

DIVERSIDAD DE ESPECIES DE LOS HUMEDALES: CRITERIOS DE CONSERVACION

J. MONTALVO¹ y P. HERRERA¹

RESUMEN

Los tipos de humedales existentes en el acuífero de Madrid, definidos mediante una clasificación multivariante, están asociados a dos gradientes ambientales principales: salinidad y alcalinidad del suelo. Estos factores geoquímicos limitan los valores máximos de diversidad de especies que son posibles en los humedales. La diversidad máxima en los humedales se alcanza en condiciones moderadas de salinidad y alcalinidad. Dentro de este marco ambiental, la diversidad tiende a aumentar con la madurez de los ecosistemas.

La consideración de la diversidad de especies de los humedales, junto con el marco geoquímico que la condiciona, resulta un criterio apropiado de conservación.

INTRODUCCION

La importancia de los valores y funciones ecológicas de los humedales ha sido reiterada desde múltiples perspectivas (BERNÁLDEZ *et al.*, 1985) y en la última Conferencia de la Convención Ramsar (RAMSAR CONVENTION, 1991) ha sido subrayada de forma explícita en el concepto de «uso sensato» para su gestión y conservación. Aquí se discuten brevemente las escalas espaciales de análisis y los aspectos más destacables que permiten utilizar la diversidad de especies de los humedales como un criterio apropiado para evaluar el interés de su conservación.

Desde la perspectiva de la ecología del paisaje, los humedales constituyen un elemento que contribuye sustancialmente a incrementar la diversidad espacial en el ambiente mediterráneo. Constituyen una red de espacios naturales y seminaturales que representan una indudable fuente de diversidad de especies, cuya conservación es de reconocido interés en el ámbito de los criterios específicos aplica-

dos por la Comunidad Europea. La coexistencia de áreas de recarga y descarga de aguas subterráneas determina un aumento de la diversidad biológica por unidad de área del paisaje considerado, no sólo por la asociación de distintas especies de animales y plantas a estos diferentes hábitats, sino por la función de complementariedad que desempeñan para muchos organismos en distintas fases de su ciclo vital y en diferentes épocas del año. Los beneficiosos efectos de ecotono y ecoclima (NAIMAN *et al.*, 1989) están también relacionados con la superficie y la estructura espacial diferente de los humedales (BERNÁLDEZ *et al.*, 1989), que puede ser un indicador del valor de la diversidad biológica a esta escala de paisaje. El mayor tamaño y la forma ameboide y convoluta de los humedales originados por las descargas regionales de agua subterránea podría mantener una mayor diversidad biológica que los humedales lineales de simetría bilateral, característicos de las áreas de descarga local. Entre las áreas de descarga puede existir una variación adicional con efectos positivos sobre la diversidad determinada por la coexistencia de enclaves de vegetación halófila asociados a los sistemas de flujos regionales y otros de vegetación glicófila asociados a humedales no salinos, dependientes de descargas

¹ Departamento Interuniversitario de Ecología, Universidad Complutense de Madrid. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

de agua subterránea muy locales (BERNÁLDEZ *et al.*, 1989).

A una escala local, dentro de los humedales son relevantes los factores asociados a su madurez ecológica. La coexistencia de comunidades de diferente madurez (prados pastados, herbazales, juncales, zarzales, sotos, etcétera) determina una heterogeneidad espacial que contribuye indefectiblemente a enriquecer el número de especies que habitan dentro de un humedal, particularmente en las fronteras o zonas de contacto entre manchas de diferente composición y/o estructura, ligadas o no a gradientes ambientales locales. Dentro de un tipo definido de humedal es necesario contemplar los factores que determinan las pautas espaciales de distribución y abundancia de sus especies. Así, por ejemplo, los humedales de suelos salinos de baja diversidad florística se asocian a variaciones microtopográficas, de textura, salinidad y profundidad de la zona saturada que determinan la existencia de manchas y zonaciones recurrentes que configuran una alta diversidad espacial interna, que debe ser contemplada para comprender, evaluar y preservar la diversidad de su vegetación y fauna asociada (González Bernáldez, com. pers.).

Desde un punto de vista cualitativo, la conservación de la diversidad de especies de los humedales es más importante en las regiones semiáridas, como es el caso de la región mediterránea, en la que se ha destacado recientemente la importancia de la protección de sus humedales (IWRB, 1991). La aplicación del criterio de representatividad (USHER, 1986) constituye la forma más usual de valorar la importancia cualitativa de la diversidad biológica. Las particulares condiciones ambientales extremas de algunos tipos de humedales determinan la existencia de especies de distribución disyunta, formas biológicas raras y endemismos, cuya conservación es deseable (GUERRERO y MAS, 1987; MONTES, 1987; BERNÁLDEZ *et al.*, 1989; HERBICH *et al.*, 1990).

Los objetivos de este trabajo son conocer la variabilidad de la diversidad de especies de los humedales e identificar los factores que controlan su variación, así como definir las bases para la utilización de este criterio con fines de conservación.

METODOLOGIA

Area de estudio

Corresponde al acuífero de Madrid, territorio de unos 2.600 km² situado en el tramo medio de la cuenca del Tajo. El sustrato consiste en materiales detríticos, fundamentalmente arenas arcósicas. El relieve es suavemente alomado, las diferencias altitudinales dentro del área son relativamente pequeñas (360-760 m). El clima es de tipo mediterráneo con influencia continental y es también relativamente homogéneo dentro del área de estudio; la temperatura media anual es de 13-16° C y la precipitación de 450-700 mm.

El origen de los humedales en este área, y es el caso más general en la naturaleza, se debe fundamentalmente a descargas locales, intermedias y regionales de aguas subterráneas, determinando una vegetación freatófitica en fuerte contraste con la vegetación típica mediterránea circundante. A diferencia de esta última, el característico déficit hídrico estival se halla en gran parte atenuado por el aporte subterráneo. Procesos como la alcalinización y salinización de las aguas durante su flujo subterráneo condicionan la presencia de un amplio rango de gradientes edáficos, lo que hace a esta zona un área especialmente propicia para el estudio del control de la diversidad de especies en los humedales.

Muestreo

Se han estudiado humedales semiterrestres localizados en 36 sitios sobre el acuífero de Madrid. En cada localidad se consideraron parcelas de muestreo de 10 × 10 m dispuestas a lo largo de un transecto orientado según la dirección de máxima pendiente desde la posición topográfica más baja. En total se muestrearon 103 parcelas. En cada parcela se registró la composición de especies de plantas perennes. La abundancia de las especies se estimó mediante la escala de coberturas: <1%, 1-10%, 10-25%, 25-50%, 50-75% y 75-100%, que permitió asignar los siguientes valores medios: 0,1; 5,0; 17,5; 37,5; 62,5, y 87,5%, respectivamente.

Paralelamente, en la mayoría de esas parcelas se tomaron muestras compuestas de los 30 cm superiores del suelo, formadas por cinco muestras simples

tomadas al azar dentro de cada parcela. Una vez formada la solución suelo/agua 1:10, se analizaron sus iones mayoritarios, el pH y la conductividad eléctrica.

Análisis numéricos

Mediante el índice de Kulczynski, considerado muy robusto (FAITH *et al.*, 1987; BELBIN, 1991), se ha medido la similitud entre las parcelas según su composición florística. Se han definido tipos de humedales mediante un método de clasificación politético divisivo (MACNAUGHTON-SMITH *et al.*, 1964), implementado para otros índices de similitud por BELBIN (1987).

La diversidad de especies (H') se ha calculado mediante el índice de Shannon-Wiener (SHANNON y WEAVER, 1949):

$$H' = - \sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

donde p_i es la cobertura relativa de las especies en cada parcela de muestreo. Se han considerado también sus dos componentes (PIELOU, 1975): la ri-

queza de especies (S'), número total de especies en la parcela de muestreo y la equitatividad de especies (J'), medida de la uniformidad en la abundancia relativa de las especies en cada parcela, calculada según el índice (PIELOU, 1966):

$$J' = H'/H'_{\max} = H'/\log_2 S'$$

Se han dibujado isolíneas de igual valor de diversidad, riqueza y equitatividad de especies sobre un espacio ambiental definido por los factores geoquímicos principales: salinidad y alcalinidad. El trazado de las isolíneas se ha realizado de forma automática con interpolación mediante el método Kriging.

