

Arriba: Paisaje renaturalizado en la Cordillera Cantábrica mostrando la recuperación de la vegetación leñosa tras el declive ganadero (Foto: Daniel García). Abajo: Representación del papel de las interacciones ecológicas de dispersión zoócora de semillas y facilitación entre plantas en la sucesión secundaria en la Cordillera Cantábrica (Dibujos: Daniel García y Víctor González; fotografías: Daniel García).

Renaturalización pasiva en la Cordillera Cantábrica: bases y retos científicos para una sostenibilidad socio-ecológica

Daniel García^{1,2,*} , Susana Suárez-Seoane^{1,2} , Borja Jiménez-Alfaro^{1,2} , David Álvarez¹ , Pedro Álvarez-Álvarez³ , José Manuel Álvarez-Martínez⁴ , José Barquín⁴ , Leonor Calvo⁵ , Juan Carlos Illera² , Paola Laiolo² , Ignacio Pérez-Silos⁴ , Mario Quevedo^{1,2} , José Valentín Rocés-Díaz^{2,3} , Cristina Santín^{2,6} 

(1) Depto. de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, C/Rodrigo Uría /n, 33071 Oviedo, España.

(2) Instituto Mixto de Investigación en Biodiversidad, Universidad de Oviedo-CSIC-Principado de Asturias, C/ Gonzalo Gutiérrez Quirós s/n, 33600 Mieres, España.

(3) Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Escuela Politécnica de Mieres, Universidad de Oviedo, c/ Gonzalo Gutiérrez Quirós s/n, 33600 Mieres, España.

(4) Instituto de Hidráulica Ambiental de la Universidad de Cantabria (IHCantabria), Avda. Isabel Torres, 15, Parque Científico y Tecnológico de Cantabria, 39011 Santander, España.

(5) Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Universidad de León, Campus de Vegazana s/n, 24071 León, España.

(6) Depto. de Biociencias, Universidad de Swansea, Singleton Campus SA28PP, Swansea, Reino Unido.

* Autor de correspondencia: D. García [danielgarcia@uniovi.es]

> Recibido el 13 de diciembre de 2022 - Aceptado el 28 de marzo de 2023

Como citar: García, D., Suárez-Seoane, S., Jiménez-Alfaro, B., Álvarez, D., Álvarez-Álvarez, P., Álvarez-Martínez, J.M., Barquín, J., Calvo, L., Illera, J. C., Laiolo, P., Pérez-Silos, I., Quevedo, M., Rocés-Díaz, J.V., Santín, C. 2023. Renaturalización pasiva en la Cordillera Cantábrica: bases y retos científicos para una sostenibilidad socio-ecológica. *Ecosistemas* 32(1): 2507. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2507>

Renaturalización pasiva en la Cordillera Cantábrica: bases y retos científicos para una sostenibilidad socio-ecológica

Resumen: La renaturalización pasiva, o recuperación de los ecosistemas tras el abandono del uso humano del territorio, representa una oportunidad para restaurar biodiversidad y servicios ecosistémicos en un contexto de crisis ambiental global. No obstante, también puede provocar declive de determinadas especies, cambios en los regímenes de perturbación o pérdidas de valores culturales. Esta revisión integra el conocimiento actual sobre patrones y procesos ecológicos de renaturalización pasiva en la Cordillera Cantábrica (NO España) para generar una primera base de evidencia sobre la que apoyar la gestión ambiental. Se observa un patrón de recuperación de bosques y matorrales en áreas anteriormente ocupadas por pastizales ganaderos y campos agrícolas, que implica cambios en la estructura del paisaje, la riqueza y la composición de las comunidades ecológicas, la acumulación de carbono en biomasa y suelos, y la provisión de diferentes servicios ecosistémicos. Los procesos que modulan la renaturalización son: 1) la dispersión de organismos, que condiciona la sucesión ecológica y la persistencia de especies a escala regional; 2) las dinámicas tróficas, cuyo funcionamiento depende de la presencia de grandes depredadores apicales y de la estructura del paisaje; y 3) los regímenes de perturbaciones ecológicas, actualmente dominados por la ganadería y los incendios antropogénicos. Por sus efectos ecológicos, la renaturalización pasiva representa una estrategia efectiva de restauración de ecosistemas y sus funciones clave en la Cordillera Cantábrica. Su aceptación social dependerá de la compatibilización de este proceso con el uso ganadero y ecoturístico del territorio, así como de la eficacia de las políticas conservacionistas, agrarias y forestales.

