Capítulo 7

Síntesis, discusión general y conclusiones

En los capítulos previos de ésta tesis he tratado de demostrar como los herbívoros afectan a diferentes aspectos de la ecología de los pastizales de dehesa, partiendo de la idea de que los efectos de los herbívoros sobre la vegetación van a depender en gran medida del sitio que escojan para comer, que los efectos no pueden ser generalizados para herbívoros grandes y pequeños y que pueden variar con la productividad primaria. Los datos presentados en esta tesis, resultan de un estudio en una sola área y con unos herbívoros en particular. Por tanto, la interpretación de los resultados está limitada por el suelo, clima y características específicas de los herbívoros y plantas implicadas en este estudio. En esta síntesis trato de conectar las observaciones que han sido hechas en los cuatro capítulos anteriores y exploro como las interacciones topografía-suelo-planta-herbívoro condicionan el uso por los herbívoros y la respuesta de las plantas en el pastizal de dehesa estudiado.

Factores determinantes de la riqueza de especies

Los herbívoros consumieron cerca de la mitad de la biomasa aérea disponible en el ecosistema, afectando a diferentes parámetros de la comunidad de plantas como a la altura y cobertura vegetal así como a la biomasa de raíces (**capítulo 5**). A pesar de ello, sus efectos en la riqueza de especies no fueron claros (**capítulo 6**). La exclusión de conejos, o la de ovejas y conejos no afectó a la riqueza, diversidad y equitatividad, aunque si a la heterogeneidad espacial, la cual aumentó en las parcelas no pastadas, aunque este efecto fue solo significativo en algunos años. Estos resultados indican que, en el periodo estudiado, el pastoreo por diferentes herbívoros tuvo pocos efectos sobre la riqueza de especies. Sin embargo, analizando en más detalle los parámetros medidos, aparecen determinadas tendencias que indican que los herbívoros, en cierta manera, si afectaron a la riqueza de especies. Al relacionar la riqueza frente a diferentes parámetros de la comunidad vegetal, ésta resultó positivamente relacionada con la altura de la vegetación en sitios poco productivos, mientras que en sitios muy productivos resultó relacionada negativamente con la biomasa aérea (**Fig. 7.1**). El gráfico muestra que el número de especies no difiere mucho entre los tratamientos, confirmando la falta de efectos significativos, sin embargo, si podemos sacar algunas conclusiones respecto a la riqueza y el efecto de los herbívoros. En sitios poco productivos, la mayor riqueza la encontramos en aquellos sitios con mayor altura, es decir, según nuestros resultados, la tendencia sería a encontrar mayor número de especies en el tratamiento no pastado, donde la vegetación es significativamente más alta (ver **Fig. 5.1c**). El umbral crítico parece estar alrededor de los 5 cm, por debajo del cual el número de especies decrece y por encima aumenta. En lugares más pobres en recursos, una mayor altura de la vegetación puede afectar positivamente al establecimiento de nuevas especies, al disminuir el grado de insolación (pero permitiendo el paso de la luz) y manteniendo más humedad en el suelo. En sitios muy productivos, la riqueza de especies disminuyó a medida que aumentaron los valores de biomasa aérea. En general, la mayor riqueza de especies se dio con valores de biomasa comprendidos entre los 15 y 25 gramos (para los cuadrados de 20 cm x 20 cm, es decir, entre los 375-625 gramos/m^2), tendiendo a disminuir por encima y por debajo de estos valores. Si miramos la **Figura 5.1a** para "lowlands" (zonas bajas muy productivas) y basándonos en las tendencias observadas, podemos sugerir que la riqueza de especies tendería a ser menor en los tratamientos pastados por conejos, es decir, donde hemos

encontrado los valores mayores de biomasa. Sin embargo, lo más posible y lógico es que el acumulo de materia vegetal muerta observado en el tratamiento no pastado termine bloqueando la productividad del sistema y disminuyendo la riqueza de especies. El hecho de que la riqueza de especies aumente con valores de biomasa o productividad primaria intermedia, explica también la diferencia encontrada entre el número de especies de sitios poco productivos (62 especies) y sitios más productivos (89 especies) (**Apéndice 2.1** y **2.2**). Este patrón se ajusta a lo encontrado en otros estudios (ver siguiente apartado). Sin embargo, aún no está claro el mecanismo por el que se produce la relación riqueza-productividad, y la idea sigue siendo un tema ampliamente debatido en ecología.

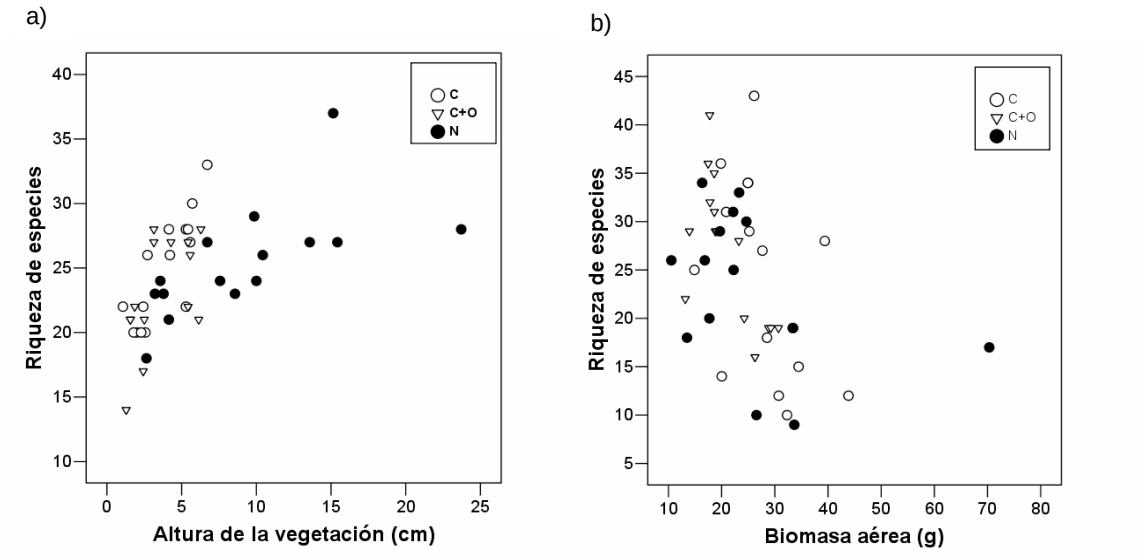

Figura 7.1: a) relación entre altura media de la vegetación (cm) y riqueza de especies en sitios poco productivos (n = 45, regresión logarítmica, $r^2 = 0.43$, $p < 0.001$) y b) relación entre la biomasa área media (g) y riqueza de especies en sitios muy productivos (n = 45, $r^2 = 0.19$, $p = 0.002$). Se han incluido los datos desde 2002 al 2004 para cada una de las réplicas existentes; C = conejos, C + O = conejos y ovejas (control), N = no herbívoros.