RESULTADOS

Clasificación de humedales

La clasificación de los humedales según su composición florística distingue seis claros tipos de humedales: prados-juncuales glicófilos, halófilos e hiperhalófilos, olmedas, fresnedas y carrizales-saucedas (Fig. 1). La estructura jerárquica de la clasificación permite diferenciar dos grandes grupos a

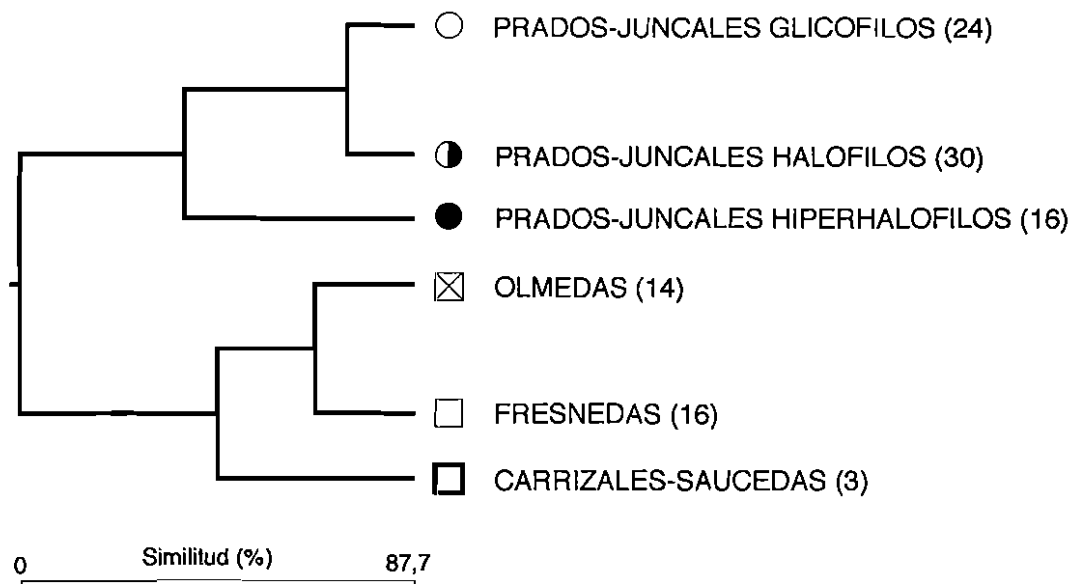


Fig. 1. Clasificación de los humedales del acuífero de Madrid por su composición florística. El dendrograma muestra los seis tipos de humedales identificados utilizando un método de clasificación divisivo. Entre paréntesis se indica el número de parcelas de cada tipo del total de las 103 muestreadas. Nótese que el tipo «carrizales-saucedas» está muy poco representado en las parcelas estudiadas.

una escala menos detallada: por una parte, los humedales con predominio de vegetación herbácea (prados-juncales) y, por otro, de vegetación leñosa (sotos). En la Tabla I se indican, para cada uno de los seis tipos definidos, las especies con mayor importancia relativa. Los carrizales-saucedas, por su baja representación en las parcelas estudiadas (tres parcelas), no se considerarán en las comparaciones con otros tipos de humedales. En la Tabla II se indican los valores característicos de pH y conductividad eléctrica de suelo para esos tipos de humedal.

En estudios previos (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ *et al.*, 1987) se identificaron las dos principales tendencias de variación de la composición florística de estos humedales, relacionadas con dos gradientes

geoquímicos predominantes en el acuífero de Madrid: el grado de salinización y alcalinización del agua subterránea y de los suelos asociados a ella. Los parámetros más correlacionados con ambos procesos son, respectivamente, la conductividad eléctrica y el pH, que sintetizan la composición química de los suelos, lo que permite no considerar en este trabajo la concentración de los distintos iones. En la Fig. 2 se representa la posición de los tipos de humedales en el espacio paramétrico ambiental definido por el pH y la conductividad eléctrica del suelo.

Los tipos de humedales expresan tanto la composición florística como los principales factores ambientales subyacentes. Los prados-juncales glicófilos se asocian a suelos poco mineralizados y pH áci-

TABLA I
ESPECIES MAS ABUNDANTES EN CADA UNO DE LOS SEIS HUMEDALES IDENTIFICADOS
EN EL ACUIFERO DE MADRID* (Ver Fig. 1)

Tipo de humedal	Cobertura relativa		Presencia	Tipo de humedal	Cobertura relativa		Presencia
	Media	± Error estándar	% de parcelas		Media	± Error estándar	% de parcelas
Fresnedas:				Prados-juncales glicófilos:			
<i>Fraxinus angustifolia</i>	0,24	0,03	100,0	<i>Scirpus holoschoenus</i>	0,27	0,05	95,8
<i>Rubus ulmifolius</i>	0,07	0,02	68,8	<i>Agrostis castellana</i>	0,12	0,02	70,8
<i>Santolina rosmarinifolia</i> ..	0,06	0,04	31,2	<i>Poa bulbosa</i>	0,07	0,03	33,3
<i>Salix atrocinerea</i>	0,04	0,02	31,2	<i>Carex divisa</i>	0,07	0,03	50,0
<i>Salix salviafolia</i>	0,04	0,02	25,0	<i>Populus nigra</i>	0,05	0,03	16,7
<i>Agrostis castellana</i>	0,04	0,02	62,5	<i>Cynodon dactylon</i>	0,04	0,02	29,2
Olmedas:				Prados-juncales halófilos:			
<i>Ulmus minor</i>	0,21	0,05	64,3	<i>Elymus pungens</i>	0,17	0,02	90,0
<i>Brachypodium sylvaticum</i> ..	0,07	0,02	85,7	<i>Cynodon dactylon</i>	0,16	0,02	86,7
<i>Rubus ulmifolius</i>	0,06	0,02	78,6	<i>Hordeum secalinum</i>	0,08	0,02	53,3
<i>Fraxinus angustifolia</i>	0,06	0,02	57,1	<i>Carex divisa</i>	0,07	0,02	70,0
<i>Salix alba</i>	0,05	0,03	28,6	<i>Festuca arundinacea</i>	0,06	0,01	66,7
<i>Carex divisa</i>	0,04	0,02	57,1	<i>Poa trivialis</i>	0,06	0,01	83,3
Carrizales-saucedas:				Prados-juncales hiperhalófilos:			
<i>Phragmites australis</i>	0,37	0,17	100,0	<i>Scirpus holoschoenus</i>	0,05	0,01	63,3
<i>Salix salviafolia</i>	0,08	0,08	33,3	<i>Juncus acutus</i>	0,04	0,01	70,0
<i>Elymus pungens</i>	0,05	0,05	33,3	<i>Elymus caninus</i>	0,04	0,02	25,0
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	0,05	0,05	33,3	Prados-juncales			
<i>Agrostis stolonifera</i>	0,05	0,05	33,3	hiperhalófilos:			
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0,04	0,02	66,7	<i>Juncus acutus</i>	0,21	0,05	87,5
				<i>Puccinellia festuciformis</i> ..	0,19	0,19	62,5
				<i>Scirpus maritimus</i>	0,11	0,05	37,5
				<i>Juncus maritimus</i>	0,08	0,06	25,0
				<i>Scirpus holoschoenus</i>	0,06	0,02	43,8
				<i>Cynodon dactylon</i>	0,06	0,03	37,5

* La abundancia fue calculada como el promedio de la cobertura relativa de cada especie en el grupo de parcelas que componen cada tipo de humedal. Sólo se incluyen aquellas especies con una proporción de 0,04 o superior. Se muestra también el porcentaje de parcelas de cada tipo de humedal dentro de los cuales se registró la presencia de cada especie. Nomenclatura según TUTIN *et al.* (1964-80).

TABLA II
VALORES CARACTERISTICOS (MEDIANA)
DE CONDUCTIVIDAD ELECTRICA Y pH
DEL SUELO (SOLUCION 1:10)
DE DIFERENTES TIPOS DE HUMEDAL

Tipo de humedal	Cond. eléct. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	pH
Prados-juncales glicófilos	65	6,7
Prados-juncales halófilos	339	7,9
Prados-juncales hiperhalófilos	1.570	6,9
Olmedas	134	7,2
Fresnedas	124	6,8

do-neutro. Los prados-juncales halófilos presentan un grado moderado de salinidad en los suelos; en cuanto al pH, existe un rango muy amplio —de neutro a muy alcalino—, ya que es dentro de este tipo de humedales donde puede aparecer el fenómeno de alcalinización de aguas subterráneas y suelos, lo que permitiría definir un subtipo de humedales alcalinófilos. Los prados-juncales hiperhalófilos se asocian a suelos con valores de salinidad

muy elevados y un pH que vuelve a recuperar la neutralidad. Dentro de los humedales con predominio de plantas leñosas, la heterogeneidad en la composición florística, aunque algo menor, no se expresa en una variación ambiental tan acusada como en los prados-juncales (ver Fig. 2); cabe destacar la zonación de fresnedas y olmedas, ocupando las primeras suelos más ácidos y menos mineralizados que las segundas.