Palabras clave: abandono del territorio; bosque caducifolio templado; ecología de montañas; restauración ecológica; uso del territorio

Passive rewilding in the Cantabrian Mountain Range: scientific basis and challenges for socio-ecological sustainability

Abstract: Passive rewilding means the spontaneous regeneration of ecosystems after the abandonment of human land use. It may represent an opportunity to recover biodiversity and ecosystem services under global environmental crisis, but may also entail declines of certain species, changes in disturbance regimes and losses of cultural values. In this review, we integrate the current knowledge on the ecological patterns and processes of passive rewilding in the Cantabrian Cordillera (NW Spain) in order to provide a primary basis of scientific evidence for developing environmental management guidelines. There is a main pattern of expansion of forest and shrubland in areas previously occupied by rangeland pastures and crop fields, which involves changes in landscape structure, richness and composition of ecological communities, carbon accumulation in biomass and soil, and the provision of different ecosystem services. Among the driving processes of rewilding are: 1) organism dispersal, which conditions ecological succession and species persistence at the regional scale; 2) trophic dynamics, whose functioning depends on the occurrence of large apex predators and the landscape structure; and 3) ecological disturbance regimes, currently dominated by the dynamics of cattle ranging and anthropogenic fire. Due to its ecological effects, passive rewilding emerges as an effective strategy to restore the structure and key functions of forest and shrubland ecosystems in the Cantabrian Cordillera. The social sustainability of this process will depend on its compatibility with current land use for cattle ranging and ecotourism, for which different environmental, agricultural and forestry policies are now available.

Keywords: ecological restoration; land abandonment; land use; mountain ecology; temperate deciduous forest

Introducción

La expansión de la especie humana y su uso ubicuista de los recursos naturales son causas subyacentes de la actual crisis ambiental global, caracterizada por fuertes cambios en las comunidades ecológicas, modificaciones de los ciclos biogeoquímicos y alteraciones climáticas que se retroalimentan de forma compleja (Pörtner et al. 2021). Esta crisis ambiental tiene además una dimensión social, al erosionar los aportes de los ecosistemas al bienestar humano, modificar la idoneidad del territorio para las actividades socio-económicas básicas e incrementar la vulnerabilidad frente a los riesgos naturales (Pörtner et al. 2021). En este contexto, son necesarias soluciones integradoras para frenar el declive de la biodiversidad, mitigar el cambio climático y permitir la prosperidad humana (Mahli et al. 2020).

A lo largo de las últimas décadas, los usos del territorio asociados a la agricultura y la ganadería han sufrido fuertes cambios en intensidad y distribución a escala global, abandonándose grandes extensiones de tierras de cultivo y pastoreo en numerosas regiones templadas del hemisferio norte (Song et al. 2018). En Europa, la despoblación rural y el cambio en los modelos agrícolas han relajado la presión antrópica en muchos territorios, dando paso a la sucesión ecológica y a la regeneración espontánea de ecosistemas como matorrales y bosques nativos (Palmero-Iniesta et al. 2021). Este proceso de recuperación de ecosistemas en territorios abandonados, tipificado como *renaturalización pasiva* (del término inglés *passive rewilding*; sensu Navarro y Pereira 2012) representa una oportunidad para restaurar la biodiversidad y servicios ecosistémicos de gran relevancia social, como la mitigación climática a través del secuestro de carbono (Mahli et al. 2020). No obstante, la renaturalización pasiva puede acarrear consecuencias no deseadas (Queiroz et al. 2014), tanto desde la perspectiva de la conservación, por declive de especies de hábitats abiertos antrópicos, como desde la perspectiva social, por conflictos asociados al retorno de especies como los grandes carnívoros, por cambios en el régimen de perturbaciones como el fuego, o por impacto sobre valores culturales como los paisajes tradicionales. En relación a dicha perspectiva social, los contextos culturales pueden condicionar fuertemente la valoración de la renaturalización pasiva, independientemente de la existencia de evidencia científica y de la consideración de dicha renaturalización como una herramienta frente a la crisis ambiental (Queiroz et al. 2014).