Relación riqueza de especies-productividad primaria

Como en nuestro caso (**Fig. 7.2**), muchos estudios en diferentes ecosistemas han encontrado una relación entre la riqueza de especies y la productividad primaria (ej. Grime 1973, Huston 1980, Tilman 1982, 1993, Rosenzweig & Abramsky 1993). A menudo se ha comprobado que la riqueza de especies aumenta con la productividad hasta que alcanza una meseta, pasada la cual aumentos en productividad van asociados con una disminución en la riqueza. Esto es lo que en ecología se ha llamado la relación en forma de duna o montículo (*hump-shaped relationship* en inglés). Aunque se han propuesto numerosas explicaciones para este fenómeno, hay muy pocos acuerdos sobre los factores y mecanismos que controlan la relación riqueza de especies-productividad (Rosenzweig & Abramsky 1993, Abrams 1995). Algunos trabajos están directamente enfocados en la competencia de las plantas por los recursos (Tilman 1982, Rosenzweig & Abramsky 1993, Pausas 1994). En ambientes con muy bajas concentraciones de recursos, la riqueza de especies es generalmente baja porque solo unas pocas especies pueden sobrevivir. En estos ambientes, un incremento en la disponibilidad de recursos limitantes aumentará el crecimiento y la supervivencia de las distintas especies (Huston 1979, 1994). Al contrario, en un ambiente con mucha concen-

tración de recursos, un aumento de éstos resultará en una disminución de especies ya que facilita la existencia de especies muy competidoras que dominarán el sistema (Grime 1973). Contraria a esta hipótesis, otros autores (McNaugthon 1977, Connell 1978, Lubchenco 1978) se centran en el efecto de las perturbaciones, que alteran el resultado de la competencia y reducen la probabilidad de exclusión competitiva (Huston 1979, 1994). La presión de depredación ha sido considerada como una de las formas más extendidas e importantes de perturbación (Trémont 1994), la cual puede influir en la productividad de los ecosistemas (Leibold & Wilbur 1992) y en la riqueza de las especies (Lubchenco 1978). Pocos trabajos (ver **capítulo 5** y **6**) han probado una interacción fuerte entre el impacto del pastoreo y la productividad sobre la riqueza de especies. Prouxl & Mazumder (1998) sugirieron que la riqueza de especies disminuye con la intensidad de pastoreo en ecosistemas pobres en recursos porque la limitación de recursos no permite la recuperación de las plantas después de ser comidas. En nuestro trabajo, el pastoreo intenso por conejos en sistemas poco productivos produjo una disminución de la cobertura vegetal (**capítulo 5**). Esto indica que las plantas fueron incapaces de rebrotar tras ser comidas (por la falta de nutrientes y/o por la elevada presión de pastoreo), sin embargo, esta situación no condujo a una disminución en la riqueza de especies respecto al tratamiento no pastado, donde la cobertura verde aumentó. Nuestros resultados parecen sugerir que la riqueza de especies en el ecosistema estudiado está principalmente influida por la productividad más que por el efecto de los herbívoros.

Evidencias de la existencia de la relación riqueza-productividad se han acumulado a escalas locales y regionales (ver revisiones en Prouxl & Mazumder 1998 y en Pausas & Austin 2001), sin embargo, pocas veces ha sido descrita para comunidades de plantas anuales (ver Kutiel & Danin 1987, Puerto *et al*. 1990). Como sugieren en su trabajo Kutiel & Danin (1987), en el rango de productividad intermedia se facilita la existencia de una comunidad diversa de anuales con diferentes estrategias adaptativas favorecidas por la diferenciación de nicho, perturbaciones y heterogeneidad del hábitat. Por debajo de este rango, la riqueza de especies disminuye y la comunidad está compuesta por especies muy adaptadas al estrés ambiental. A medida que los recursos son más abundantes, un mayor número de especies puede repartirse los recursos en cantidad suficiente

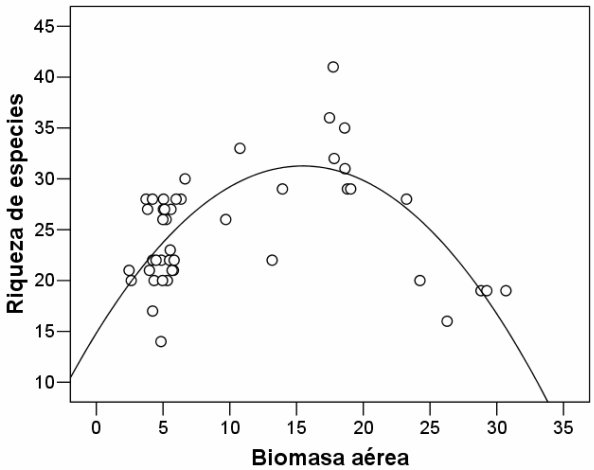

Figura 7.2: Relación entre la biomasa aérea media de la vegetación (g) y riqueza de especies, (n = 45, regresión cuadrática, $r^2 = 0.46$, $p < 0.001$). Se han incluido todos los datos desde 2002 al 2004 correspondientes a los tratamientos control (conejo+ oveja) de las zonas poco y muy productivas y al tratamiento conejo de las zonas poco productivas por su similaridad con el control.

para evitar la extinción (Tilman 1982). Por encima de este rango, la riqueza de especies disminuye aunque aumente la producción, ya que la mayor cantidad de biomasa es debida a unas pocas especies, las cuales aparentemente pueden hacer un mejor uso de los recursos, debido a sus mayores capacidades competitivas bajo estas condiciones. Los ecosistemas mediterráneos estudiados están, en general, compuestos por especies con una larga adaptación a un clima duro y con unas condiciones edáficas pobres, donde lógicamente las diferentes especies han desarrollado diversas estrategias para soportar estas condiciones pero donde la producción de biomasa no asegura necesariamente su éxito.