Componentes de la diversidad de especies

La riqueza de especies presenta una variación considerable (ver Fig. 3), desde 1 a 32 especies. Lo mismo puede apreciarse en los valores de equitatividad, con comunidades con una abundancia relativa de sus especies muy desigual ($J' = 0,248$) a otras con unas proporciones más uniformes ($J' = 0,932$), si bien los valores predominantes están entre 0,600 y 0,900. Ambos componentes no presentan una variación paralela, aunque están débilmente correlacionados ($n = 101$; $r = 0,253$; $p < 0,05$). La diversidad de especies presenta una variación muy acusada desde los valores mínimos

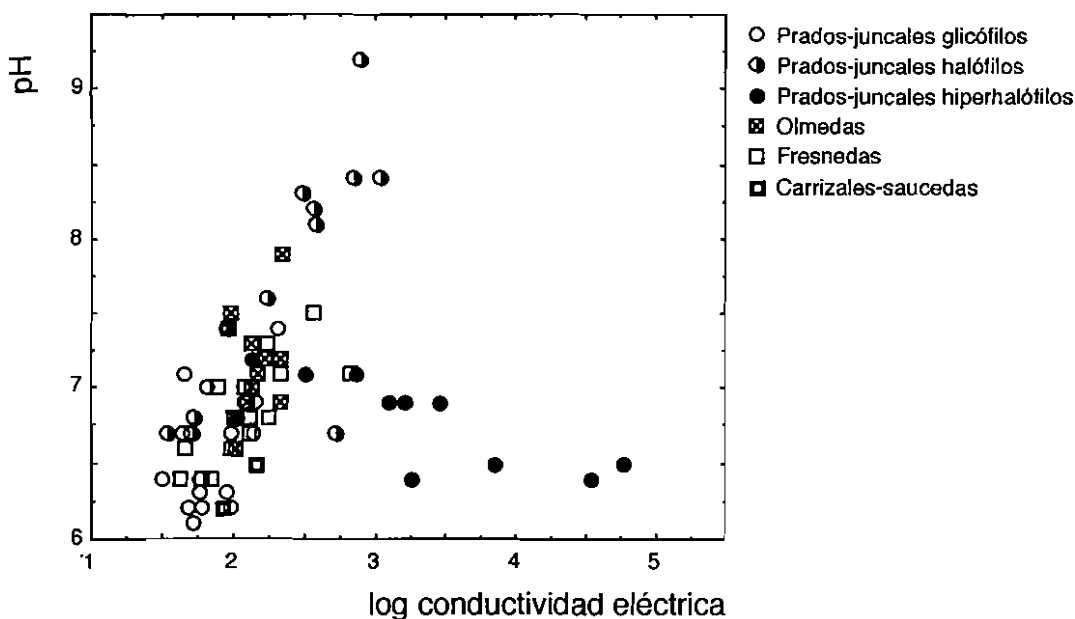


Fig. 2. Localización de los tipos de humedales identificados en el acuífero de Madrid (ver Fig. 1) en un espacio paramétrico ambiental definido por la salinidad (medida por la conductividad eléctrica, en escala logarítmica) y la alcalinidad (medida por el pH) en la solución 1:10 del suelo.

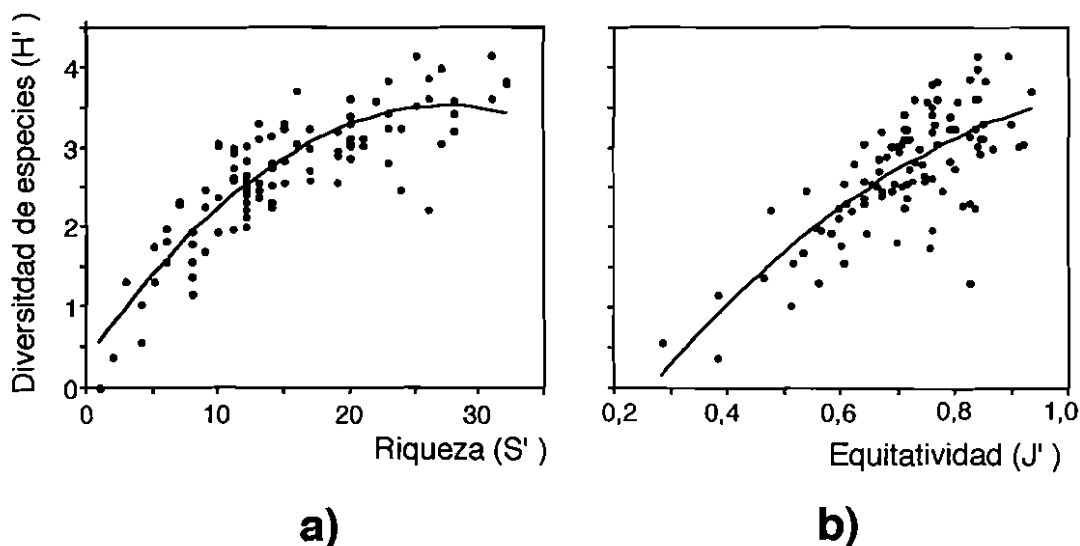


Fig. 3. Relación en la diversidad de especies (H') y sus dos componentes: a) riqueza (S') y b) equitatividad (J') en los humedales del acuífero de Madrid.

posibles ($H' = 0$ bits), hasta 4,15 bits. Tanto la riqueza como la equitatividad de especies, al considerarse por separado, presentan una alta correlación con la diversidad de especies. Un sencillo modelo cuadrático permite predecir la diversidad de especies de una comunidad, H' , a partir del número total de especies presentes, S' ($n = 103$; $H' = 0,32 + 0,23S' - 0,004S'^2$; $r = 0,874$; $p < 0,001$). La variación de la equitatividad (J'), aunque menor, está también asociada a la diversidad, si bien la relación no es tan marcada ($n = 101$; $H' = -2,49 + 10,62J' - 4,50J'^2$; $r = 0,753$;

$p < 0,001$). Debe destacarse que también dentro de cada uno de los tipos de humedales definidos se observan valores de correlación positivos y significativos de H' con S' y J' (Tabla III). Mediante una regresión lineal múltiple, se ha analizado la contribución relativa de los componentes de la diversidad de especies ($n = 101$; $H' = -2,14 + 2,25 \log S' + 3,24J'$; $r^2 = 0,971$; $p < 0,001$). Los resultados del análisis de la varianza para estas variables indican que la riqueza permite explicar el 43,5% de la variación de la diversidad, mientras que la equitatividad explica el 56,5%.

TABLA III
RELACION DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES (H') CON SUS DOS COMPONENTES, RIQUEZA (S') Y EQUITATIVIDAD (J'), EN DISTINTOS TIPOS DE HUMEDALES. SE INDICAN LOS VALORES DEL COEFICIENTE DE CORRELACION LINEAL

Tipo de humedal	N	H' vs. S'		H' vs. J'	
		r	p	r	p
Prados-juncuales glicófilos	24	0,801	«0,001	0,724	«0,001
Prados-juncuales halófilos	30	0,798	«0,001	0,690	«0,001
Prados-juncuales hiperhalófilos	14	0,872	«0,001	0,810	<0,001
Olmedas	14	0,711	<0,05	0,886	«0,001
Fresnedas	16	0,794	<0,001	0,664	<0,05

Control de la diversidad de especies

Considerando todos los humedales, la relación entre la diversidad de especies, tanto con la salinidad (log conductividad) como con la alcalinidad (pH) del suelo, es de tipo no lineal (regresiones cuadráticas: $r=0,632$; $p<0,001$ y $r=0,339$; $p=0,019$, respectivamente). Este tipo de relaciones parecen expresar una dependencia más compleja de la diversidad de especies con ambos factores edáficos. Según el tipo de humedal, cambian la magnitud y significación de las relaciones de la diversidad y sus componentes con la conductividad y el pH (Tabla IV). Resulta interesante destacar que la conductividad presenta una correlación positiva significativa con la diversidad en las fresnedas, mientras que es negativa en los prados-juncales hiperhalófilos, resultado coherente con la relación no lineal entre la conductividad y la diversidad, con un máximo en suelos de salinidad intermedia. Algo análogo se observa con el pH; la alcalinidad del suelo está inversamente correlacionada con la diversidad en los prados-juncales halófilos, mientras que la correlación es positiva en fresnedas y en prados-juncales hiperhalófilos. Esto parece indicar, igualmente, una relación no lineal, con un máximo de diversidad para un valor de pH intermedio, considerando el conjunto de los humedales estudiados.

