREZ, C.: «Modelos estructurales condicionados por el arbolado en comunidades de diferente trofismo», *An. Edafol. Agrobiol.* 47: 1217-1225, 1988.
- PUERTO, A. y RICO, M.: «Structural aspects of secondary succession to grasslands in dehesa ecosystems», *Ecol. Medit.* 12: 59-71, 1986.
- PUERTO, A. y RICO, M.: «Influence of tree canopy (*Quercus rotundifolia* Lam. and *Quercus pyrenaica* Willd.) on old field succession in marginal areas of Central-Western Spain», *Acta Oecologica (Oecol. Plant.)* 9: 337-358, 1988.
- PUERTO, A. y RICO, M.: «Influence of tree canopy (*Quercus rotundifolia* Lam.) on content in surface soil water in Mediterranean grasslands», *Ecology (C.S.S.R.)* 8: 225-238, 1989.
- PUERTO, A. y RICO, M.: «Spatial variability on slopes of Mediterranean grasslands: structural discontinuities in strongly contrasting topographic gradients», *Vegetatio* 98: 23-31, 1992.
- PUERTO, A. y RICO, M.: «Floristic, edaphic and structural differences among Mediterranean grassland systems developed on slates and granites», *Eur. J. Soil Biol.* 31: 153-161, 1995.
- PUERTO, A.; RICO, M. y ALONSO, H.: «Los pastizales semiáridos: un difícil equilibrio entre explotación y sucesión», *An. Edafol. Agrobiol.* 39: 1333-1350, 1981a.
- PUERTO, A.; RICO, M.; GARCÍA, J. A. y GÓMEZ, J. M.: «Tipificación y producción de comunidades de pastizal intensamente pastoreadas en la provincia de Salamanca (España)», *An. Edafol. Agrobiol.* 44: 249-264, 1985.
- PUERTO, A.; RICO, M.; GARCÍA, B. y RIVERO, J. M.: «Análisis de una serie sucesional a pastizales, con particular referencia a las fracciones constituyentes y valor nutritivo del material vegetal», *Rev. Pastos* 11: 327-339, 1981b.

- PUERTO, A.; RICO, M y GÓMEZ, J. M.: «Evolución de algunas variables edáficas en relación con la sucesión secundaria», *An. Edafol. Agrobiol.* 42: 1341-1352, 1983.
- PUERTO, A.; RICO, M.; GÓMEZ, J. M.; GARCÍA, J. A. y RODRÍGUEZ, R.: «Influencia de la encina sobre la composición química del estrato herbáceo», *Stud. Oecol.* 3: 151-167, 1984.
- PUERTO, A.; RICO, M.; MATÍAS, M. D. y GARCÍA, J. A.: «Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity», *J. Veg. Sci.* 1: 445-452, 1990.
- RAINER, H.: «Community composition and soil properties in Northern Bolivian savanna vegetation», *J. Veg. Sci.* 1: 345-352, 1990.
- RICO, M. y PUERTO, A.: «Interdependencia entre la vegetación y algunas variables edáficas en ecosistemas de pastizal semiárido», *Rev. Ecol. Biol. Sol* 20: 165-181, 1983.
- RICO, M.; PUERTO, A. y GARCÍA, B.: «Estudio de las comunidades vegetales de dos dehesas salmantinas atendiendo a su calidad nutritiva», *An. C.E.B.A. Salamanca* 7: 129-139, 1981.
- RIVAS, S.; ABELLÓ, R. P.; PINEDA, F. D.; BERNÁLDEZ, F. G. y LEVASSOR, C.: «Comunidades de pastizal del monte de El Pardo (Madrid)», *Stud. Oecol.* 1: 59-90, 1981.
- ROBERTSON, G. P.; HUSTON, M. A.; EVANS, F. C. y TIEDJE, J. M.: «Spatial variability in a successional plant community: patterns of nitrogen availability», *Ecology* 69: 1517-1524, 1988.
- SCHEINER, S. M.: «Measuring pattern diversity», *Ecology* 73:1860-1867, 1992.
- STERLING, A.; PECO, B.; CASADO, M. A.; GALIANO, E. F. y PINEDA, F. D.: «Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grasslands», *Oikos* 42: 334-342, 1984.
- SIMS, P. L. y SINGH, J. S.: «The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use», *J. Ecol.* 66: 573-597, 1978.
- TÁRREGA, R. y LUIS, E.: «Influencia de la sabina (*Juniperus thurifera*) sobre el estrato herbáceo en función de la orientación», *An. Biol.* 15: 179-189, 1989.
- TILMAN, D.: «Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities», Princeton Monographs, pp. 360, 1988.
- TILMAN, D.: «Biodiversity: population versus ecosystem stability», *Ecology* 77: 350-363, 1996.
- TILMAN, D. y EL HADDI, A.: «Drought and biodiversity in grasslands», *Oecologia* 89: 257-264, 1992.
- THORNTON, D. D.: «The effect of complete removal of hippopotamus on grassland in the Queen Elizabeth National Park, Uganda», *East. Afr. Wildl. J.* 9: 47-55, 1971.
- VAN DER MAAREL, E. y LEERTOUWER, J.: «Variation in vegetation species diversity along a local environmental gradient», *Acta Bot. Neerl.* 16: 211-221, 1967.
- WEDIN, D. A. y TILMAN, D.: «Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses», *Oecologia* 84: 433-441, 1990.
- WHITTAKER, R. H.: «Gradient analysis of vegetation», *Biol. Rev.* 42: 207-264, 1967.
- WHITTAKER, R. H.: «Evolution and measurement of species diversity», *Taxon* 21: 213-251, 1972.

- WHITTAKER, R. H.; MORRIS, J. W. y GOODMAN, D.: «Pattern analysis in the savanna-woodlands at Nylsvley, South Africa», *Mem. Bot. Soc. S. Afr.* 49: 1-51, 1984.
- WOODMANSEE, R. G.: «Additions and losses of nitrogen in grassland ecosystems», *Bioscience* 28: 448-453, 1978.