



**2025** | **16-20**  
**GIJÓN** | **JUNIO**

**9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL**

**9CFE-1294**

Actas del Noveno Congreso Forestal Español  
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**  
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza





## Efectos individuales y combinados de distintos herbívoros ungulados sobre las propiedades ecosistémicas de la dehesa

DELGADO-GALÁN, A. (1), GÓMEZ-APARICIO, L. (1), AGUILERA-GUTIÉRREZ, L. (1), ALBA-GUTIÉRREZ, M. (1), CID-ALARCÓN, A. (1), FERNÁNDEZ-REBOLLO, P. (2), GALLEGO-TÉVAR, B. (3), GAYTÁN, A. (1), GUTIÉRREZ-GONZALEZ, E. (1), MARTÍNEZ-MUÑOZ, M. (1), MARTINS-NOGUEROL, R. (3), MELCHIORRE, G. (1), SOLERA-ÁLVAREZ, P.J. (1) y PÉREZ-RAMOS, I.M. (1)

(1) IRNAS-CSIC, Dpto. de Biogeoquímica, Ecología Vegetal y Microbiana.

(2) Universidad de Córdoba, ETSIAM, Dpto. Ingeniería Forestal

(3) Universidad de Sevilla, Dpto. Biología Vegetal y Ecología.

### Resumen

La herbivoría por grandes ungulados es una de las perturbaciones más relevantes para los ecosistemas terrestres, y su efecto sobre el ecosistema depende de la identidad del herbívoro. A pesar del potencial de las interacciones ecológicas que se establecen de forma natural entre grupos funcionales de ungulados, pocos estudios han explorado los efectos individuales e interactivos de distintos herbívoros sobre el funcionamiento del ecosistema que comparten. Con el objetivo de cuantificar el efecto de distintas combinaciones de ganado sobre tres propiedades ecosistémicas clave (diversidad de plantas, digestibilidad del pasto y biomasa vegetal), hemos muestreado 24 dehesas de Sierra Morena que representan ocho escenarios ganaderos diferentes. Nuestros cercados de exclusión ganadera nos han permitido testar un efecto a corto plazo (15 meses) del pastoreo, que aumenta la diversidad, disminuye la biomasa vegetal y mejora la calidad nutritiva del pasto. A largo plazo, hemos observado que el ganado ovino disminuye la diversidad de herbáceas, y el bovino reduce mucho la cantidad de pasto disponible, mientras que el porcino no tiene efectos perjudiciales sobre las propiedades medidas. Además, nuestros resultados proporcionan información útil sobre los beneficios del ganado mixto para optimizar los servicios ecosistémicos del pasto de la dehesa.

### Palabras clave

Interacciones planta-herbívoro, ecología de comunidades, servicios ecosistémicos, sistemas agrosilvopastorales.

### 1. Introducción

La herbivoría por ungulados silvestres y domésticos ha sido identificada como una de las perturbaciones más importantes para los ecosistemas terrestres debido a su gran influencia en una amplia variedad de propiedades del ecosistema (HUNTLY, 1991; MILCHUNAS *etal.*, 1998). Los herbívoros no solo actúan como agentes directos de perturbación del suelo a través del pisoteo y la producción de desechos metabólicos (STAVI *etal.*, 2021; WANG & WESCHE, 2016), sino que también pueden alterar indirectamente el funcionamiento del ecosistema a través de su papel como consumidores de biomasa vegetal (KNOPS *etal.*, 2000; RITCHIE



etal., 1998).

El papel de las interacciones planta-herbívoro en el funcionamiento del ecosistema depende en gran medida de las características funcionales de las especies de herbívoros, variando significativamente entre grupos funcionales con diferentes preferencias alimenticias, hábitos de forrajeo y requerimientos energéticos (ROOK et al., 2004; WALKER, 1994). A pesar del potencial de las interacciones entre diferentes grupos funcionales de herbívoros, pocos estudios han examinado experimentalmente los efectos individuales y combinados que ejercen distintos grupos de herbívoros en los ecosistemas que comparten (LIU et al., 2015).

Los ecosistemas silvopastorales mediterráneos (denominados “dehesas” en España o “montados” en Portugal) constituyen un excelente escenario para estudiar los efectos individuales e interactivos de los herbívoros porque albergan una amplia variedad de herbívoros domésticos y silvestres que coexisten en diversas combinaciones según las estrategias de manejo implementadas por los ganaderos. Estos ecosistemas se utilizan principalmente para proveer pastos al ganado, compuesto principalmente por ovejas, vacas y cerdos ibéricos. Sin embargo, las poblaciones de herbívoros que sustentan estos ecosistemas están experimentando cambios drásticos en las últimas décadas, en gran parte promovidos por cambios en las demandas de la industria alimentaria, así como por otras cuestiones socio-económicas derivadas del manejo diferencial de los distintos tipos de ganado (HARTEL & PLIENINGER, 2014). Así, un alto porcentaje de las dehesas mediterráneas están reemplazando el ganado ovino por el bovino y están aumentando la presencia del cerdo ibérico, como consecuencia de la mayor rentabilidad de estos dos tipos de ganado.