Modelo general de Milchunas: ¿es aplicable a nuestro sistema?

El modelo (Milchunas *et al*. 1988) predice que pastizales semiáridos con una larga historia de pastoreo solo responderán con un moderado descenso en la diversidad con aumentos en la presión de pastoreo, mientras que en condiciones más húmedas, el efecto del pastoreo debería ser más intenso (ver con más detalle en **capítulo 1**). La topografía ondulada de nuestra zona de estudio determina un gradiente de productividad primaria que permitió hallar diferencias en valores de biomasa, nutrientes y agua entre las zonas altas y bajas del ecosistema (**capítulo 6**). Estas divergencias son suficientes para aplicar las diferencias topográficas a pequeña escala como si fueran dos ambientes distintos (ver Osem *et al*. 2002, 2004, Peco *et al*. 2006) y con diferentes respuestas potenciales de la riqueza de especies al pastoreo según el modelo propuesto por Milchunas. En nuestro caso (**capítulo 6**), al no encontrar diferencias significativas respecto a la riqueza de especies entre tratamientos pastados y no pastados, podemos decir que el modelo se cumplió para las zonas altas poco productivas del sistema pero no para las zonas bajas más productivas.

Posteriores revisiones al modelo de Milchunas (Cingolani *et al*. 2005) se han basado en casos de comunidades semiáridas con larga historia de pastoreo donde la riqueza de especies no varió o lo hizo muy poco en respuesta a la intensidad de pastoreo, pero la composición de especies varió bastante, de tal manera que se rechazaría en parte el mecanismo propuesto por Milchunas. Este cambio en la composición de especies sin cambios en la riqueza también se observa en el posterior trabajo de Milchunas & Lauenroth (1993) donde usaron casos publicados en todo el mundo. Por tanto, no todas las plantas que han evolucionado en un ambiente semiárido son necesariamente resistentes o tolerantes al pastoreo. En nuestro caso, al analizar el efecto de los tratamientos de pastoreo sobre las especies más abundantes, detectamos algunos cambios a nivel de especies (**Tabla 7.1**). Los efectos fueron escasos (de las 32 especies analizadas, solo encontramos cambios en 6) y en la mayoría solo se dieron en algunos años, sin embargo, se detectan algunas tendencias que sugieren cambios futuros en la composición de especies. En las zonas poco productivas solo encontramos dos especies afectadas significativamente por el pastoreo, *Ornitopus compressus* y *Trifolium arvense* (ambas leguminosas), cuyas coberturas disminuyeron en los tratamientos pastados. En las zonas más productivas, encontramos tres especies favorecidas por el pastoreo, *Trifolium campestre*, *Bromus hordaceus* y *Gaudinia fragilis*, mientras que solo una especie, *Myosotis discolor*, redujo su cobertura en las parcelas pastadas.

Tal como se comenta en el **capítulo 1**, se han sugerido mecanismos adicionales a los propuestos por Milchunas *et al*. (1988) relacionados con la variabilidad en la intensidad de pastoreo durante el tiempo evolutivo (ver Cingolani *et al*. 2005). En general, la densidad de herbívoros domésticos y silvestres no ha sido constante a lo largo del tiempo. En la Península Ibérica, por ejemplo, las poblaciones de conejo europeo han sufrido un importante declive, desde mediados del siglo pasado, como consecuencia de la destrucción del hábitat y las epidemias (Mixomatosis y EHV) (ver

capítulo 1). En sistemas muy productivos, tales fluctuaciones habrían seleccionado dos grupos de especies; especies altas que aumentan en periodos con bajas intensidades de pastoreo, y especies bajas que aumentan en periodos de mucha intensidad (Milchunas *et al*. 1988). Cingolani *et al*. (2005) proponen además que en sistemas semiáridos las fluctuaciones en la intensidad de pastoreo también han seleccionado dos tipos de especies: especies muy resistentes al pastoreo que aumentan en periodos de alta intensidad de pastoreo, y especies menos resistentes al pastoreo, pero más adaptadas a la captación de recursos, que aumentan en periodos de baja intensidad. Cuando el número de especies de ambos tipos es similar, cambios en la intensidad de pastoreo pueden causar cambios substanciales en la composición con pocos o ningún cambio en la riqueza.

Tabla 7.1: Especies, de un total de 32, en las que se encontraron cambios significativos en su cobertura entre tratamientos en alguno de los años. Las diferencias para *Ornitopus compressus* y *Trifolium arvense* se encontraron en las sitios poco productivos, mientras que para el resto de especies se dieron en los sitios muy productivos. El análisis realizado como en **capítulo 6**, ANOVA de dos vías con tratamiento y sitio (localización de cada grupo de parcelas) usados como factor.

Especie	F	p	Conejos y ovejas	Conejos	No herbívoros
Ornitopus compressus	14.64	0.002	0 ± 0.00	0.22 ± 0.22	**1.34** ± 0.24
Trifolium arvense	20.16	0.001	2.07 ± 1.55	0.75 ± 0.42	**6.05** ± 1.15
Trifolium campestre	7.07	0.017	**8.62** ± 0.76	3.81 ± 1.69	1.77 ± 0.67
Myosotis discolor	6.77	0.029	0.94 ± 0.33	0.57 ± 0.39	**4.71** ± 1.90
Bromus hordaceus	11.72	0.004	**7.20** ± 1.50	4.11 ± 1.59	0.71 ± 0.26
Gaudinia fragilis	4.00	0.007	**16.67** ± 8.10	**14.54** ± 8.91	1.55 ± 0.54