Las montañas europeas son áreas especialmente relevantes desde la perspectiva de la renaturalización ya que son importantes reservorios de biodiversidad, servicios ecosistémicos y diversidad cultural y, al mismo tiempo, son puntos calientes de cambio de uso del territorio ante el abandono rural (Kuemmerle et al. 2016). La Cordillera Cantábrica, extendida a lo largo de 500 km en el noroeste de la Península Ibérica, en la frontera biogeográfica entre las regiones eurosiberiana y mediterránea, ejemplifica este escenario de forma paradigmática (Barquín et al. 2018). En partes de este territorio, el abandono de los usos agropecuarios está favoreciendo el retorno de vegetación arbórea y de matorrales a tierras antes ocupadas por cultivos y pastizales ganaderos (Álvarez-Martínez 2014). Este proceso de renaturalización pasiva lleva asociados conflictos tanto de visiones científicas como de perspectivas sociales. A nivel científico, contrastan los análisis de efectos negativos como la homogeneización del paisaje o la pérdida de especies de hábitats abiertos (Dover et al. 2011) frente a los de efectos positivos como la recuperación de funciones ecosistémicas de los bosques (Belmar et al. 2018). A nivel social, se identifica la renaturalización pasiva como una herramienta útil para paliar la crisis ambiental pero también como una amenaza

al uso agroganadero del territorio y a sus valores culturales (Martín-Forés et al. 2020). En este contexto, resulta crucial mejorar nuestro conocimiento sobre los patrones de renaturalización pasiva en la Cordillera Cantábrica, de cara a desarrollar políticas contexto-dependientes que consideren este proceso como una herramienta de conservación biológica y desarrollo sostenible. Para ello necesitamos conceptualizar mejor los procesos ecológicos subyacentes a la renaturalización pasiva (Van Meerbeek et al. 2019). Además, a la hora de interpretar dichos procesos ecológicos, es imprescindible distinguir el peso relativo del discurso cultural convencional frente a la evidencia científica ecológica (Queiroz et al. 2014).

En este trabajo analizamos la recuperación de ecosistemas forestales en la Cordillera Cantábrica tras el abandono del uso agropecuario del territorio, con el fin de sintetizar una base de evidencia científica para directrices de gestión ambiental y social. Para ello, primero establecemos un marco conceptual para entender la renaturalización pasiva desde una perspectiva ecológica funcional e integradora y, seguidamente, revisamos el conocimiento actual disponible sobre los patrones de renaturalización pasiva y sus procesos ecológicos subyacentes. Una vez recopilado dicho conocimiento, interpretamos su utilidad para desarrollar una gestión medioambiental que sea social y políticamente viable. A lo largo del texto se utilizará el término renaturalización en referencia, exclusivamente, al proceso de renaturalización pasiva, no abarcándose otras aproximaciones (Perino et al. 2019).

Un marco conceptual de la renaturalización en la Cordillera Cantábrica

El término *renaturalización* representa el proceso de recuperación de las estructuras y dinámicas naturales que mantienen el funcionamiento, autosostenible y resiliente, de los ecosistemas nativos, en un contexto de liberación de la presión y el control antrópicos (Perino et al. 2019; Van Meerbeek et al. 2019). En el caso de la Cordillera Cantábrica, consideramos como ecosistemas diana a los bosques caducifolios o mixtos templados, ríos, humedales, matorrales y pastizales abiertos de alta montaña, en un escenario de relajación del uso agro-ganadero del territorio (Fig.1).

Las estructuras y dinámicas naturales soporte de los ecosistemas funcionales se organizan en tres dimensiones o ejes principales (Fig. 2; Perino et al. 2019): 1) los procesos de dispersión en el espacio y el tiempo, que regulan la disponibilidad de genes, individuos y especies para la reorganización de las comunidades ecológicas; 2) la complejidad de las redes tróficas, que confiere capacidad de autorregulación a los ecosistemas; y 3) las perturbaciones ecológicas, que regulan la diversidad de las comunidades y son en sí un mecanismo de resiliencia. Estos ejes, además, se interrelacionan entre sí, por ejemplo, cuando la dispersión de individuos supone el refuerzo de niveles tróficos antaño debilitados (p.ej. por el retorno de grandes carnívoros por dispersión; Fig. 2). La recuperación de los ecosistemas naturales conceptualizada como renaturalización supone, por tanto, una extensión del volumen delimitado por los tres ejes principales. Las estructuras y dinámicas ecosistémicas cambian además en el territorio, entendido como contexto integrador de sistemas ecológicos terrestres y acuáticos y sistemas geofísicos interconectados a escala espacial amplia.

En las siguientes secciones, se detallan los patrones de cambio biológico en la Cordillera Cantábrica observados bajo el paraguas de la definición de renaturalización, y se describen sus procesos ecológicos subyacentes según la aproximación tridimensional arriba descrita (para una versión extendida, véase García et al. 2022).