Todos estos cambios podrían desencadenar modificaciones relevantes en muchas propiedades del ecosistema debido a las diferentes preferencias alimenticias y comportamientos de forrajeo de estos grupos de ungulados. Sin embargo, se desconoce aún cómo diferentes combinaciones de herbívoros domésticos podrían modificar el funcionamiento del ecosistema, a pesar de su enorme potencial para mejorar la gestión de los ecosistemas de dehesa.

## 2. Objetivos

El objetivo general del estudio consiste en cuantificar los efectos individuales e interactivos de diferentes tipos de ungulados domésticos sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas de dehesas. Más concretamente, queremos comprender cómo vacas, cerdos y ovejas influyen de manera diferente en la diversidad taxonómica, la digestibilidad y la productividad del pasto. Además de su alto interés científico, este estudio lleva implícita una alta relevancia desde un punto de vista aplicado, pues aportará información útil a los gestores y propietarios de las fincas sobre las mejores combinaciones de ungulados que permiten maximizar los principales servicios ecosistémicos que proporcionan estos sistemas.



### 3. Metodología

Se seleccionaron 24 dehesas distribuidas equitativamente en tres provincias del suroeste de España (Huelva, Sevilla y Córdoba), que albergan diferentes combinaciones de las tres especies de ungulados domésticos que comúnmente pastan en este tipo de ecosistemas (vacas, ovejas y cerdos ibéricos). Así, las dehesas seleccionadas representaron ocho escenarios diferentes de manejo ganadero según la presencia de una, dos (con todas las combinaciones posibles), tres o ninguna de estas especies focales de ungulados. En cada una de las 24 dehesas, se establecieron cinco parcelas cercadas para excluir a los grandes mamíferos (usadas como control), las cuales se compararon con otras cinco parcelas adyacentes sometidas a pastoreo en tiempo real. Por un lado, la comparación entre dentro y fuera de los cercados nos permitió ver efectos a corto plazo de cada tipo de ganado. Por otro lado, comparamos parcelas fuera de cercado de fincas con distintos escenarios ganaderos para ver los efectos a largo plazo.

La abundancia y composición de las especies de plantas se determinaron en el pico de máximo crecimiento vegetativo (es decir, a mediados de la primavera de 2024, una temporada de crecimiento después de la instalación de los tratamientos de exclusión) utilizando cuatro cuadrantes de PVC de  $21 \times 21$  cm (divididos a su vez en nueve cuadrados de  $7 \times 7$  cm). Las frecuencias de las especies se calcularon en cada una de las 240 parcelas experimentales (es decir, 24 dehesas  $\times$  2 tratamientos de exclusión  $\times$  5 réplicas) a partir del número de cuadrados donde cada especie de planta estuvo presente. Este tamaño de cuadrante se utiliza comúnmente para el muestreo de plantas en comunidades herbáceas mediterráneas ricas en especies (OSEM et al. 2002). Estos datos se utilizaron para calcular el índice de diversidad de Shannon-Wiener con el paquete `vegan` v. 2.6.4 (OKSANEN et al., 2024). La biomasa aérea producida en cada una de las 240 parcelas experimentales se recolectó utilizando cuadrantes adyacentes de  $50 \times 50$  cm. Dichas muestras se utilizaron para estimar la calidad del forraje mediante la técnica de espectroscopía de reflectancia en el infrarrojo cercano (Vis-NIRS), la cual proporcionó un índice de digestibilidad enzimática de la materia orgánica.

Todos los análisis se realizaron usando la versión 4.4.2 de R (R CORE TEAM, 2024). Se aplicaron modelos mixtos lineales con el paquete `lme4` v. 1.1-35.5 (BATES et al., 2015) para analizar el efecto del escenario ganadero, la exclusión de ungulados, y la interacción de ambos factores sobre las tres propiedades del ecosistema medidas (diversidad taxonómica, digestibilidad del pasto y biomasa vegetal). La finca fue incluida como factor aleatorio en los modelos y se utilizó el paquete `DHARMA` v. 0.4.7 (HARTIG, 2024) para el diagnóstico de los residuos. Para evaluar las diferencias entre las ocho categorías de escenario ganadero, se llevaron a cabo comparaciones post-hoc de las parcelas fuera de cercado utilizando el test de Tukey del paquete `emmeans` v. 1.10.6 (LENTH, 2024). Los mismos modelos mixtos se repitieron sustituyendo el factor “escenario ganadero” por tres factores que representan la presencia/ausencia de cada especie de ungulado, e incluyendo la exclusión de ungulados y todas las posibles combinaciones de estas cuatro variables como predictores de las propiedades ecosistémicas. Para el manejo y la visualización de los datos usamos `tidyverse` v. 2.0.0 (WICKHAM et al., 2019).

#### 4. Resultados

El factor “escenario ganadero” afectó de manera significativa a la diversidad de especies (aunque sólo marginalmente) y a la biomasa, mientras que el factor “exclusión” afectó muy significativamente a las tres variables estudiadas (Tabla 1). No se dio en ningún caso interacción significativa entre ambos factores.