Falta de efectos sobre la riqueza: otras explicaciones posibles

La falta de efectos de los herbívoros sobre la riqueza de especies pudieron ser debidos a diversos factores, algunos ya comentados con anterioridad (**capítulo 6**), como una presión de pastoreo no constante dentro del año y entre años (**Tabla 7.2**) o bien una selectividad del herbívoro diferente a la esperada por su tamaño. Por ejemplo, en ambientes poco productivos donde las especies dominantes contienen grandes concentraciones de metabolitos secundarios y son pobres en nutrientes, los pequeños herbívoros seleccionarían para comer especies subordinadas palatables y disminuirían la diversidad. De ésta manera si el conejo fuera más generalista de lo pensado inicialmente tendría pocos efectos sobre la riqueza de especies. Por otro lado, ambos herbívoros han podido seleccionar positivamente para comer la misma especie dominante, muy tolerante al pastoreo, o bien, que uno de los herbívoros haya seleccionado positivamente una especie subordinada y el otro una especie dominante más competitiva, con lo que el efecto sobre la riqueza de especies se compensaría (Ritchie & Olff 1999). Otra posible explicación para la falta de efectos en la riqueza es el relativo corto periodo de tiempo transcurrido desde que se cercaron los tratamientos en 2001, lo que por otro lado indica que la tasa de recuperación de la vegetación anual tras el cese del pastoreo es muy lenta. Es importante tener en cuenta que el área alrededor de cada tratamiento (parcelas de 6 m x 6 m) está rodeado por zonas pastadas, con vegetación similar a la de los experimentos, y de donde probablemente las especies sensibles al pastoreo han desaparecido

hace tiempo. Como la capacidad dispersante de muchas de las especies de zonas áridas y semiáridas (exceptuando las compuestas con dispersión por viento) es bastante limitada (Ellner & Shmida 1981, Azcárate *et al*. 2002), cambios a corto plazo en la vegetación tras la exclusión del pastoreo son poco probables. Los cambios posiblemente se darán a más largo plazo a través de la colonización por especies raras poco tolerantes al pastoreo, que se han mantenido en el banco de semillas del área pastada y/o en refugios naturales protegidos del pastoreo como pueden ser rocas y arbustos. En dehesas se asume que las especies raras, que pueden representar el 47% de la riqueza total, se mantienen en la comunidad como resultado de su persistente banco de semillas (Peco *et al*. 1998).

Tabla 7.2: Número medio ± error típico de excrementos de conejo y oveja por cada tratamiento y mes en zonas poco y muy productivas.

		Nº medio de excrementos/m²	
Zonas poco productivas			
Tratamiento	**Año**	**Conejo**	**Oveja**
Conejo y oveja	2002	20.4 ± 4.3	1.9 ± 0.8
	2003	14.5 ± 1.4	1.2 ± 0.6
	2004	21.3 ± 5.4	0.3 ± 0.1
Conejo	2002	69.8 ± 16.8	0
	2003	54.2 ± 8.7	0
	2004	123.6 ± 37.9	0
No herbívoros	2002	0	0
	2003	0	0
	2004	0	0
Zonas muy productivas			
Tratamiento	**Año**	**Conejo**	**Oveja**
Conejo y oveja	2002	22.4 ± 12.2	6.3 ± 2.6
	2003	14.4 ± 5.8	2.1 ± 0.8
	2004	22.0 ± 8.6	0.5 ± 0.2
Conejo	2002	43.3 ± 20.9	0
	2003	15.9 ± 6.5	0
	2004	31.1 ± 14.5	0
No herbívoros	2002	0	0
	2003	0	0
	2004	0	0

El uso de parcelas de exclusión: los efectos de separar herbívoros

El uso de tratamientos de exclusión en experimentos de campo tiene algunas complicaciones específicas. Aplicar un tratamiento (es decir, excluir una especie de herbívoro en nuestro caso) no tiene porque forzosamente implicar que otro organismo (en nuestro caso, las plantas) responda en ese mismo momento, ya que estos tratamientos bióticos no son constantes en tiempo ni en magnitud. Por otro lado, aunque el tratamiento experimental en este tipo de estudios produce un gradiente en la diversidad de herbívoros, el diseño experimental no permite estudiar los efectos de cada especie individualmente, ya que es bastante complicado excluir herbívoros pequeños sin excluir también a los grandes. Por otro lado, aunque se pueden excluir ciertos tipos de herbívoros, siempre hay otros no excluidos, como es el caso de insectos u organismos del suelo, como nemátodos, que están presentes en el tratamiento no pastado y que pueden afectar con intensidad a la abundancia de plantas (Ritchie & Tilman 1992, De Deyn *et al*. 2003). Sin embargo, en muchos

casos esta es la mejor y única manera de llevar a cabo experimentos de exclusión de herbívoros en sistemas naturales complejos.

Una complicación añadida al uso de tratamientos de exclusión es lo que podríamos denominar "efecto valla", es decir, el efecto que puede producir el dispositivo experimental en los herbívoros, y que es totalmente impredecible. En nuestro caso, comprobamos que las parcelas que excluían ovejas pero no conejos fueron más utilizadas por los conejos que el tratamiento control, es decir, la situación natural sin cercar (**capítulo 6**). Nosotros atribuimos este efecto al hecho de que el conejo podría sentirse más seguro dentro de las parcelas que fuera, ya que el tamaño de la parcela dificultaría, por ejemplo, el ataque de las aves rapaces. Al representar gráficamente la intensidad de uso por el conejo de cada tratamiento por mes, año y productividad descubrimos además ciertos patrones interesantes (**Fig. 7.3**). Comparando el tratamiento conejo con el tratamiento control se comprueba que en zonas poco productivas, el tratamiento conejo, además de ser más usado, refleja claramente la dinámica poblacional del conejo durante los tres años muestreados. Se observa un aumento del número de excrementos que comienza alrededor de marzo-abril, dependiendo del año y que coincide con el máximo en la reproducción del conejo y otro pico en octubre-noviembre, coincidiendo con las primeras lluvias. Sin embargo, en las zonas más productivas, el patrón difiere, el uso de ambos tratamientos es prácticamente paralelo, dándose un aumento en la intensidad de uso coincidiendo con el inicio del verano, lo que es totalmente coincidente con nuestros resultados (**capítulo 3** y **4**). Además, al separar el uso de los tratamientos que hacen adultos y juveniles (**Fig. 7.4**), vemos que el mismo patrón se mantiene para adultos y juveniles en las zonas poco productivas, mientras que las zonas muy productivas son evitadas por los juveniles, lo que refuerza los resultados obtenidos en el **capítulo 4**. Al contrario que en las zonas menos productivas, en las más productivas, los conejos prefieren utilizar el tratamiento pastado por las ovejas (en 2003 y 2004) lo que sugiere un efecto facilitador de las ovejas y/o de la siega sobre el conejo. Bakker (2003) encontró que los conejos preferían comer en lugares pastados previamente por las vacas ya que la altura de la vegetación se reducía y resultaba más fácil de alcanzar por éstos. Los conejos, en general, se ven atraídos por la vegetación de baja estatura (**capítulo 4**), bien porque favorece una conducta antidepredatoria, por un aumento en las tasas de ingestión o por ambas razones (Iason *et al*. 2002).