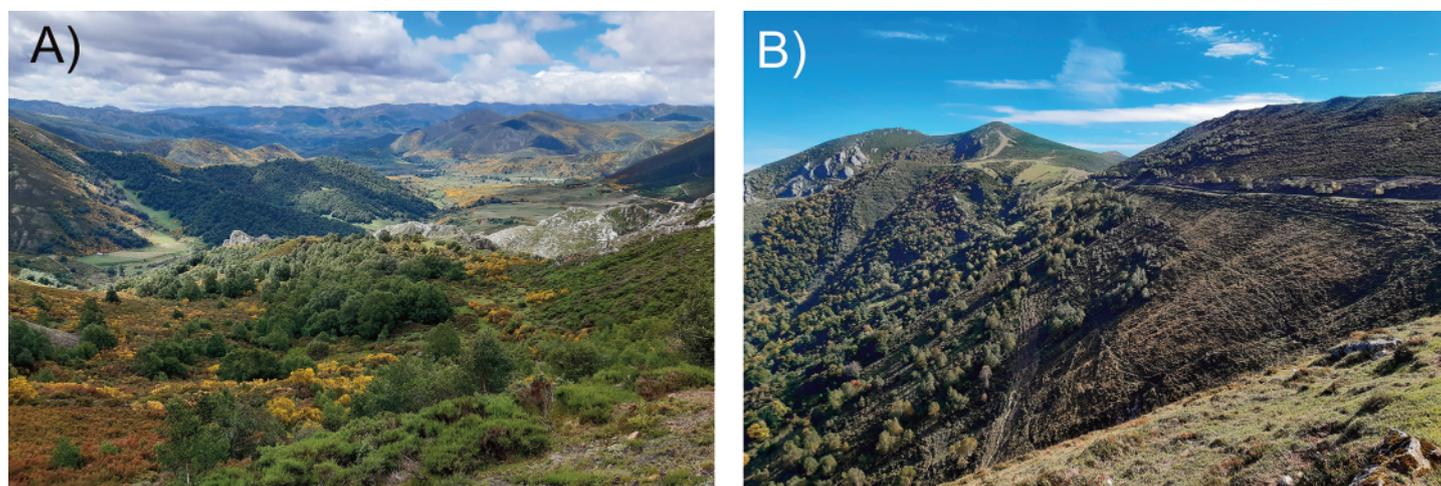


Figura 1. Paisajes de renaturalización en la Cordillera Cantábrica mostrando la recuperación de la vegetación leñosa tras el declive ganadero. En **A)** se observan prados y pastizales en uso en el fondo del valle, bosques maduros (hayedo y robleal, ladera en sombra), y vegetación renaturalizada en primer plano (brezales y piornales, de tonos marrones y amarillos respectivamente); rodales y árboles aislados de abedular; municipio de San Emiliano, León). En **B)** se destaca la colonización del abedular en zonas de pastizal (concejo de Teverga, Asturias; créditos de fotografías: Daniel García).

Figure 1. Rewilding landscapes in the Cordillera Cantábrica showing the recovery of woody vegetation after cattle ranging decline. **A)** Meadows and pastures for cattle grazing in the valley bottom, mature forests (beech and oak, shadow slope), and rewilding vegetation in the forefront (heather and broom shrubland, in brown and yellow colours respectively); birch woodland patches and isolated trees; San Emiliano municipality, León). **B)** recovery of birch forest in pastureland (Teverga municipality, Asturias; photo credits: Daniel García).