*Tabla 1. Resultados de los modelos mixtos lineales generalizados que analizan el efecto del escenario ganadero, las exclusiones de ungulados, y la interacción entre estas dos variables sobre las tres propiedades ecosistémicas consideradas en este estudio (Diversidad taxonómica, digestibilidad del pasto y biomasa vegetal).*

Respuesta	Predictor	F	Df	p
Diversidad de plantas	Escenario ganadero	2.43	7	0.067
Exclusión ***	35.36	1		<0.001
Escenario ganadero : Exclusión	1.22	7		0.301
Digestibilidad del pasto	Escenario ganadero	0.30	7	0.943
Exclusión ***	36.15	1		<0.001
Escenario ganadero : Exclusión	0.85	7		0.546
Biomasa vegetal	Escenario ganadero **	4.32	7	0.007
Exclusión ***	106.52	1		<0.001
Escenario ganadero : Exclusión	1.81	7		0.094

La exclusión de ungulados ejerció el efecto más significativo sobre las tres variables medidas, provocando una disminución de la diversidad taxonómica y de la digestibilidad, y un aumento de la biomasa vegetal (Tabla 1, Fig. 1). Respecto a la diversidad vegetal, los valores más bajos se dieron en las fincas con ganado ovino exclusivo, y las mayores diferencias entre dentro y fuera de los cercados de exclusión aparecieron en las fincas con ganado porcino (Fig. 1A). Respecto a la digestibilidad del pasto, aunque la herbivoría de ungulados ejerció un efecto positivo evidente sobre esta variable, no se encontraron diferencias significativas entre escenarios ganaderos (Tabla 1, Fig. 1B). Para la biomasa vegetal sí que encontramos un efecto significativo de la presencia de la vaca, siendo las fincas que sustentan este tipo de ganado las que contaron con valores más bajos de biomasa vegetal por metro cuadrado, y donde la diferencia entre dentro y fuera de los cercados fue más marcada. Este efecto negativo de la vaca sobre la biomasa vegetal se vio atenuado en las fincas mixtas que sustentan los tres tipos de ganado (Fig. 1C).

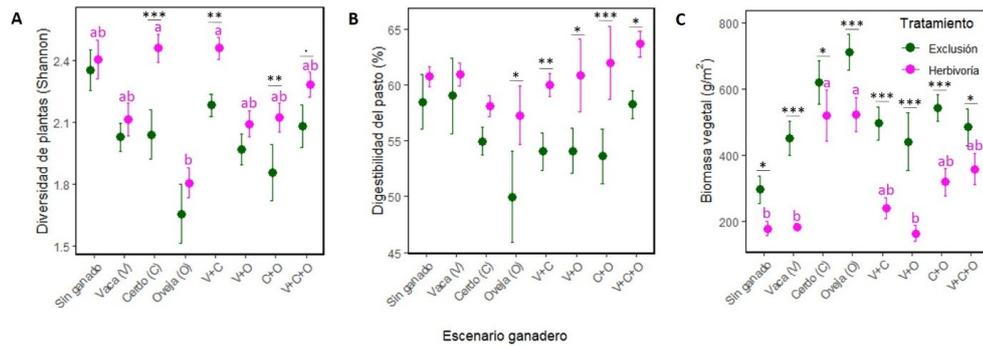


Figura 1. Diferencias entre dentro (verde) y fuera (rosa) de las exclusiones de ungulados en la diversidad taxonómica (A), la digestibilidad del pasto (B) y la biomasa vegetal (C) en los ocho escenarios ganaderos considerados en este estudio (sin ganado, con vacas, con cerdos, con ovejas, con vacas y cerdos (V+C), con vacas y ovejas (V+O), con cerdos y ovejas (C+O), y con vacas, cerdos y ovejas (V+C+O). Los asteriscos indican diferencias significativas entre dentro y fuera de los cercados de exclusión dentro de un mismo escenario ganadero. Las letras indican diferencias significativas entre escenarios ganaderos en las parcelas fuera de cercado.

Para profundizar en los resultados de estos modelos, analizamos el impacto de cada especie de ungulado por separado a corto y largo plazo (Tabla 2, Fig. 2). El impacto de la vaca fue consistente tanto a corto como a largo plazo, aumentando la diversidad y la digestibilidad del pasto y reduciendo drásticamente la biomasa vegetal (Fig. 2). Por el contrario, el cerdo y la oveja sí parecen ejercer un efecto diferente a corto y largo plazo. A corto plazo ambos disminuyeron la biomasa vegetal (Fig. 2A), pero en las fincas en las que históricamente han pastado estas dos especies se registraron valores más altos de biomasa vegetal en comparación con las fincas que no sustentan estos dos tipos de ganado (Fig. 2B). En cuanto a la diversidad, además del efecto positivo a corto plazo (Tabla 2, Fig. 2A), las fincas con ganado porcino también exhibieron mayor diversidad que las que no tienen cerdo (Tabla 2, Fig. 2B). Las ovejas, sin embargo, aunque aumentan la diversidad a corto plazo (Fig. 2A), parecen ejercer un efecto contrario en el ecosistema a largo plazo si lo comparamos con el impacto de las otras dos especies de ungulados (Tabla 2, Fig. 2B).