Perspectivas de investigación

El efecto que los pequeños herbívoros, como los conejos, tienen sobre la vegetación es todavía bastante desconocido a nivel mundial, aunque se ha hipotetizado que su influencia en la estructura de las comunidades vegetales y en la función de los ecosistemas puede llegar a ser considerable y mucho más fuerte de lo esperado por sus abundancias (ver Power *et al*. 1996, Keesing 2000). El papel de los pequeños herbívoros merece mucha más atención de la que ha recibido hasta ahora, desde los más pequeños, como topillos, hasta los de mayor tamaño, como conejos o liebres, los cuales pueden tener efectos inesperados en el desarrollo de la vegetación, especialmente a través de sus capacidades para excavar (Van der Wal *et al*. 2000). En este sentido, pueden abrirse nuevas líneas de investigación donde sería interesante profundizar en el concepto de larga historia evolutiva de pastoreo. Hasta ahora dicho concepto solo ha sido usado para los grandes herbívoros (Milchunas *et al*. 1988) y debería ampliarse también para los pequeños herbívoros, que como en el caso del conejo europeo, pueden alcanzar grandes densidades y han coevolucionado con la vegetación posiblemente modelando el ecosistema donde viven.

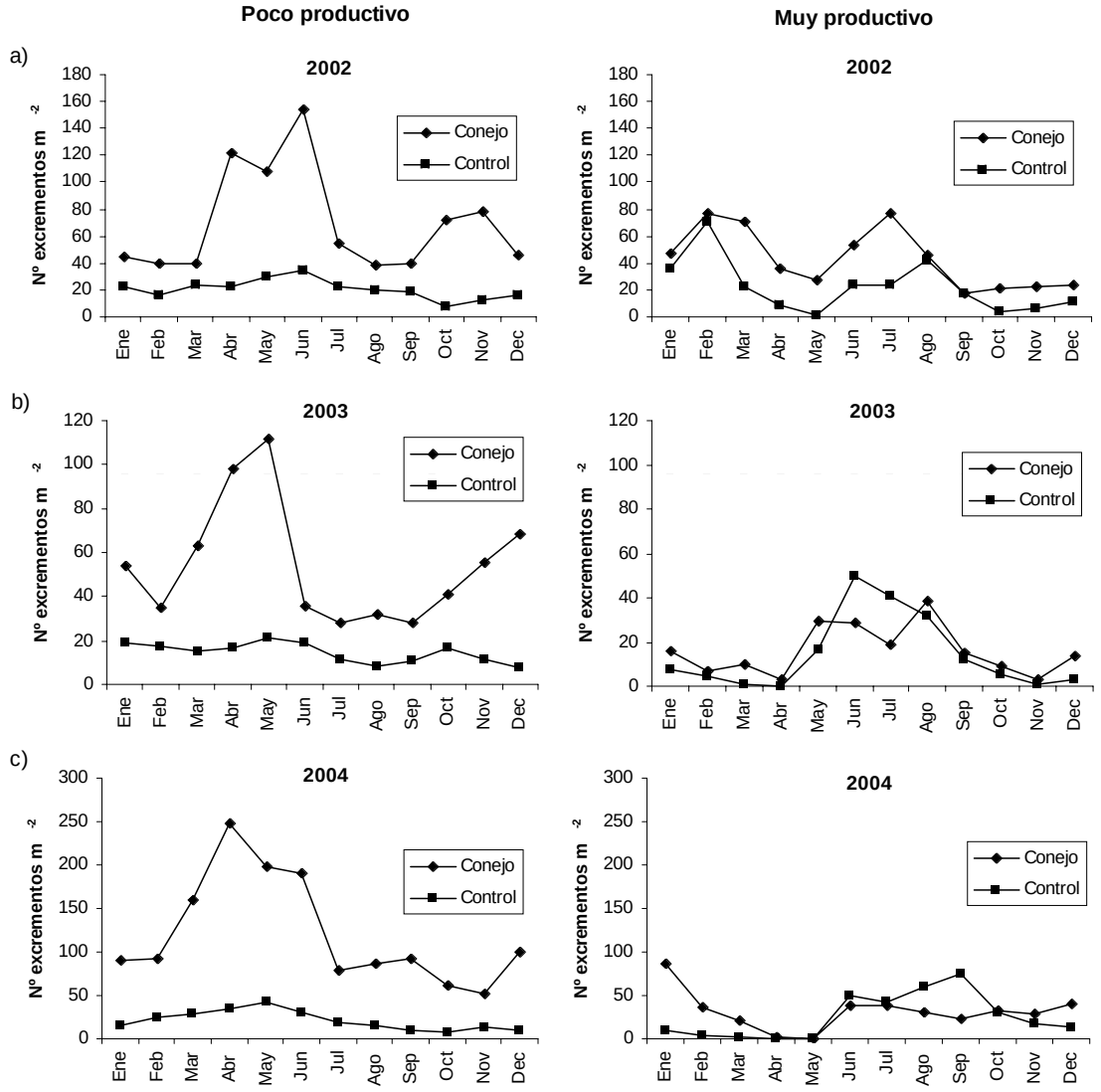

Figura 7.3: Número medio de excrementos por m² y mes en a) 2002, b) 2003 y c) 2004, en los tratamientos conejo y control (conejo + oveja) en las zonas altas poco productivas y zonas bajas muy productivas del área de estudio.