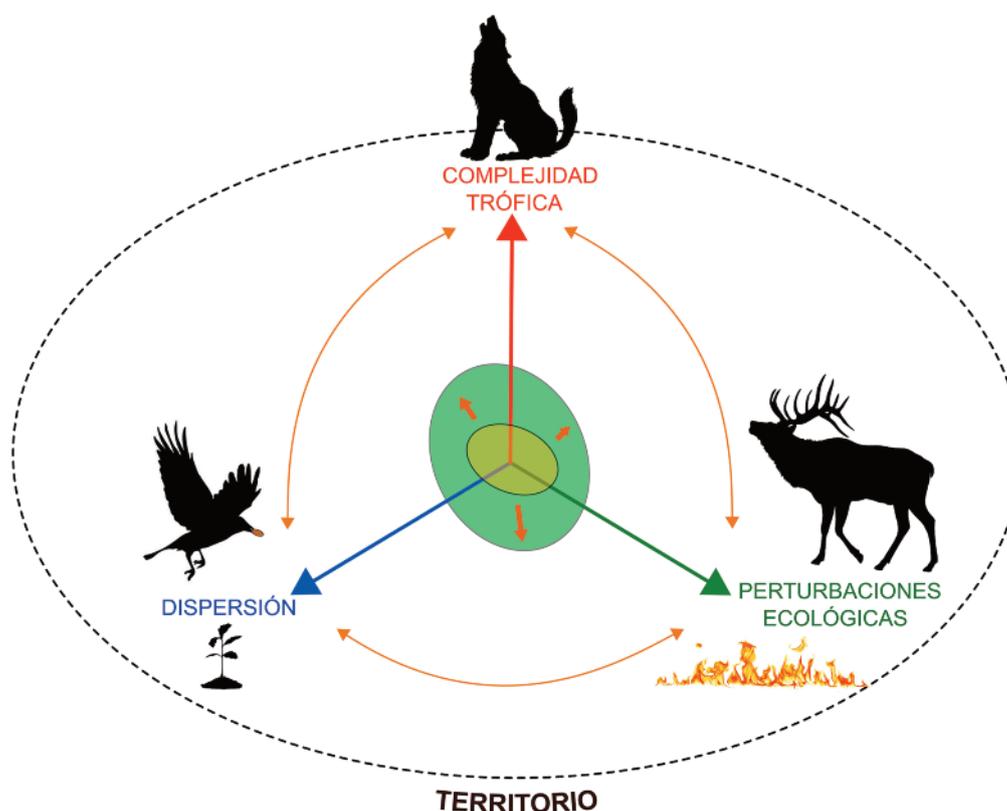


Figura 2. Esquema de aproximación tridimensional que integra las dinámicas ecosistémicas (dispersión, complejidad trófica y perturbaciones ecológicas) que intervienen en el proceso de renaturalización (modificado a partir de Perino et al. 2019). La renaturalización se concibe como cambio multidimensional y se representa como la transición entre los elipsoides marrón y verde. Las flechas bidireccionales naranjas indican situaciones de interacción entre dimensiones, bien dispersión y procesos tróficos (p.ej. la dispersión y el retorno de depredadores apicales puede reforzar la complejidad trófica localmente; los carnívoros depredadores pueden actuar como vectores de dispersión de semillas de plantas), dispersión y perturbaciones ecológicas (p.ej. la apertura de claros por fuego o grandes herbívoros genera corredores ecológicos para organismos de hábitats abiertos; la dispersión de grandes herbívoros cambia los regímenes locales de perturbación), y procesos tróficos y perturbaciones ecológicas (p.ej. los depredadores amortiguan el papel de los herbívoros como perturbaciones ecológicas; el fuego pueden provocar cambios de diversidad plantas y herbívoros que repercutan en la acción de los depredadores). Se señala además el territorio como marco integrador de ecosistemas terrestres y acuáticos y sistemas geofísicos a gran escala. Créditos de siluetas: vecteezy.com

Figure 2. Tridimensional approach representing ecosystem structures and dynamics (dispersal, trophic complexity, ecological disturbances) shaping rewilding process (modified from Perino et al. 2019). Rewilding means a multidimensional change, and it is represented as a transition from brown to green ellipsoids. Bidirectional orange arrows indicate interactions between dimensions, such as dispersal and trophic processes (e.g. recovery of top predators after their dispersal may reinforce local trophic complexity; predatory carnivores may act eventually of plant seed dispersal vectors), dispersal and ecological disturbances (e.g. clear opening by fire or large herbivores may generate ecological corridors for open-habitat organisms; herbivore dispersal may alter local disturbance regimes), and trophic processes and ecological disturbances (e.g. the presence of predators buffers the role of large herbivores as disturbance drivers; fire may change plant and herbivore diversity conditioning regulatory role of predators). Land is highlighted as the framework integrating terrestrial and aquatic ecosystems and geophysical systems Silhouette credits: vecteezy.com.

Patrones de renaturalización en la Cordillera Cantábrica

Paisaje y uso del territorio

Los paisajes de la Cordillera Cantábrica son mosaicos ecológicos compuestos por distintos ecosistemas, cada uno de los cuales presenta su propia dinámica de perturbación y sucesión. Han sido modelados desde el Neolítico por fuerzas antrópicas en un contexto de fuertes restricciones climáticas, topográficas y edáficas (García-Llamas et al. 2016) y son el escenario de múltiples procesos bióticos y abióticos. La heterogeneidad de los mosaicos paisajísticos les confiere altos niveles de biodiversidad, resiliencia y variedad de servicios ecosistémicos (García-Llamas et al. 2018). Como en otras montañas de Europa, la despoblación, las políticas territoriales y las regulaciones de la Política Agraria Común (PAC) están determinando cambios en la intensidad de los usos del suelo (abandono vs. intensificación) y en la propia dinámica de los ecosistemas montanos cantábricos.