Tabla 2. Resultados de los modelos mixtos lineales generalizados que analizan el efecto de las exclusiones de ungulados, la presencia de cada una de las tres especies de ungulado por separado, y todas las posibles combinaciones de estas cuatro variables sobre las tres propiedades ecosistémicas consideradas en este estudio (diversidad taxonómica, digestibilidad del pasto y biomasa vegetal). En la tabla solo se muestran las interacciones que tuvieron un efecto significativo (i.e.  $p < 0.05$ ) o marginalmente significativo (i.e.  $p < 0.1$ ).

Respuesta	Predictor	F	Df	p
Diversidad de plantas	Vaca	0.67	1	0.423
Cerdo	.	3.30	1	0.088
Oveja *	7.40	1	0.015	

Exclusión ***	35.36	1	<0.001	
Cerdo : Exclusión *	5.26	1	0.024	
Vaca : Oveja	.	3.47	1	0.081
Digestibilidad del pasto	Vaca	0.57	1	0.460
Cerdo	0.02	1	0.890	
Oveja	0.03	1	0.877	
Exclusión ***	39.34	1	<0.001	
Oveja : Exclusión	.	3.20	1	0.076
Biomasa vegetal	Vaca *	7.39	1	0.015
Cerdo	.	4.22	1	0.057
Oveja	2.29	1	0.150	
Exclusión ***	136.87	1	<0.001	
Vaca : Exclusión *	5.72	1	0.019	
Cerdo : Oveja *	4.53	1	0.049	
Vaca : Cerdo : Oveja **	10.86	1	0.005	
Vaca : Cerdo : Oveja : Exclusión *	2.87	4	0.027	

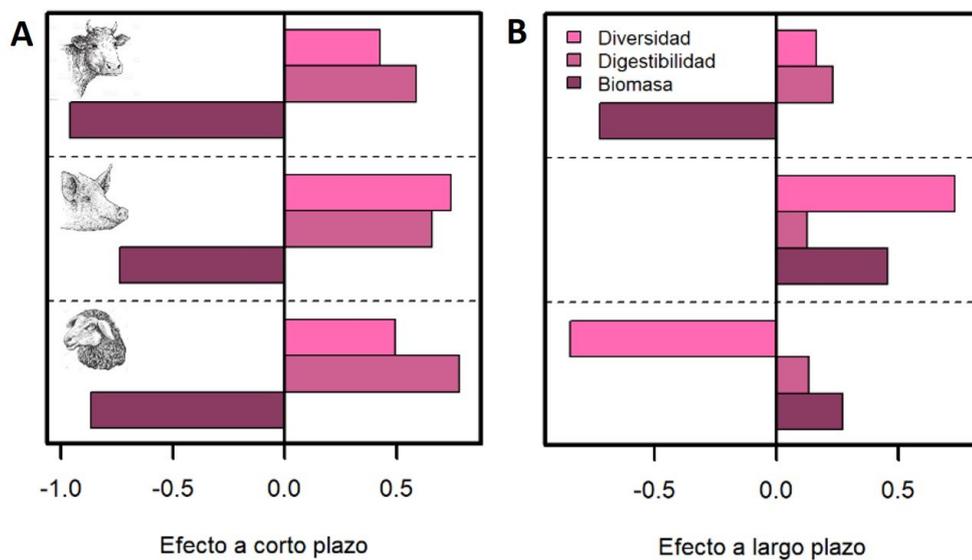


Figura 2. Impacto a corto (A) y largo (B) plazo de los tres grupos funcionales de herbívoro (vacas, cerdos y ovejas) sobre las tres propiedades ecosistémicas medidas.



*Los valores del eje x representan la media de las diferencias en diversidad taxonómica (rosa claro), digestibilidad (rosa intermedio) y biomasa vegetal (rosa oscuro) entre parcelas con y sin presencia de cada tipo de ungulado. La ausencia a corto plazo se refiere a los cercados de exclusión mientras que la ausencia a largo plazo se refiere al manejo histórico de la finca, donde no se ha sustentado esa especie de ganado. Las variables han sido estandarizadas para una mejor comparativa de los impactos individuales de cada tipo de ungulado.*

## 5. Discusión

Nuestros resultados muestran que cada especie de ungulado ha afectado de forma diferente al ecosistema, como ya vienen señalando algunos estudios recientes (MASUDI et al., 2024; SU et al., 2023; TÓTH et al., 2018; VELAMAZAN et al., 2023; XU et al., 2024; YAN et al., 2024). No obstante, este estudio es pionero en evaluar los efectos individuales e interactivos de más de dos especies diferentes de grandes herbívoros sobre el ecosistema.