A través de las estructuras que crean, los pequeños herbívoros excavadores también pueden afectar a la distribución espacial de la vegetación y a diversas características de la comunidad vegetal. A lo largo y ancho del hábitat que ocupan, los conejos prefieren unos sitios frente a otros para la construcción de madrigueras. Como moverse lejos de la madriguera implica para el animal un mayor riesgo de depredación, verdadero o percibido, el conejo busca alimento desde este punto central (teoría del "central-place foraging" (Orians & Pearson 1978)). Como consecuencia deben darse gradientes en la intensidad de uso alrededor de la madriguera, de tal manera que es de esperar que a medida que nos alejamos de ésta se de un aumento en la altura y la cobertura de la vegetación. Este fenómeno ha sido observado con otros pequeños herbívoros que viven en madrigueras, como es el caso de las pikas (Huntly *et al*. 1986, 1987, Holmes 1991) y también en conejos (Bakker *et al*. 2005, Gálvez *et al*. en prensa). Además, diferentes trabajos corroboran que

el pastoreo repetitivo alrededor de la madriguera puede estimular el rebrote de tallos frescos y aumentar el contenido en nitrógeno de la vegetación, es decir, que a través del pastoreo, los herbívoros pueden facilitarse a ellos mismos o bien a otras especies de herbívoros. Este tipo de facilitación se ha demostrado en barnaclas (Ydenberg & Prins 1981), gansos (Hik & Jefferies 1990), liebres (Van der Wal *et al*. 2000) y conejos (Bakker *et al*. 2005) y es la base de la teoría de la compensación por los herbívoros de McNaughton (1984). ¿Es posible la existencia de este efecto "facilitador" del conejo en ambientes mediterráneos semiáridos caracterizados por la escasez de nutrientes en el suelo?

Respecto a la relación herbívoro grande-herbívoro pequeño, un campo que aún está por explorar es como la presencia o ausencia de grandes herbívoros afecta a la diversidad y abundancia de los pequeños. Por ejemplo, se ha comprobado en la sabana africana que la exclusión de los grandes herbívoros provoca un incremento en la abundancia de pequeños herbívoros que influyen fuertemente en la dinámica de la comunidad vegetal (Kessing 2000). En sistemas como el estudiado en este trabajo, donde conviven herbívoros silvestres y domésticos, sería interesante para la gestión de especies y ecosistemas estudiar, tal como se adelanta en el **capítulo 3**, de qué manera interaccionan ambos herbívoros y si se da competencia por los recursos.

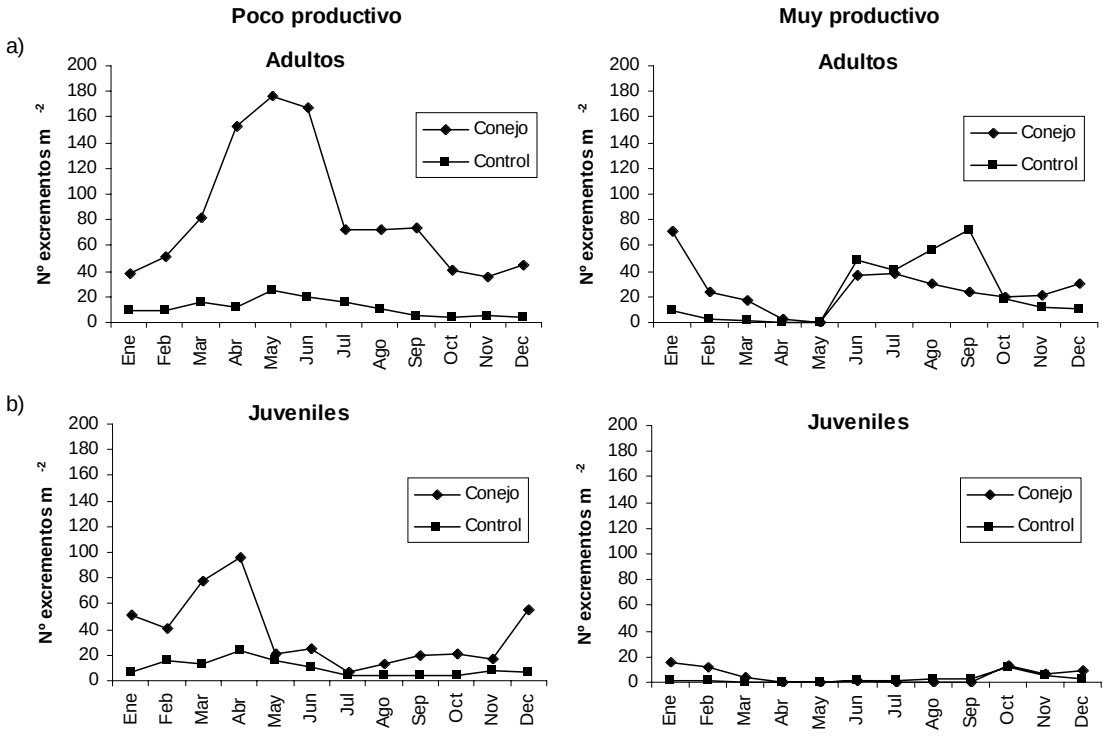

Figura 7.4: Número medio de excrementos por m² y mes de a) conejos adultos y b) conejos juveniles. Los excrementos fueron recogidos en el 2004, en los tratamientos conejo y control (conejo + oveja) en las zonas altas poco productivas y zonas bajas muy productivas del área de estudio.

La influencia de los herbívoros en la distribución espacial de la fertilidad y el ciclo de nutrientes debido a la deposición de excrementos y orina ha sido reconocida hace tiempo (Haynes & Williams 1993, Steinauer & Collins 1995). Los herbívoros pueden tener también un efecto indirecto en el ciclo de nutrientes a través de su influencia en la composición de la vegetación (Pastor *et al*. 1993, Ritchie *et al*. 1998, Olofsson & Osaken 2002). Se ha comprobado que el efecto de los herbívoros en el ciclo de nutrientes puede depender del tipo de hábitat y de la especie de herbívoro, por ejemplo, a través de diferencias en el patrón espacial de deposición y volumen de las heces (Bakker *et al*. 2004). Faltaría conocer si los efectos de los herbívoros sobre el ciclo de nutrientes pueden ser diferentes en un gradiente de productividad. De esta manera, la conexión entre los factores que limitan el crecimiento de las plantas y la presión por los herbívoros podría ayudarnos a entender y predecir el efecto de los herbívoros sobre diferentes hábitats (Olff & Ritchie 1998, Huisman *et al*. 1999). Por ejemplo, es de suponer que la ausencia de herbívoros en nuestro sistema provoque un efecto diferente en la parte alta o baja del ecosistema que hemos estudiado. En las partes altas menos productivas, el suelo se vería empobrecido limitando el crecimiento de las plantas y afectando a la riqueza de especies.