Las consecuencias de la renaturalización sobre los paisajes de la Cordillera Cantábrica varían espacio-temporalmente. A escala de cuenca hidrográfica, los mosaicos se están desfragmentando debido al aumento de la cobertura de bosques y matorrales (tasa promedio de incremento de 0.35% anual para 1956-2004), especialmente en áreas de mayor altitud y orientación norte (Álvarez-Martínez et al. 2014). Esto genera beneficios ambientales (p.ej. mayor conectividad forestal), pero también una pérdida de multifuncionalidad del paisaje asociada a la disminución de heterogeneidad. A escala regional, no obstante, se reconoce aún un patrón espacial de baja cobertura (23% del área potencial) y alta fragmentación (más del 50% de los fragmentos miden menos de 1 ha) de los bosques naturales (García et al. 2005). La reducida cantidad, continuidad y calidad (efecto borde e influencia de la matriz perturbada) del hábitat forestal impacta negativamente en la viabilidad de sus poblaciones y comunidades (Velázquez et al. 2017). Por ello, la renaturalización es un proceso clave para la recuperación de los flujos bióticos y abióticos en el paisaje, ya que permite incrementar el tamaño y conectividad de los fragmentos forestales, así como la permeabilidad de la matriz.

Diversidad de hábitats

La Cordillera Cantábrica reúne una elevada diversidad de hábitats en proporción a su extensión geográfica, como resultado de su variedad geológica, orográfica y biogeográfica (Jiménez-Alfaro 2008). Debido a un impacto humano milenar (Carracedo et al. 2018), los bosques dominantes durante gran parte del Holoceno (hayedos y robledales montanos, pinares y abedulares subalpinos) fueron sustituidos por hábitats agrícolas y ganaderos (praderas y matorrales). Esta tendencia se revertió durante la segunda mitad del siglo XX con el abandono de las actividades humanas, favoreciendo la extensión de hábitats sucesionales del bosque templado (helechales, matorrales secundarios y prebosques). Los patrones de renaturalización más evidentes se observan en prados abandonados cercanos a bosques, sometidos a una rápida colonización de formaciones arbustivas (p.ej. avellanadas, formaciones de rosáceas leñosas, piornales) o bosques pioneros (p.ej. acebedas, abedulares).

La recuperación de los bosques lleva asociados cambios en la disponibilidad de luz y la retención de nutrientes que determinarán su composición de especies (Sabatini et al. 2014). Si bien es esperable que la renaturalización permita la recuperación de especies adaptadas a medios umbríos y menos nitrificados, apenas existen datos que permitan cuantificar las tasas de cambio de especies en diferentes tipos de hábitats. En suelos pobres sujetos a perturbaciones recurrentes como el fuego, la renaturalización requiere tiempos más largos debidos a la persistencia de matorrales secundarios (brezales o tojaes). En otros casos, la modificación de la carga ga-

nadera puede favorecer la recuperación de matorrales de interés para la fauna como callunares y enebrales, especialmente en zonas por encima del límite natural del bosque (Pato et al. 2016).

Diversidad de organismos

En un territorio amplio y ambientalmente muy heterogéneo, como es la Cordillera Cantábrica, los efectos de la renaturalización sobre la diversidad de organismos son difíciles de predecir y varían dependiendo de la escala. Así, es esperable que sean leves sobre la diversidad regional, pero pueden ser elevados sobre la diversidad local y la diferenciación entre comunidades. Por ejemplo, ciertos grupos de organismos, como las aves paseriformes de origen paleártico, se han diversificado en ambientes forestales gracias a las oportunidades de segregación ecológica que ofrece la estratificación vertical del bosque. Por ello, a nivel local, los hábitats que representan fases avanzadas de sucesión ecológica acumulan más especies de aves, ya que se parte de un amplio banco regional de especies que encuentran oportunidades ecológicas en los hábitats renaturalizados (Seoane et al. 2017). Sin embargo, otros grupos de organismos con adaptaciones funcionales a los ambientes abiertos, como las plantas herbáceas pratenses, pueden presentar patrones opuestos (Ladouceur et al. 2019). Es decir, los efectos de la renaturalización sobre la diversidad dependerán de los requerimientos ecológicos de los distintos organismos.