Estas tendencias de variación se han expresado de forma sintética en el mismo espacio paramétrico de la Fig. 2. Se ha contemplado la variación de la diversidad y sus componentes como una función de la salinidad y alcalinidad en los dos grandes tipos de humedales (Fig. 4). En los prados-juncales, los valores de diversidad muestran un máximo, superior a 3 bits, para valores de conductividad en torno a 30 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (suelo 1:10) y un pH de 6,5 (Fig. 4a), y tiende a decrecer en los lugares con alcalinidad y especialmente salinidad extremas. Semejante patrón se observa también con la riqueza y equitatividad (Figs. 4b y 4c). En cuanto a los sotos, cuya presencia se circunscribe a suelos con valores de conductividad y pH más restringidos que en el caso de prados-juncales, presentan un máximo de diversidad, por encima de 3 bits, en un espacio ambiental más amplio que aquéllos (Fig. 4d), pero centrado también en un pH neutro (7,0) y valores moderados de salinidad (100-1.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$). También siguen semejante patrón la riqueza y equitatividad en sotos (Figs. 4e y 4f).

TABLA IV

RELACION ENTRE LA CONDUCTIVIDAD ELECTRICA Y EL pH DEL SUELO (SOLUCION 1:10) Y LOS VALORES DE DIVERSIDAD (H'), RIQUEZA (S') Y EQUITATIVIDAD DE ESPECIES (J') DE DISTINTOS HUMEDALES. SE INDICA EL VALOR DEL COEFICIENTE DE CORRELACION LINEAL. EN NEGRITA SE INDICAN LOS VALORES SIGNIFICATIVOS ($p<0,05$). SE HAN SUBRAYADO LOS CASOS EN QUE LA RELACION DETECTADA SE INTERPRETA COMO MAS LIMITANTE

Tipo de humedal	Conductividad eléctrica (log) μS .						pH μS .							
	N		H'		S'		J**		H'		S'		J**	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Prados-juncales glicófilos	17	-0,240	0,354	-0,204	0,433	-0,182	0,085	0,158	0,545	0,058	0,826	0,148	0,570	
Prados-juncales halófilos	12	-0,410	0,185	-0,474	0,119	-0,190	0,554	-0,664	0,018	-0,694	0,012	-0,358	0,253	
Prados-juncales hiperhalófilos	11	-0,788	0,004	-0,529	0,094	-0,780	0,013	0,731	0,011	0,542	0,085	0,748	0,020	
Olmedas	12	-0,535	0,073	-0,781	0,003	-0,108	0,738	0,385	0,216	-0,255	0,425	-0,248	0,436	
Fresnedas	14	0,626	0,017	0,490	0,076	0,534	0,0049	0,588	0,027	0,409	0,146	0,524	0,054	

* Dos parcelas correspondientes a humedales hiperhalófilos, al presentar una única especie, carecen de valores de J'.

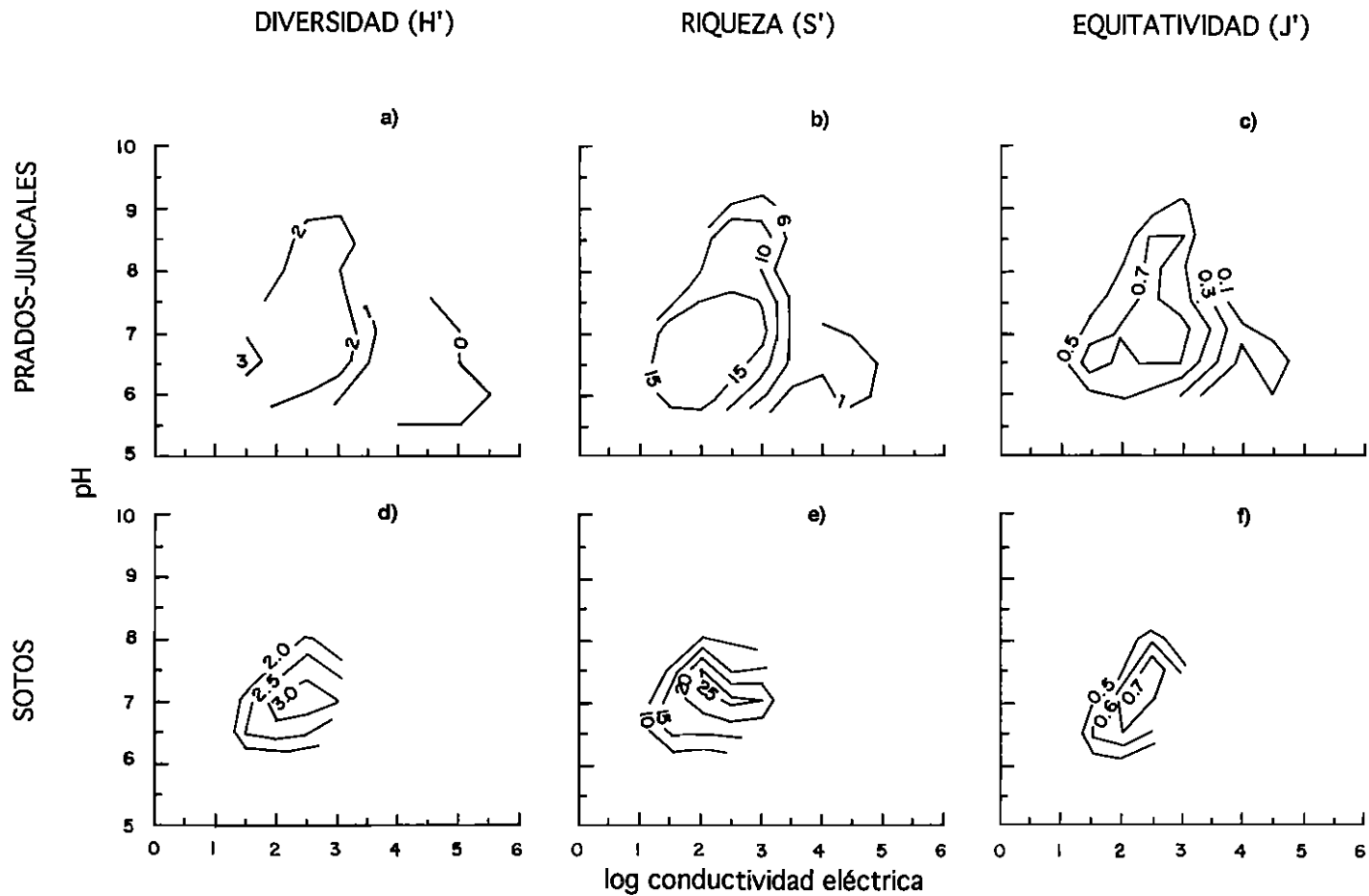


Fig. 4. Modelos empíricos de diversidad (H'), riqueza (S') y equitatividad (J') de los humedales del acuífero de Madrid. Las isolíneas se han trazado automáticamente por interpolación de los valores observados, representados en el espacio paramétrico constituido por los dos principales factores limitantes: la salinidad y alcalinidad del suelo. Se han considerado por separado los dos grandes tipos de vegetación (prados-juncales y sotos) definidos (ver Fig. 1).