Conclusiones generales

1. El gradiente topográfico determina diferencias de humedad y fertilidad del suelo entre las zonas altas y bajas de la dehesa siendo uno de los factores más importantes que influyen sobre la productividad primaria, en la abundancia y calidad de la vegetación herbácea, así como en la localización espacial del refugio para los conejos. La mayor humedad de las zonas bajas permite un retraso en la fenología de la vegetación herbácea, que durante el verano puede permanecer más tiempo verde, convirtiéndose en un foco de atracción para los herbívoros. De esta manera, la topografía y los factores influidos por ésta, establecen las diferencias en el uso espacial y temporal del ecosistema por los herbívoros de diferente tamaño.

2. Para los conejos, la selección y uso del espacio está muy influido por el riesgo de depredación y la disponibilidad de comida, mientras que para las ovejas lo está por la abundancia de alimento. Estos resultados coinciden con lo esperado para herbívoros pequeños selectivos y herbívoros grandes generalistas. Los factores que afectan al uso espacial de la dehesa por conejos y ovejas son similares en invierno y primavera, pero cambian drásticamente con la llegada del verano y la desaparición de los recursos. La producción primaria del ecosistema no es suficiente para mantener al herbívoro grande, y la distribución del pequeño pasa a estar más influida por el alimento que por el riesgo de depredación. En verano, los conejos, principalmente los individuos adultos, usan más las zonas bajas productivas, donde aún hay alimento verde pero son más vulnerables frente a los depredadores.

3. Para el conejo, la localización de las madrigueras en el territorio es uno de los factores más importantes que influyen en la selección de los lugares donde alimentarse. Al estar las madrigueras situadas en las zonas menos productivas de la dehesa, se genera un conflicto entre la necesidad de conseguir alimento nutritivo y la necesidad de protegerse. Este conflicto difiere con la edad del animal. Durante todo el año, los conejos juveniles seleccionan para alimentarse áreas con una alta densidad de madrigueras, de ésta manera, pueden minimizar la distancia de escape frente a los depredadores. Las zonas bajas de la dehesa no son usadas por los conejos juveniles debido a la ausencia de refugio. Los conejos adultos son más plásticos y más independientes de la abundancia de madrigueras, seleccionan toda la dehesa, pero evitan las zonas con vegetación

herbácea voluminosa. Alimentarse en áreas con vegetación baja les asegura mayor visibilidad para detectar a los depredadores.

4. En general, los conejos ajustan su selectividad a los cambios estacionales en la abundancia y tipo de alimento. La cecotrofia puede ser un rasgo muy valioso para el conejo, especialmente en ecosistemas mediterráneos caracterizados por su pobreza en recursos y la dureza del verano.

5. Los resultados obtenidos sugieren que la alta heterogeneidad de hábitats típicos de los ecosistemas de dehesa, y mantenidos en parte por el uso tradicional del suelo, permitiría la coexistencia de herbívoros de diferente tamaño y mantener poblaciones viables de conejo, ya que se favorece la permacencia de hábitats adecuados para las distintas clases de edad. El mantenimiento de la transhumancia puede favorecer la supervivencia de las poblaciones de conejo en verano.

6. Los conejos consumen una mayor proporción de biomasa aérea en las zonas poco productivas que en las más productivas, el 42% frente al 18% del total de la vegetación disponible. Los herbívoros influyen fuertemente en la estructura de la vegetación, área y subterránea, pero no se detectan grandes diferencias entre los tratamientos pastados por conejos y los pastados por conejos y ovejas.

7. La exclusión de herbívoros en zonas poco productivas provoca un aumento de la altura y cobertura de la vegetación, y como consecuencia un aumento en la biomasa aérea. Al contrario, en zonas muy productivas, la presencia de herbívoros provoca un aumento en la cobertura verde, posiblemente porque la mayor disponibilidad de agua y nutrientes permite el rebrote de la plantas tras ser comidas. En ambas zonas, la ausencia de herbívoros induce a un aumento de la necromasa, pero los resultados sugieren que las consecuencias ecológicas a corto plazo serán diferentes entre zonas altas y bajas, ya que el acumulo de materia vegetal muerta en las zonas más productivas puede terminar bloqueando la productividad del sistema.

8. Los herbívoros reducen la cantidad de raíces en las zonas poco productivas pero la aumentan en las más productivas, lo que es consistente con su efecto en la parte área. Verticalmente, las raíces aparecen principalmente concentradas en los primeros cuatro centimetros de suelo. Esta distribución parece estar más modulada por la presencia de agua y nutrientes que por el herbivorismo. El ratio raíz:tallo aumenta con el pastoreo, indicando que las plantas comidas invierten más en raíces, favoreciendo la absorción de agua y nutrientes, para recuperar los tejidos perdidos en la parte aérea.

9. No se detectan efectos de los herbívoros sobre la riqueza de especies, equitatividad y diversidad de la vegetación. El corto periodo de tiempo transcurrido desde la exclusión de los herbívoros, una presión de pastoreo no constante y diferente a la esperada, la larga historia de uso por herbívoros domésticos y silvestres y/o una menor selectividad del conejo pueden haber influido este resultado. Además, para éstas comunidades de plantas de ecosistemas semiáridos, los factores abióticos, tales como la irregularidad en las precipitaciones, juegan un papel muy potente determinando cambios en el sistema.

10. Sí se detecta un fuerte impacto de los herbívoros sobre las leguminosas. En las zonas poco productivas, los conejos selecciona positivamente éstas especies, más ricas en nutrientes, de tal manera que disminuyen su cobertura. Al contrario, en las zonas más productivas, la cobertura de leguminosas aumenta con el pastoreo. En éstas zonas, la presión de los herbívoros sobre las especies más dominantes permite la apertura de espacios donde pueden instalarse las legumino-

sas. De alguna manera, los herbívoros si estan afectando a la composición de especies. A corto plazo el efecto del herbivorismo puede quedar enmascarado por el efecto de los factores abióticos.

Bibliografía

Abrams, P.A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: What does competition theory predict? Ecology 76: 2019-2027.

Azcaráte, F.M., Sánchez, A.M., Arqueros, L. & Peco, B. 2002. Abundance and habitat segregation in Mediterranean grassland species: the importance of seed weight. Journal of Vegetation Science 13: 159-166.

Bakker, E.S. 2003. Herbivores as mediators of their environment: the impact of large and small species on vegetation dynamics. Tesis doctoral, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.

Bakker, E.S., Olff, H., Boekhoff, M., Gleichman, J.M. & Berendse, F. 2004. Impact of herbivores on N cycling: contrasting effects of small and large species. Oecologia 138: 91-101.