Los cambios en la diversidad de organismos ante la renaturalización también pueden analizarse a través de los rasgos funcionales o los linajes filogenéticos. Por ejemplo, en los Alpes suizos, se ha documentado cómo el aumento de la riqueza de aves tras el abandono de la ganadería no ha resultado en un aumento de su diversidad funcional (García-Navas et al. 2020). Mientras que la mayoría de las especies de bosques y matorrales eran funcionalmente redundantes, las aves de pastizales alpinos y subalpinos exhibían un alto grado de especialización funcional. En la Cordillera Cantábrica, aún necesitamos evaluar el efecto de la renaturalización mediante estudios que integren la respuesta de distintos componentes de diversidad (taxonómica, funcional y filogenética) de diferentes organismos frente a los gradientes ecológicos de las montañas.

Distribución de carbono

Los bosques maduros de la Cordillera Cantábrica están entre los ecosistemas de toda la Península Ibérica con mayor capacidad de retención de carbono, en forma de biomasa y materia orgánica del suelo (Vayreda et al. 2012; Doblas-Miranda et al. 2013; Calvo de Anta 2020). Esto es debido, por una parte, al ambiente atlántico, cuyas lluvias abundantes y temperaturas frescas favorecen el crecimiento de la vegetación a la vez que ralentizan la descomposición de la materia orgánica en los suelos, y, por otra parte, a que los bosques están compuestos por especies arbóreas de gran porte, caducifolias y productoras de mantillo duradero. No todos los árboles cantábricos son iguales a la hora de retener carbono (Castaño-Santamaría et al. 2013): el haya (*Fagus sylvatica*) y el castaño (*Castanea sativa*) absorben más CO₂ por superficie que los robles (*Quercus* spp.) y el abedul (*Betula celtiberica*). Aquellos bosques más ricos en especies y más complejos estructuralmente acumulan más carbono tanto en forma de biomasa como en el suelo (Vayreda et al. 2012). En cualquier caso, el potencial de captación y acumulación de carbono de los bosques caducifolios cantábricos es superior al de otros tipos de vegetación seminatural como los matorrales y, especialmente, los pastizales (Calvo de Anta 2020). La superioridad de los bosques maduros en el almacenamiento a largo plazo de carbono prevalece también frente a los monocultivos forestales de pinos y eucaliptos (Rodríguez-Lozano et al. 2013). La renaturalización de la Cordillera Cantábrica, entendida como la regeneración natural del bosque caducifolio (incluso como arbolado disperso en sistemas silvopastorales), supone, por tanto, una recuperación relevante de sumideros y reservorios de carbono a largo plazo y a escala regional.

Servicios de los ecosistemas

Los servicios ecosistémicos son los beneficios que la sociedad obtiene de la naturaleza, y diferentes tipos de ecosistemas (y de paisajes) proporcionan diferentes servicios (de provisión, regulación o culturales) con distinta intensidad. En la Cordillera Cantábrica, es de esperar que los procesos de renaturalización lleven a cambios en la provisión y en la valoración social de los servicios ecosistémicos, con incrementos en aquellos derivados de los bosques en detrimento de los proporcionados por los ecosistemas asociados al uso agroganadero. Así, aunque la reducción de pastizales dificultaría la recuperación del servicio de provisión de alimentos de la ganadería extensiva, el desarrollo de bosques incrementaría el suministro de materiales y de energía, así como la capacidad de mitigación de cambio climático mediante el secuestro de carbono (García-Llamas et al. 2019a). A su vez, una mayor superficie y madurez forestal a nivel de paisaje puede favorecer una mayor captación y calidad del agua, unido a la protección frente a la erosión (Roces-Díaz et al. 2021) o a los deslizamientos de laderas o aludes (García-Hernández et al. 2017).

Los servicios de los bosques y el resto de ecosistemas de este territorio pueden verse afectados por procesos ligados al cambio global, y su resiliencia jugará un papel clave en el futuro. Por ejemplo, los bosques pueden ver reducido su reclutamiento o presentar una mayor mortalidad en el arbolado, lo que afectaría a la acumulación de biomasa y a sus servicios asociados (Astigarraga et al. 2020). Resulta complejo predecir cómo las dinámicas del paisaje y el cambio del uso del territorio afectarán a la evolución de los servicios culturales. Esta evolución dependerá de cómo la sociedad compense la pérdida de ciertos valores de la cultura agroganadera con la valorización de los servicios de regulación climática global y los ligados al uso recreativo o turístico del monte (García-Llamas et al. 2019a).