### 5.

#### a. Efectos a corto plazo del ganado

Nuestro estudio experimental nos ha permitido detectar el impacto que genera el ganado a corto plazo (tan solo 15 meses de exclusión de ungulados) sobre tres propiedades ecosistémicas clave: la diversidad taxonómica de plantas, la biomasa vegetal y la calidad nutritiva del pasto. Nuestros resultados respaldan la evidencia existente sobre los efectos positivos que ejerce la herbivoría sobre la diversidad de plantas en ecosistemas terrestres altamente productivos (BECK et al., 2015; FENETAHUN et al., 2021; C. XU et al., 2023). Este efecto sobre la diversidad se debe principalmente a que los herbívoros reducen la dominancia de las especies más competitivas, sin correr el riesgo de eliminar sus poblaciones gracias a una elevada productividad del sistema. Esta reducción de especies dominantes genera nuevos nichos que pueden ser ocupados por especies competitivamente inferiores, viéndose así incrementada la diversidad de especies de la comunidad. Además, se ha sugerido que una mayor diversidad de plantas favorece una mayor cantidad y calidad de forraje en sistemas áridos sometidos a pastoreo (MAESTRE et al., 2022). Así, el ganado en las dehesas ibéricas ejerce un control top-down del buen estado del pasto, favoreciendo la diversidad y en consecuencia la digestibilidad y productividad del mismo. Esta idea se ve respaldada por nuestros resultados, que muestran un claro efecto negativo del tratamiento de exclusión de ungulados sobre la diversidad y la digestibilidad del pasto. Como era esperable, la biomasa vegetal aumentó significativamente dentro de los cercados de exclusión, lo cual constata el papel fundamental que juegan los ungulados en la reducción de combustible para la prevención de incendios en sistemas forestales abiertos (KARP et al., 2024).

Aunque a corto plazo parece que el efecto de las tres especies de ungulados fue muy similar (Fig. 2A), las diferencias entre fuera y dentro de los cercados de exclusión fueron más pronunciadas en algunos escenarios ganaderos (Fig. 1). En este sentido, el efecto a corto plazo que ejerció la vaca sobre la biomasa vegetal fue mucho más marcado en comparación con el resto de ungulados, probablemente



como consecuencia de sus mayores requerimientos energéticos (Xu et al., 2024). De manera interesante, el impacto ejercido por la vaca sobre esta propiedad ecosistémica se vio reducido notablemente cuando compartía escenario con cerdos y ovejas. Esto nos da una idea de lo interesante que puede llegar a ser, incluso a corto plazo, la combinación de varias especies de ganado para obtener valores más altos de biomasa vegetal sin comprometer la calidad nutritiva del forraje ni la diversidad de plantas.

También merece la pena destacar el sorprendente efecto positivo ejercido por los cerdos sobre la diversidad de plantas a corto plazo (Fig. 1A, Tabla 2). A menudo estos animales han sido considerados fuertes perturbadores del ecosistema al remover el suelo y eliminar individuos enteros de plantas a través de su comportamiento de hozado (Wang et al., 2018). Sin embargo, estudios recientes indican que su efecto es bastante contexto-dependiente, pudiendo reducir la diversidad de plantas en algunas ocasiones (Gray et al., 2020) y potenciarla en otras (Rocca et al., 2024) en función de las particularidades de cada ecosistema. En nuestro caso, el cerdo ibérico parece mantener una diversidad de plantas muy elevada en la dehesa, y esta se ve claramente reducida en cuanto se le excluye. Al tratarse de un sistema altamente productivo, la perturbación de los cerdos probablemente no es tan notable para causar la extinción local de las poblaciones de plantas, sino todo lo contrario. De acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia (Connell, 1979), el comportamiento del cerdo ibérico hace posible que se establezcan aquellas especies que son menos competitivas en aquellos parches de perturbación donde las especies dominantes se han visto reducidas por el impacto de este ungulado, viéndose incrementada así la diversidad de especies.

Los efectos a corto plazo de las ovejas no parecen diferir tan notablemente de los que ejercen el resto de ungulados, aumentando la diversidad y la calidad nutritiva del pasto y disminuyendo la biomasa vegetal (Fig. 2A).

## 5.

### a. Efectos a largo plazo del ganado

Nuestros resultados sugieren que las fincas tienen propiedades ecosistémicas diferentes en función de las especies de ungulados que sustentan (Fig. 2B). En primer lugar, las fincas con ganado vacuno presentaron valores más altos de diversidad de plantas y digestibilidad del pasto que las fincas que no han sustentado este tipo de ungulado. Sin embargo, la variable que se vio más influenciada por la presencia de vacas fue la biomasa vegetal, detectándose valores mucho más bajos en las fincas que incluyen este ungulado. Las vacas, en comparación con los cerdos y las ovejas, consumen una cantidad mayor de pasto porque son animales más grandes, con una digestión más lenta y grandes requerimientos energéticos (Xu et al., 2024).

Así, estos ungulados tienen capacidades intestinales relativamente grandes en relación con sus demandas metabólicas, pudiendo digerir el alimento durante períodos largos; esto les permite consumir plantas menos nutritivas, pero necesitan ingerir una mayor cantidad de alimento para optimizar su rendimiento. Todo ello hace que las vacas exhiban un comportamiento alimenticio muy poco selectivo y ejerzan un fuerte impacto sobre las especies vegetales dominantes, lo



cual es beneficioso para mantener niveles altos de diversidad de plantas. En consecuencia, las fincas con vacas tuvieron mucha menos biomasa vegetal que el resto, lo cual podría llegar a traducirse en escasez de alimento en años de sequía. No obstante, este efecto negativo se vio aminorado significativamente cuando compartía espacio con el cerdo y la oveja, poniendo de manifiesto lo ventajoso que puede llegar a ser el ganado mixto para optimizar los servicios ecosistémicos de la dehesa.