Bakker, E.S., Reiffers, R.C., Olff, H. & Gleichman, J.M. 2005. Experimental manipulation of predation risk and food quality: effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. Oecologia 146: 157-167.

Cingolani, A.M., Noy-Meir, I. & Díaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. Ecological Aplications15: 757-773.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.

De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Zoomer, H.R., Berg, M.P., de Ruiter, M.P., Verhoef, H.A., Bezemer, T.M. & van der Putten, W.H. 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. Nature 422: 711-713.

Ellner, S. & Shmida, A. 1981. Why are adaptations for long-range dispersal rare in desert plants? Oecologia 51: 133-144.

Gálvez, L., López-Pintor, A., de Miguel, J.M., Alonso, G., Rueda, M., Rebollo, S. & Gómez-Sal, A. En prensa. Ecosystem engineering effects of European rabbits in a Mediterranean habitat. En: Lagomorph Biology: Evolution, Ecology and Conservation. Springer, Heidelberg.

Grime, J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature 242: 344-347.

Haynes, R.J. & Williams, P.H. 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. Advances in Agronomy 49: 119-199.

Hik, D.S. & Jefferies, R.L. 1990. Increases in the net above-ground primary production of a salt-marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization model. Journal of Ecology 78: 180-195.

Holmes, W.G. 1991. Predation risk affects foraging behaviour of pikas: observational and experimental evidence. Animal Behaviour 42: 111-119.

Huisman, J., Grover, J.P., Van der Wal, R. & Van Andel, J. 1999. Competition for light, plant-species replacement and herbivore abundance along productivity gradients. En: Olff, H., Brown, V.K. & Drent, R.H. (eds.), Herbivores: between plants and predators. Blackwell Science, Oxford, England, pp. 239-269.

Huntly, N.J. 1987. Influence of refuging consumers (Pikas: *Ochotona princeps*) on subalpine meadow vegetation. Ecology 68: 274-283.

Huntly, N.J., Smith, A.T., & Ivins, B.L. 1986. Foraging behaviour of the Pika (*Ochotona princeps*), with comparisons of grazing versus haying. Journal of Mammalogy 67: 139-148.

Huston, M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. American Naturalist 113: 81-101.

Huston, M.A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. Journal of Biogeography 7: 147-157.

Huston, M.A. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.

Iason, G.R., Manso, T., Sim, D.A. & Hartley, F.G. 2002. The functional response does not predict the local distribution of European Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on grass swards: experimental evidence. Functional Ecology 16: 394-402.

Kessing, F. 2000. Cryptic consumers and the ecology of an African Savanna. Bioscience 50: 205-215.

Kutiel, P. & Danin, A. 1987. Annual-species diversity and aboveground phytomass in relation to some soil properties in the sand dunes of the northern Sharon Plains, Israel. Vegetatio 70: 45-49.

Leibold, M.A. & Wilbur, H.M. 1992. Interactions between food-web structure and nutrients on pond organisms. Nature 360: 341-343.

Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. American Naturalist 112: 23-39.

McNaughton, S.J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role empiricism in ecology. American Naturalist 111: 515-525.

McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. American Naturalist 124: 863-886.

Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grasslands community structure. American Naturalist 132: 87-106.

Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soil over a global range of environments. Ecological Monographs. 63: 327-366.

Olff, H. & Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology and Evolution 13: 261-265.

Olofsson, J., & Osaken, L. 2002. Role of litter deposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litter bag experiment. Oikos 96: 507-515.

Orians, G.H. & Pearson, N.E. 1978. On the theory of central place foraging. En: Horn, D.J., Stairs, G.R. & Mitchell, R.D. (eds), Analysis of ecological systems. Ohio State University Press, Columbus, USA, pp. 155-177.

Osem, Y., Perevolotsky, A., & Kigel, J. 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale and temporal variation in primary productivity. Journal of Ecology 90: 936-946.

Osem, Y., Perevolotsky, A. & Kigel, J. 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. J. Ecol. 92: 297-309.

Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F. & Cohen, Y. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. Ecology 74: 467-480.

Pauses, J.G. & Austin, M.P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments : An appraisal. Journal of Vegetation Science 12: 153-166.

Pausas, J.G. 1994. Species richness patterns in the understorey of Pyrenean Pinus sylvestris forest. Journal of Vegetation Science 5: 517-524.

Peco, B., Espigares, T., & Levassor, C. 1998. Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean pastures. Applied Vegetation Science 1: 21-28.

Peco, B., Sánchez, A.M. & Azcárate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. Agriculture, Ecosystems and Environment 113: 284-294.

Proulx, M. & Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. Ecology 79: 2581-2592.

Power, M.E., D Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco & R.T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. BioScience 46: 609-620.

Puerto, A., Rico, M., Matias, M.D. & García, J.A. 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grassland related to trophic status and grazing intensity. Journal of Vegetation Science 1: 445-452.

Rosenzweig, M.L. & Abramsky, Z. 1993. How are diversity and productivity related. En: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.), Species diversity in biological communities. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, USA, pp. 52-65.

Ritchie, M.E. & Tilman, D. 1992. Interspecific competition among grasshoppers and their effect on plant abundance in experimental field environments. Oecologia 89: 524-532.

Ritchie, M.E., Tilman, D. & Knops, J.M.H. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. Ecology 79: 165-177.

Ritchie, M.E. & Olff, H. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. En: Olff, H., Brown, R.H. and Drent, R.H. (eds.), Herbivores: Between Plants and Predators. Blackwell Science Ltd, Oxford, England, pp 175-204.

Steinauer, E.M. & Collins, S.L. 1995. Effects of urine deposition on small scale patch structure in prairie vege-

tation. Ecology 76: 1195-1205.

Tilman, D.L. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press.

Tilman, D.L. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation. Ecology 74: 2179-2191.

Trémont, R.M. 1994. Life-history attributes of plants in grazed and ungrazed grasslands on the Northern Tablelands of New South Wales. Australian Journal of Botany 42: 511-530.

Van der Wal, R., Van Wijnen, H., Van Wieren, S., Beucher, O. & Bos, D. 2000. On facilitation between herbivores: How Brent Geese profit from brow hares. Ecology 81: 869-980.

Ydenberg, R.C. & Prins, H.H.T. 1981. Spring grazing and the manipulation of food quality by barnacle geese. Journal of Applied Ecology 18: 709-720.