Diversidad de especies de diferentes tipos de humedales

A una escala regional puede considerarse que la diversidad de especies de plantas de los humedales del acuífero de Madrid es elevada, ya que en la muestra de 36 localidades estudiadas, cuya superficie total agregada es algo mayor de una hectárea, se ha observado un total de 180 especies de

plantas perennes, el 24,4% leñosas y el resto herbáceas. A esta diversidad florística habría que añadir la de especies anuales, no muestreadas en este estudio, que en todo caso poseen una menor abundancia y protagonismo en este tipo de ecosistemas (NILSSON *et al.*, 1989). Esto es particularmente notable en los pastizales mediterráneos, donde la contribución mayoritaria de las especies anuales a la diversidad vegetal sólo es importante en las zonas

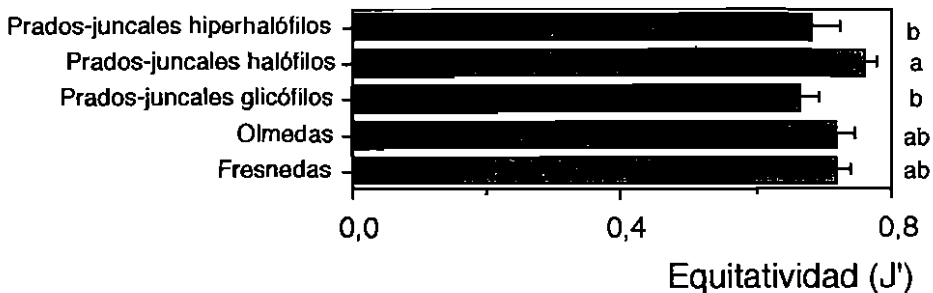
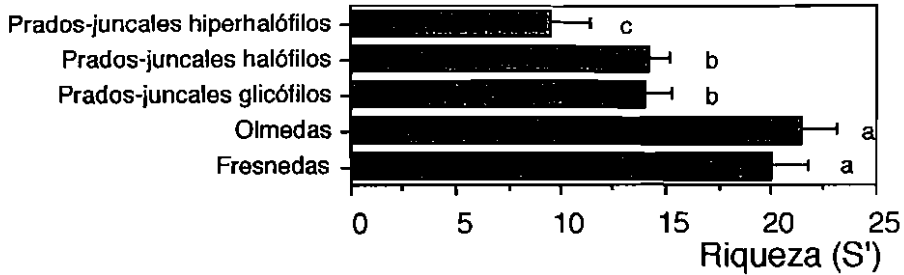
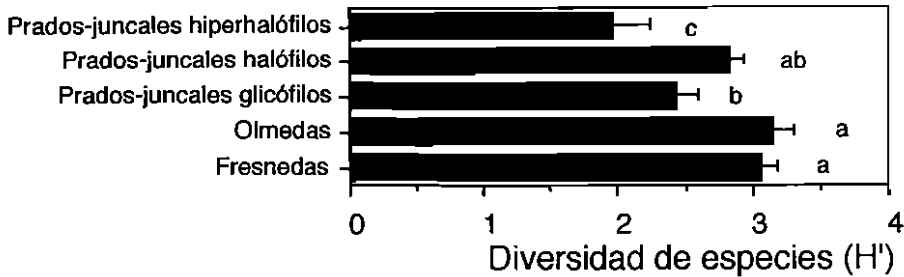


Fig. 5. Valores medios de la diversidad de especies (H'), riqueza (S') y equitatividad (J') de los distintos tipos de humedales. Las barras indican el error estándar. Mediante diferentes letras o grupos de letras se indican las diferencias significativas detectadas (test LSD, $p < 0,05$).

de mayor aridez (MONTALVO *et al.*, 1991). Esta riqueza florística regional no expresa la variabilidad de los valores de diversidad de especies dentro de cada humedal, en gran parte relacionada con los factores físico-químicos mencionados (Fig. 4). Es interesante, pues, determinar los valores de diversidad característicos de diferentes tipos de humedales que expresen sintéticamente la variedad ambiental y taxocenótica.

En la Fig. 5 se muestran los valores medios de diversidad de especies y de sus componentes, riqueza y equitatividad para cada uno de los tipos de humedales definidos por la similitud de su composición florística y los resultados del test LSD ($p < 0,05$). Las olmedas y fresnedas presentan los valores más altos de diversidad específica, con valores medios superiores a los 3 bits, y no presentan diferencias significativas entre sí. Los prados-juncuales halófilos presentan un valor inferior (2,83 bits), aunque no es estadísticamente diferente de la diversidad media de los dos tipos de sotos. Esta tendencia gradual al descenso de la diversidad en los humedales con predominio de plantas herbáceas se manifiesta más claramente en los prados-juncuales glicófilos, con una menor diversidad de especies que los humedales anteriores (2,44 bits), aunque esta diferencia sólo es significativa al compararla con los sotos. Por último, los prados-juncuales hiperhalófilos presentan el valor medio de diversidad más bajo (1,95 bits), significativamente menor que los estimados en el resto de los humedales.

La riqueza de especies expresa de forma más acusada la misma tendencia. Respecto a la riqueza de especies, pueden distinguirse tres grupos de hume-

dales que presentan diferencias estadísticamente significativas entre sí; por orden decreciente: las olmedas y fresnedas (unas 20 especies), los prados-juncuales glicófilos y halófilos (14 especies), y los humedales más pobres florísticamente, las comunidades de plantas hiperhalófilas (unas nueve especies).

Los valores medios de equitatividad no presentan diferencias tan marcadas. Los prados-juncuales halófilos muestran la distribución más equitativa de especies, aunque no difiere significativamente de la estimada para los sotos. Por otra parte, éstos no presentan diferencias significativas entre sí ni con la equitatividad media de prados-juncuales hiperhalófilos y glicófilos, aunque los valores de estos últimos son más bajos.

Diversidad de especies y cobertura de leñosas

En la Fig. 6 se indica la importancia relativa de las especies leñosas en los tipos de humedales definidos. En los prados-juncuales halófilos e hiperhalófilos la cobertura relativa media de especies leñosas es similar y la más baja registrada (apenas alcanza el 5%). En los humedales glicófilos es significativamente más alta, superior al 10%. En los sotos la abundancia relativa de especies leñosas es significativamente más alta, superior al 10%. En los sotos la abundancia relativa de especies leñosas es significativamente mucho más elevada, alcanzando valores que superan el 50%, si bien no presentan diferencias significativas entre sí. Por tanto, los patrones de variación de la madurez ecológica de los humedales parecen corresponderse con los cambios en su composición y diversidad de especies y los factores ambientales que controlan estas pro-

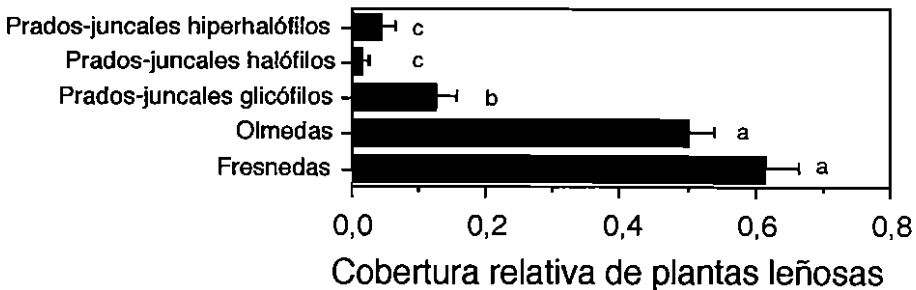


Fig. 6. Cobertura relativa media de especies leñosas en los distintos tipos de humedales. Las barras indican el error estándar. Mediante distintas letras se indican las diferencias significativas detectadas (test LSD, $p < 0,05$).

iedades. En la Fig. 7 se observa la correlación positiva entre la diversidad de especies perennes y la correspondiente a la fracción de especies herbáceas (calculada para el subconjunto de parcelas con presencia de especies leñosas; $n = 56$; $r = 0,869$; $p < 0,001$). Esta correlación se mantiene para cada uno de los tipos de humedales definidos: prados-juncales glicófilos ($n = 15$; $r = 0,944$; $p < 0,001$), halófilos ($n = 5$; $r = 0,963$; $p < 0,001$) e hiperhalófilos ($n = 5$; $r = 0,943$; $p < 0,05$), olmedas ($n = 14$; $r = 0,854$; $p < 0,001$) y fresnedas ($n = 16$; $r = 0,593$; $p < 0,05$). Debe subrayarse que en los humedales estudiados la presencia de especies leñosas se asocia a un aumento de la diversidad de especies, como se deduce del hecho de que la diversidad de especies perennes en la mayoría de los casos es más alta que la diversidad estimada considerando únicamente las especies herbáceas perennes.

Modelo de la diversidad de especies

En la Fig. 8 se representa un modelo que muestra la relación entre la diversidad de especies de plantas de los humedales y los dos gradientes ambientales principales detectados: la salinidad y alcalinidad del suelo. Se han considerado los valores máximos de diversidad de especies y sus componentes en el conjunto de tipos de humedales observados en el acuífero de Madrid. La máxima diversidad de los humedales permitida por los dos principales factores ambientales limitantes corresponde a valores moderados de salinidad y alcalinidad. Por de-

bajo de esta superficie límite, los valores de diversidad observables expresarían el grado de madurez ecológica alcanzado para unas coordenadas ambientales determinadas. Una mayor proporción de especies leñosas u otras propiedades indicadoras de un estado sucesional más avanzado, por ejemplo, en la transición desde prados-juncales glicófilos a fresnedas, determinarían un aumento de la diversidad.