En segundo lugar, nuestros resultados sugieren que la presencia de cerdos en las dehesas se presenta como una herramienta eficaz para el mantenimiento de las propiedades ecosistémicas, contradiciendo a otros estudios que señalan a este ungulado como promotor de la degradación de la vegetación y del suelo (GRAY *etal.*, 2020; WANG *etal.*, 2018). El efecto positivo que ejerció el cerdo sobre la diversidad de plantas a largo plazo fue similar al detectado a corto plazo, aunque este efecto fue marginalmente significativo según nuestros modelos. Con sus hábitos de hozado, los cerdos favorecen la apertura de nuevos parches donde pueden establecerse especies menos competitivas. Por otro lado, los cerdos también ejercieron un efecto marginalmente significativo sobre la biomasa vegetal, recogiéndose valores más elevados en las fincas con presencia de estos ungulados (Fig. 1C, Fig. 2B), al contrario de lo que se ha documentado en otros estudios (FORD & GRACE, 1998; WANG *etal.*, 2018). Una posible explicación es que en las dehesas ibéricas los cerdos consuman menos cantidad de pasto debido a los grandes aportes energéticos que proporcionan las bellotas en época de montanera, que coincide justamente con el periodo en el que pastan libremente en la dehesa. Curiosamente, aunque la oveja y el cerdo ejercieron un efecto positivo marginal sobre la biomasa vegetal, hemos encontrado un efecto negativo significativo de la interacción de estas dos especies sobre la biomasa vegetal. En este caso, el ganado mixto podría estar ejerciendo un efecto contrario al deseado, viéndose reducida una propiedad ecosistémica que aportan las dos especies por separado.

En tercer lugar, las ovejas provocaron una disminución significativa de la diversidad de plantas, en comparación con los otros dos tipos de ungulados. Son numerosos los estudios que señalan el efecto perjudicial de la oveja sobre la diversidad de plantas por sus hábitos selectivos de forrajeo (MARRS *etal.*, 2020; MILLIGAN *etal.*, 2016; TÓTH *etal.*, 2018). Gracias a su estrecha boca y sus altos requerimientos metabólicos por unidad de masa corporal, este ungulado tiende a seleccionar los brotes más nutritivos de las especies más palatables (OÑATIBIA *etal.*, 2023). Prolongado en el tiempo, este comportamiento forrajero provoca una simplificación de la comunidad herbácea. No obstante, cabe destacar un efecto marginalmente significativo de la interacción entre la vaca y la oveja, que concuerda con otros estudios que señalan a la vaca como promotora de la diversidad en el ganado mixto de vacas y ovejas (SU *etal.*, 2023; XU *etal.*, 2024).

## 6. Conclusiones

Los resultados de este estudio aportan información útil para los gestores y propietarios de sistemas agroforestales, como las dehesas, sobre el impacto que ejercen los principales ungulados que sustentan y sobre las mejores combinaciones de herbívoros domésticos que permiten maximizar los servicios



ecosistémicos que proporcionan estos ecosistemas. Por un lado, tener un ganado exclusivamente ovino no parece muy recomendable porque disminuye la diversidad vegetal. Por otro lado, el uso de un ganado puramente bovino tampoco parece ser apropiado, puesto que reduce mucho la cantidad de pasto disponible. Por el contrario, el cerdo parece aportar beneficios significativos a las tres propiedades ecosistémicas evaluadas, incrementando tanto la diversidad vegetal como la disponibilidad de pasto para el ganado. Los resultados de este trabajo también nos permiten formular algunas recomendaciones derivadas del empleo de ganados mixtos. Así, por ejemplo, para mitigar la pérdida de diversidad vegetal provocada por las ovejas, una solución podría ser combinarlas en un ganado mixto de ovejas y vacas. Asimismo, el ganado mixto de vacas, cerdos y ovejas parece ser una opción adecuada para atenuar el efecto negativo que ejercen las vacas sobre la cantidad de biomasa vegetal, que podría verse intensificado bajo escenarios futuros de mayor aridez.

### 7. Agradecimientos

Agradecemos a Jesús Cambrollé, Luis Matías, María José Leiva y Antonio Cortés por su inestimable ayuda en el trabajo de campo. También queremos agradecer a todos los propietarios de las fincas el habernos permitido llevar a cabo nuestro trabajo en sus propiedades.