DISCUSION

Factores abióticos que limitan la diversidad de especies

La mayoría de los estudios realizados hasta el momento se centran en tipos particulares de humedales (vegetación riparia, prados, juncales, etcétera), careciendo de una perspectiva global que permite relacionar a todos estos tipos de ecosistemas que tienen como origen común la descarga de agua subterránea (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ *et al.*, 1987; BERNÁLDEZ *et al.*, 1988; REY BENAYAS *et al.*, 1990).

La salinidad es un factor ambiental que ha sido destacado entre los determinantes de la riqueza de especies porque ha limitado las posibilidades de evolución de genotipos tolerantes (GRUBB, 1987). En cuanto al pH, ha sido considerado como un factor que permite valores más altos de riqueza de especies para un rango intermedio de variación (MAAREL y LEERTOWER, 1967; GRIME, 1973; GLASER *et al.*, 1990). Son particularmente notables

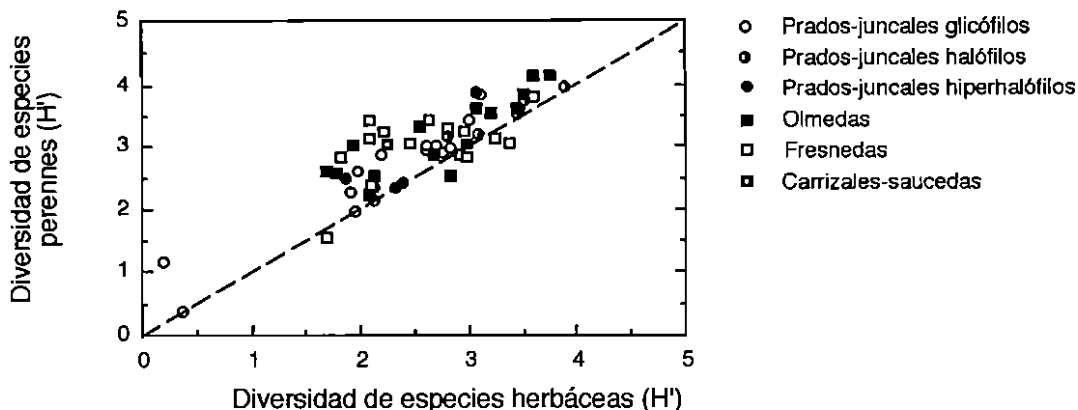


Fig. 7. Relación entre los valores de diversidad de especies perennes (herbáceas y leñosas) y de la fracción de especies herbáceas en los distintos tipos de humedales. La diagonal representa la línea de equidad de ambas estimaciones.

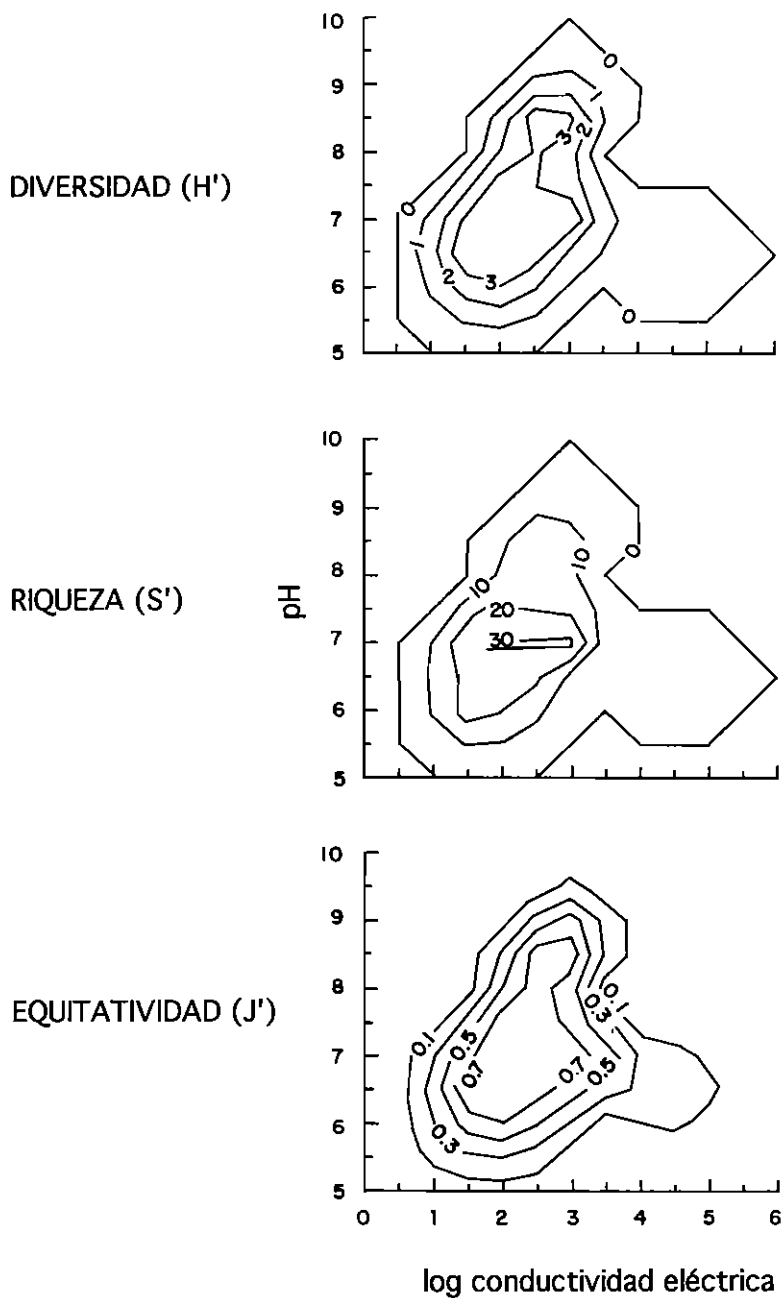


Fig. 8. Modelo del control de la diversidad (H'), riqueza (S') y equitatividad (J') en humedales. Se representan los valores máximos encontrados en función de los gradientes de salinidad y alcalinidad en el acuífero de Madrid (ver Figs. 2 y 4).

las observaciones de una menor riqueza de especies en humedales con un pH ácido o muy ácido (STRIEN *et al.*, 1989; GLASER *et al.*, 1990). En nuestros resultados puede observarse una ligera disminución de diversidad en las fresnedas, que puede relacionarse con el pH ligeramente ácido (la correlación positiva con la salinidad es un fenómeno paralelo pero que no parece ser el más limitante). Esta incipiente disminución de la diversidad en los humedales ligeramente ácidos estudiados es más evidente en otros estudios (GLASER *et al.*, 1990) con rangos de pH que incluyen humedales muy ácidos, del tipo de las turberas altas. Por otra parte, la extrema alcalinidad sólo se manifiesta en una etapa intermedia de la evolución geoquímica del agua subterránea, que con una salinidad moderada alcanza concentraciones relativas elevadas de carbonato y sodio, simultáneamente a una disminución relativa de calcio (CHEVOTAREV, 1955; OPHARI y TÓTH, 1989). En los humedales estudiados por nosotros la disminución de la diversidad de especies parece deberse a la alcalinidad, no al grado de salinidad.

Las anteriores consideraciones ilustran cómo la diversidad de plantas de los humedales depende de la consideración simultánea de dos gradientes ambientales (Figs. 4 y 8). Para valores intermedios de los gradientes de salinidad y alcalinidad se observa una tendencia hacia un pico en la diversidad de especies. En cambio, los humedales que ocupan posiciones extremas en estos gradientes tienen una menor diversidad, particularmente en los más salinos o alcalinos.

Los modelos de la Fig. 4 y el modelo general propuesto en la Fig. 8 permiten sintetizar y explicar la diversidad de especies de los humedales como resultado de los condicionantes hidrogeoquímicos que determinan las características edáficas y la composición florística de estos ecosistemas. Debe remarcar que esta interpretación se fundamenta en los factores asociados a los flujos de aguas subterráneas, considerados clave en la existencia y tipología de los tipos de humedales estudiados. Se considera que representa un marco de referencia adecuado que podría facilitar la interpretación de la diversidad de otros tipos de humedales, como marismas (RUSSELL *et al.*, 1985; PRICE y WOO, 1988) o turberas altas (BIRSE y ROBERTSON, 1976).