### 8. Bibliografía

- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B., & WALKER, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- BECK, J. J., HERNÁNDEZ, D. L., PASARI, J. R., & ZAVALA, E. S. (2015). Grazing maintains native plant diversity and promotes community stability in an annual grassland. *Ecological Applications*, 25(5), 1259-1270. <https://doi.org/10.1890/14-1093.1>
- CONNELL, J. H. (1979). Response: Intermediate-Disturbance Hypothesis. *Science*, 204(4399), 1345-1345. <https://doi.org/10.1126/science.204.4399.1345.a>
- FENETAHUN, Y., YUAN, Y., XINWEN, X., & YONGDONG, W. (2021). Effects of Grazing Enclosures on Species Diversity, Phenology, Biomass, and Carrying Capacity in Borana Rangeland, Southern Ethiopia. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 8, 623627. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.623627>
- FORD, M. A., & GRACE, J. B. (1998). Effects of vertebrate herbivores on soil processes, plant biomass, litter accumulation and soil elevation changes in a coastal marsh. *Journal of Ecology*, 86(6), 974-982. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00314.x>
- GRAY, S. M., ROLOFF, G. J., KRAMER, D. B., ETTER, D. R., VERCAUTEREN, K. C., & MONTGOMERY, R. A. (2020). Effects of Wild Pig Disturbance on Forest Vegetation and Soils. *Journal of Wildlife Management*, 84(4), 739-748. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21845>
- HARTEL, T., & PLIENINGER, T. (2014). *European Wood-pastures in Transition: A Social-ecological Approach*. Routledge.
- HARTIG, F. (2024). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models* [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- HUNTLY, N. (1991). Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 477-503.
- KARP, A. T., KOERNER, S. E., HEMPSON, G. P., ABRAHAM, J. O., ANDERSON, T. M.,



- BOND, W. J., BURKEPILE, D. E., FILLION, E. N., GOHEEN, J. R., GUYTON, J. A., KARTZINEL, T. R., KIMUYU, D. M., MOHANBABU, N., PALMER, T. M., PORENSKY, L. M., PRINGLE, R. M., RITCHIE, M. E., SMITH, M. D., THOMPSON, D. I., ... STAVIER, A. C. (2024). Grazing herbivores reduce herbaceous biomass and fire activity across African savannas. *Ecology Letters*, 27(6), e14450. <https://doi.org/10.1111/ele.14450>
- KNOPS, J. M. H., RITCHIE, M. E., & TILMAN, D. (2000). Selective herbivory on a nitrogen fixing legume (*Lathyrus venosus*) influences productivity and ecosystem nitrogen pools in an oak savanna. *Écoscience*, 7(2), 166-174. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682585>
- LENTH, R. V. (2024). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means* [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- LIU, J., FENG, C., WANG, D., WANG, L., WILSEY, B. J., & ZHONG, Z. (2015). Impacts of grazing by different large herbivores in grassland depend on plant species diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52(4), 1053-1062. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12456>
- MAESTRE, F. T., LE BAGOUSSE-PINGUET, Y., DELGADO-BAQUERIZO, M., ELDRIDGE, D. J., SAIZ, H., BERDUGO, M., GOZALO, B., OCHOA, V., GUIRADO, E., GARCÍA-GÓMEZ, M., VALENCIA, E., GAITÁN, J. J., ASENSIO, S., MENDOZA, B. J., PLAZA, C., DÍAZ-MARTÍNEZ, P., REY, A., HU, H.-W., HE, J.-Z., ... GROSS, N. (2022). Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science*, 378(6622), 915-920. <https://doi.org/10.1126/science.abq4062>
- MARRS, R. H., LEE, H., BLACKBIRD, S., CONNOR, L., GIRDWOOD, S. E., O'CONNOR, M., SMART, S. M., ROSE, R. J., O'REILLY, J., & CHIVERRELL, R. C. (2020). Release from sheep-grazing appears to put some heart back into upland vegetation: A comparison of nutritional properties of plant species in long-term grazing experiments. *Annals of Applied Biology*, 177(1), 152-162. <https://doi.org/10.1111/aab.12591>
- MASUDI, S. P., ODADI, W. O., KIMUYU, D. M., GACHUIRI, C. K., SENSENIG, R. L., & YOUNG, T. P. (2024). Wild herbivores and cattle have differing effects on postfire herbaceous vegetation recovery in an African savanna. *ECOLOGICAL APPLICATIONS*, 34(5). <https://doi.org/10.1002/eap.2975>
- MILCHUNAS, D. G., LAUENROTH, W. K., & BURKE, I. C. (1998). Livestock Grazing: Animal and Plant Biodiversity of Shortgrass Steppe and the Relationship to Ecosystem Function. *Oikos*, 83(1), 65-74. <https://doi.org/10.2307/3546547>
- MILLIGAN, G., ROSE, R. J., & MARRS, R. H. (2016). Winners and losers in a long-term study of vegetation change at Moor House NNR: Effects of sheep-grazing and its removal on British upland vegetation. *ECOLOGICAL INDICATORS*, 68, 89-101. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.053>
- OKSANEN, J., SIMPSON, G. L., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H., SZOEC, E., WAGNER, H., BARBOUR, M., BEDWARD, M., BOLKER, B., BORCARD, D., CARVALHO, G., CHIRICO, M., CACERES, M. D., DURAND, S., ... WEEDON, J. (2024). *vegan: Community Ecology Package* [Software]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- OÑATIBIA, G. R., AGUIAR, M. R., & OESTERHELD, M. (2023). Individual-plant selectivity by sheep in drylands scales-up at plant population level and controls the forage supply and its accessibility. *Journal of Applied Ecology*, 60(7), 1446-1456. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14427>
- OSEM, Y., PEREVOLOTSKY, A., & KIGEL, J. (2002). Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: Interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology*, 90(6), 936-946. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00730.x>