Diversidad y cambios de madurez en humedales

Existen varias tendencias de cambio sucesional y consecuentemente de variación de las propiedades de los ecosistemas; sin embargo, si se restringe la comparación a dos tipos con diferencias contrastadas, puede aceptarse que las comunidades herbáceas de las etapas iniciales presentan una diversidad menor que las comunidades leñosas de etapas más maduras (MARGALEF, 1963; PEET, 1978).

Los prados-juncuales se caracterizan por una baja proporción de especies leñosas. Representan estados de una relativa baja madurez ecológica, si bien los factores responsables de su estructura más simple pueden ser varios. Aunque este tipo de comunidades es el resultado histórico de la acción combinada de la deforestación y el uso para pastoreo, parecen concurrir limitaciones abióticas además de las antropógenas en el mantenimiento de sus características actuales: es menor el número de especies leñosas adaptadas a las condiciones extremas de alcalinidad y salinidad. En estos sitios incluso el crecimiento de las especies tolerantes está severamente limitado. Es de destacar la ausencia de sotos para este rango de condiciones ambientales (ver Fig. 2), al igual que en los humedales de otros acuíferos de la Península Ibérica (BERNÁLDEZ *et al.*, 1989; REY BENAYAS *et al.*, 1990). En particular, sólo algunas especies del género *Tamarix* se cuentan entre las formas arbóreas que originalmente poblaron los humedales más salinos (HUGUET DEL VILLAR, 1925). La disminución de la diversidad de especies es más acusada en las comunidades halófitas e hiperhalófitas porque los factores abióticos pueden adicionalmente reducir la diversidad al limitar la madurez ecológica. Por el contrario, los prados-juncuales glicófilos se asocian a las condiciones intermedias de salinidad y alcalinidad, que representan el mismo espacio ambiental ocupado por los sotos. Las comunidades herbáceas glicófilas y los sotos representan estados alternativos de diferente madurez y diversidad para un similar marco geoquímico. De forma coherente, la cobertura de especies leñosas en los prados-juncuales glicófilos es significativamente más alta que en los humedales halófilos e hiperhalófilos.

La mayor diversidad de plantas asociada a la presencia de especies leñosas es consistente con las tendencias observadas en otros humedales (ELLEN-

BROEK, 1987; ROBERTS y LUDWIG, 1991) y sugiere una variación paralela con el aumento de la diversidad de formas vitales y estructural (SOUTHWOOD *et al.*, 1979; ROBERTS y LUDWIG, 1991). Dentro de los sotos parece difícil discriminar entre olmedas y fresnedas por su similar diversidad y proporción de especies leñosas, si bien presentan marcadas diferencias en su composición florística. La tendencia hacia una posición más central de las olmedas en los gradientes ambientales de salinidad y alcalinidad sugiere que su madurez ecológica puede ser mayor.

APLICACION DE LA DIVERSIDAD A LA CONSERVACION DE HUMEDALES

Es conocida la mayor diversidad de la vegetación leñosa freatofítica en comparación con otros tipos de comunidades leñosas (CARBIENER, 1970; GLENN-LEVIN, 1975). Esto es particularmente notable al compararlo con los bosques xerofíticos mediterráneos. La diversidad florística de ecosistemas con una similar y alta madurez es mayor en los humedales arbolados (olmedas, fresnedas) que en los sistemas adyacentes xerofíticos (encinares, monte bajo) no influidos por las aguas subterráneas. En éstos, al contrario que en los humedales, la diversidad de plantas vasculares disminuye durante la sucesión (NAVEH y WHITTAKER, 1979; TRABAUD y LEPART, 1980; PONS, 1990), las formaciones de matorral y encinar presentan un menor número de especies que las comunidades herbáceas pioneras.

Asociada a la mayor madurez ecológica y diversidad de plantas de los sotos existe una mayor diversidad de la fauna. La presencia de freatofitas leñosas es un factor determinante del aumento del número de aves. STRONG y BOCK (1990) detectan que la simple presencia en los humedales de árboles aislados determina un enriquecimiento apreciable de la avifauna. Su influencia es tan clara que incluso sotos de distinto tamaño pueden tener una riqueza de aves similar. La riqueza de aves en los sotos es mayor que en los encinares, particularmente en exposición sur (TELLERÍA, 1987). La diversidad de insectos se encuentra estrechamente asociada a la complejidad estructural de su hábitat (SOUTHWOOD *et al.*, 1979) y es fácilmente previsible que, dentro de los humedales, los sistemas más maduros, como olmedas y fresnedas, presenten una mayor riqueza de insectos que los más sim-

ples, como los prados pastados. GALIANO (1985) ha detectado el aumento del número de especies de mariposas (Ropalóceros) en los sotos, al ser comparados con la vegetación no freatofítica adyacente. El número total de especies encontradas en los sotos es mayor y su fauna de lepidópteros incluye, además de especies higrófilas, otras que también viven fuera, subrayando su papel de refugio durante la característica sequía estival de la región mediterránea.

Desde una perspectiva cuantitativa, la baja diversidad de plantas y probablemente de otros organismos de los humedales muy salinos, podría invitar a considerar la diversidad de especies como un criterio de conservación cuya aplicación es poco relevante en algunas situaciones. Sin embargo, como discute USHER (1991), ésta es una propiedad inherente de algunos sistemas ecológicos. En efecto, ODUM (1975) ha afirmado que existe una diversidad característica y presumiblemente óptima, y, en este sentido, el conocimiento e interpretación ecológica de los patrones de variación de la diversidad de especies pueden ser de utilidad. La validez del modelo propuesto (Fig. 8) y la evaluación de la madurez de los sistemas ecológicos permiten situar el significado de la diversidad de especies en su contexto adecuado. El reconocimiento de que factores abióticos limitan, al margen de la madurez ecológica, la diversidad de especies en un determinado hábitat, sirve para valorar en su justa medida la diversidad de especies, especialmente en el caso de hábitats caracterizados por condiciones ambientales extremas o poco frecuentes.

Podría estimarse de una forma ponderada y basada en la diversidad y los factores que la afectan —incluso de forma ordinal o cualitativa— la diferencia existente entre la máxima diversidad potencial que permite un ambiente y la que presenta en la actualidad. Este indicador podría permitir, por ejemplo, una valoración más alta de los prados-juncuales hiperhalófilos, a pesar de poseer una menor diversidad que otros humedales de ambientes menos limitantes.

La diversidad biológica es una de las propiedades ecológicas más robustas, pero sólo la comprensión de su profundo significado puede proporcionar ayuda para la conservación.

AGRADECIMIENTOS*

Agradecemos al profesor F. González Bernáldez la lectura de una versión inicial del manuscrito, sus valiosos comentarios y el estímulo proporcionado,

así como sus enseñanzas como líder en la investigación ecológica de los humedales en España. El participó activamente en el diseño del muestreo y en la recogida de datos junto con C. Levassor y B. Peco.

SUMMARY

A multivariate classification was applied to the groundwater discharge wetlands of the Madrid aquifer (Spain) on the basis of their perennial plant species composition. The defined types of wetlands are associated with two main environmental gradients: soil salinity and pH.

The highest values of species diversity, richness and evenness for the wooded and non-wooded wetlands under consideration are mid-range values of both environmental gradients.

The presence of woody species is linked to wetlands with a greater species diversity.

The paper highlights the importance of using ecological properties such as species diversity together with the geochemical framework as a criterion for the comprehension of their significance and the encouragement of their conservation.