- R CORE TEAM. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Software]. <https://www.R-project.org/>
- RITCHIE, M. E., TILMAN, D., & KNOPS, J. M. H. (1998). Herbivore Effects on Plant and Nitrogen Dynamics in Oak Savanna. *Ecology*, *79*(1), 165-177. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0165:HEOPAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0165:HEOPAN]2.0.CO;2)
- ROCCA, C., PASCUAL, J., DIAZ DE ASTARLOA, C., DALEO, P., IRIBARNE, O., & ALBERTI, J. (2024). Exotic wild boars and native wild guinea pigs maintain plant diversity in Argentinean coastal grasslands by decreasing plant dominance. *JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE*, *35*(4), e13287. <https://doi.org/10.1111/jvs.13287>
- ROOK, A. J., DUMONT, B., ISSELSTEIN, J., OSORO, K., WALLISDEVRIES, M. F., PARENTE, G., & MILLS, J. (2004). Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. *Biological Conservation*, *119*(2), 137-150. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.010>
- STAVI, I., YIZHAQ, H., OSEM, Y., & ARGAMAN, E. (2021). Positive impacts of livestock and wild ungulate routes on functioning of dryland ecosystems. *Ecology and Evolution*, *11*(20), 13684-13691. <https://doi.org/10.1002/ece3.8147>
- SU, J., XU, F., & ZHANG, Y. (2023). Grassland biodiversity and ecosystem functions benefit more from cattle than sheep in mixed grazing: A meta-analysis. *Journal of Environmental Management*, *337*, 117769. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.117769>
- TÓTH, E., DEÁK, B., VALKÓ, O., KELEMEN, A., MIGLÉCZ, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., & TÖRÖK, P. (2018). Livestock Type is More Crucial Than Grazing Intensity: Traditional Cattle and Sheep Grazing in Short-Grass Steppes. *Land Degradation & Development*, *29*(2), 231-239. <https://doi.org/10.1002/ldr.2514>
- VELAMAZAN, M., SANCHEZ-ZAPATA, J. A., MORAL-HERRERO, R., JACQUEMIN, E. G., SAEZ-TOVAR, J. A., & BARBOSA, J. M. (2023). Contrasting effects of wild and domestic ungulates on fine-scale responses of vegetation to climate and herbivory. *LANDSCAPE ECOLOGY*, *38*(12), 3463-3478. <https://doi.org/10.1007/s10980-023-01676-0>
- WALKER, J. W. (1994). Multispecies grazing: The ecological advantage. *Proceedings-American Society of Animal Science Western Section*, *48*, 7-10.
- WANG, H., ZHANG, Y., CHEN, G., HETTENHAUSEN, C., LIU, Z., TIAN, K., & XIAO, D. (2018). Domestic pig uprooting emerges as an undesirable disturbance on vegetation and soil properties in a plateau wetland ecosystem. *WETLANDS ECOLOGY AND MANAGEMENT*, *26*(4), 509-523. <https://doi.org/10.1007/s11273-017-9588-1>
- WANG, Y., & WESCHE, K. (2016). Vegetation and soil responses to livestock grazing in Central Asian grasslands: A review of Chinese literature. *Biodiversity and Conservation*, *25*(12), 2401-2420. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1034-1>
- WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., CHANG, W., MCGOWAN, L. D., FRANÇOIS, R., GROLEMUND, G., HAYES, A., HENRY, L., HESTER, J., KUHN, M., PEDERSEN, T. L., MILLER, E., BACHE, S. M., MÜLLER, K., OOMS, J., ROBINSON, D., SEIDEL, D. P., SPINU, V., ... YUTANI, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, *4*(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- XU, C., SILLIMAN, B. R., CHEN, J., LI, X., THOMSEN, M. S., ZHANG, Q., LEE, J., LEFCHECK, J. S., DALEO, P., HUGHES, B. B., JONES, H. P., WANG, R., WANG, S., SMITH, C. S., XI, X., ALTIERI, A. H., VAN DE KOPPEL, J., PALMER, T. M., LIU, L., ... HE, Q. (2023). Herbivory limits success of vegetation restoration globally. *SCIENCE*, *382*(6670), 589-594. <https://doi.org/10.1126/science.add2814>
- XU, M., ZHANG, Y., ZHOU, Y., WANG, S., XIAO, Y., FENG, X., & WANG, L. (2024).



Foraging selectivity of co-grazing cattle and sheep varies differently with plant diversity. *JOURNAL OF ENVIRONMENTAL MANAGEMENT*, 370, 122593.

<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.122593>

YAN, H., LI, Y., LI, W., YANG, Y., ZHENG, S., & LI, F. Y. (2024). Scale dependence and mechanisms of grazing-induced biodiversity changes depend on herbivore type in semiarid grasslands. *JOURNAL OF ECOLOGY*, 112(9), 2082-2092.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.14385>