BIBLIOGRAFIA

- BELBIN, L., 1987: *PATN: Pattern analysis package. Reference manual*. CSIRO Division of Wildlife and Rangelands Research, Canberra.
- BELBIN, L., 1991: «SSH: Semi-strong hybrid scaling, a new ordination algorithm». *J. Veg. Sci.*, 2: 491-496.
- BERNÁLDEZ, F. G.; MONTES, C.; HERRERA, P.; BESTEIRO, A. G., y SASTRE, A., 1988: *Genetical typology of the Madrid aquifer wetlands*. International Symposium on Hydrology of Wetlands in Semiarid and Arid Regions, pp. 41-44. Sevilla.
- BERNÁLDEZ, F. G.; PÉREZ, C., y STERLING, A., 1985: «Areas of evaporation discharge from aquifers: little known spanish ecosystems deserving protection». *J. Environ. Manage.*, 21: 321-330.
- BERNÁLDEZ, F. G.; REY BENAYAS, J. M.; LEVASSOR, C., y PECO, B., 1989: «Landscape ecology of uncultivated lowlands in central Spain». *Landscape Ecology*, 3: 3-18.
- BIRSE, E. L., y ROBERTSON, R. W., 1975: *Plant Communities and Soils of the Lowland and Southern Upland Regions of Scotland*. Macaulay Institute for Soil Research, Aberdeen.
- CARBIENER, R., 1970: «Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale: La forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan (Fraxino-Ulmetum Oberd. 53). Intérêt écologique et biogéographique. Comparaison à d'autres forêts termophiles». *Vegetatio*, 20: 97-148.
- CHEVOTAREV, I. I., 1955: «Metamorphism of natural waters in the crust of Weathering». *Geochemica and Cosmochimica Acta*, 8, 22-48, 137-170: 198-212.
- ELLENBROEK, G. A., 1987: *Ecology and productivity of an African wetland system*. Junk, Dordrecht.
- FAITH, D. P.; MINCHIN, P. R., y BELBIN, L., 1987: «Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance». *Vegetatio*, 69: 57-68.
- GALLIANO, E. F., 1985: «The role of Riparian Forest in the Conservation of Butterflies in a Mediterranean area». *Environmental Conservation*, 12: 361-362.

* N. de la R.: Este trabajo se recibió en la Redacción de *Ecología* el 30 de marzo de 1992, unos meses antes del fallecimiento del profesor González Bernáldez, a quien los autores rinden aquí un homenaje que, lamentablemente, él no ha podido recoger.

- GLASER, P. H.; JANSSENS, J. A., y SIEGEL, D. I., 1990: «The response of vegetation to chemical and hydrological gradients in the lost river peatland, Northern Minnesota». *J. Ecol.*, 78: 1021-1048.
- GLENN-LEWIN, D. C., 1975: «Plant species diversity in ravines of the southern Finger Lakes region, New York». *Can. J. Bot.*, 53: 1465-1472.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F.; HERRERA, P.; LEVASSOR, C.; PECO, B., y SASTRE, A., 1987: «Las aguas subterráneas en el paisaje». *Investigación y Ciencia*, 127: 8-17.
- GRIME, J. P., 1973: «Control of species density in herbaceous vegetation». *J. Environ. Manage.*, 1: 151-167.
- GRUBB, P. J., 1987: «Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere». En: *Organization of communities. Past and present*. GEE, J. H. R., y GILLER, P. S. (eds.), pp. 99-118. Blackwell, Oxford.
- GUERRERO, R., y MAS, J., 1987: *Ecología de los microorganismos de los sistemas lacustres españoles*. Seminario sobre bases científicas para la protección de los humedales en España. Real Academia de Ciencias, Madrid.
- HERBICH, J.; HERBICHOWA, M., y HERBICH, P., 1990: «Conception for an active protection of endangered and changed meadow communities on the example of the reserve Piasnickie Laki». *Pradník. Prace Muz. Szafera*, 3: 161-173 (en polaco).
- HUGUET DEL VILLAR, E., 1925: «Avance geobotánico sobre la pretendida estepa central de España». *Ibérica*, 580: 17-23.
- IWRB, 1991: *A strategy to arrest and reverse wetland loss and degradation in the Mediterranean basin*. Managing Mediterranean wetland and their birds for the year 2000 and beyond, IWRB Symposium. 2nd Draft, Grado, Italia.
- MAAREL, E. VAN DER, y LEERTOWER, J., 1967: «Variation in vegetation and species diversity along a local environmental gradient». *Acta Bot. Neerl.*, 16: 211-221.
- MACNAUGHTON-SMITH, P.; WILLIAMS, W. T.; DALE, M. B., y MOCKETT, L. G., 1964: «Dissimilarity analysis: a new technique of hierarchical sub-division». *Nature*, 202: 1034-1035.
- MARGALEF, R., 1963: «On certain unifying principles in ecology». *Amer. Nat.*, 97: 357-374.
- MONTALVO, J.; CASADO, M. A.; LEVASSOR, C., y PINEDA, F. D., 1991: «Adaptation of ecological systems: compositional patterns of species and morphological and functional traits». *J. Veg. Sci.*, 2: 655-666.
- MONTES, C., 1987: *Las lagunas hipersalinas*. Seminario sobre bases científicas para la protección de los humedales en España. Real Academia de Ciencias, Madrid.
- NAIMAN, R.; DÉCAMP, H., y FOURNIER, F. (eds.), 1989: *The role of land/inland water ecotones in landscape management and restoration: a proposal for collaborative research*. MAB Digest 4. Unesco, París.
- NAVEH, Z., y WHITTAKER, R. H., 1979: «Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas». *Vegetatio*, 41: 171-190.
- NILSSON, Ch.; GRELSSON, G.; JOHANSSON, M., y SPERENS, U., 1989: «Patterns of plant species richness along riverbanks». *Ecology*, 70: 77-84.
- ODUM, E. P., 1975: «La diversidad como función del flujo de energía». En: *Conceptos unificados en ecología*. VAN DOBBEN, W. H., y LOWE MCLONNELL, R. H. (eds.), pp. 14-18. Blume, Barcelona (edición española de *Unifying concepts in ecology*. Junk, La Haya).
- OPHARI, D. U., y TÓTH, J., 1989: «Patterns of groundwater chemistry, Ross Creek Basin, Alberta, Canada». *Groundwater*, 27: 20-26.
- PEET, R. K., 1978: «Forest vegetation of the Colorado Front Range: patterns of species diversity». *Vegetatio*, 37: 65-78.
- PIELOU, E. C., 1966: «The measurement of diversity in different types of biological collections». *J. Theoret. Biol.*, 13: 131-144.
- PIELOU, E. C., 1975: *Ecological diversity*. Wiley, Nueva York.

- PONS, X., 1990: «Dinàmica de la vegetació en una zona de la serra de Collserola durant vin-i-quatre anys». *Orsis*, 5: 13-21.
- PRICE, J. S., y WOO, M. K., 1988: «Origin of salt in coastal marshes of Hudson and James Bay». *Can. J. Earth Sci.*, 25: 145-147.
- RAMSAR CONVENTION, THE, 1991: *Wetland conservation fund. Assistance to developing countries*. Ramsar Bureau, February 1991.
- REY BENAYAS, J. M.; BERNÁLDEZ, F. G.; LEVASSOR, C., y PECO, B., 1990: «Vegetation of groundwater discharge sites in the Douro basin, central Spain». *J. Veg. Sci.*, 1: 461-466.
- ROBERTS, J., y LUDWIG, J. A., 1991: «Riparian vegetation along current-exposure gradients in floodplain wetlands of the river Murray, Australia». *J. Ecol.*, 79: 117-127.
- RUSSELL, P. J.; FLOWERS, T. J., y HUTCHINGS, M. J., 1985: «Comparison of niche breadths and overlaps of halophytes on salt marshes on differing diversity». *Vegetatio*, 61: 171-178.
- SHANNON, C. E., y WEAVER, W., 1949: *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- SOUTHWOOD, T. R. E.; BROWN, V. K., y READER, P. H., 1979: «The relationships of plant and insect diversities in succession». *Biol. J. Linne. Soc.*, 12: 327-348.
- STRIEN, A. J. VAN; LINDEN, J. VAN DER; MELMAN, Th. C. P., y NOORDERVLIET, M. A. W., 1989: «Factors affecting the vegetation of ditch banks in peat areas in the western Netherlands». *J. Appl. Ecol.*, 26: 984-1004.
- STRONG, T. R., y BOCK, C. E., 1990: «Bird species distribution patterns in riparian habitats in southeastern Arizona». *Condor*, 92: 866-885.
- TELLERÍA, J. L., 1987: «Biogeografía de la avifauna nidificante en España Central». *Ardeola*, 34: 145-166.
- TRABAUD, L., y LEPART, J., 1980: «Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire». *Vegetatio*, 43: 49-57.
- TUTIN, T. G.; HEYWOOD, V. H.; BURGUESS, N. A.; MOORE, D. M.; VALENTINE, D. H.; WALTERS, S. M., y WEBB, D. A. (eds.), 1964-1980: *Flora Europaea*, 5 v. Cambridge University Press. Cambridge.
- USHER, M. B. (ed.), 1986: *Wildlife conservation evaluation*. Chapman and Hall, Londres.
- USHER, M. B., 1991: «Biodiversity: a scientific challenge for resource managers in the 1990s». En: *Diversidad biológica/Biological diversity*. PINEDA, F. D.; CASADO, M. A.; DE MIGUEL, J. M., y MONTALVO, J. (eds.). Fund. Areces-SCOPE-WWF, Madrid.