Procesos de renaturalización en la Cordillera Cantábrica

Dispersión de organismos

Sucesión ecológica

La renaturalización de los bosques cantábricos se basa en la recolonización de los hábitats abiertos antrópicos (praderas con coberturas variables de matorral y roca) por especies arbustivas y arbóreas. Este proceso de sucesión ecológica depende de la dispersión de semillas de árboles por el viento o por animales silvestres, y de la facilitación del establecimiento de plántulas por matorrales (Martínez y García 2017). Aves y mamíferos dispersores establecen, en gran medida, la plantilla inicial de regeneración del bosque en el paisaje. La diversidad de animales tiene un efecto positivo sobre la dispersión, gracias a la complementariedad entre animales que diseminan diferentes especies de semillas o que las depositan en distintos hábitats (Rumeu et al. 2020). La pérdida y la fragmentación del bosque restringen el papel de los animales dispersantes, haciendo que pocas semillas sean depositadas fuera del bosque (Herrera y García 2010). No obstante, la presencia de árboles aislados en los pastizales amortigua esta restricción, ya que éstos atraen a los dispersores y actúan como focos de nucleación de reclutamiento (Herrera y García 2010). Las plántulas de los árboles que se establecen bajo matorrales fuera del bosque sobreviven a largo plazo, al estar protegidas frente a los ungulados (Martínez y García 2017). La renaturalización de los bosques cantábricos depende, por tanto, de la interrelación entre tres elementos (Fig. 3): 1) los bosques remanentes que actúan como fuentes de semillas; 2) los árboles aislados y los matorrales en los pastizales, que nuclean y aseguran el establecimiento de los árboles; y 3) los animales dispersores, que desplazan las semillas desde las áreas fuente a los hábitats deforestados.

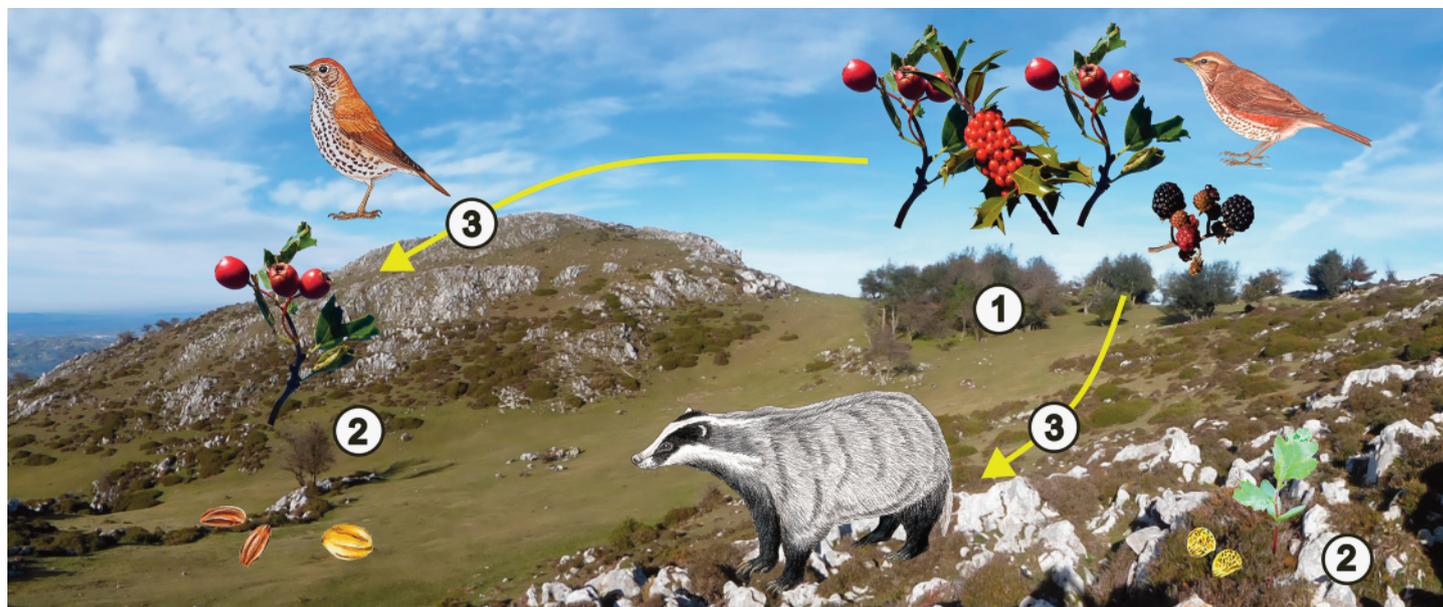


Figura 3. Representación del papel de las interacciones ecológicas de dispersión zócora de semillas y facilitación entre plantas en la sucesión secundaria en la Cordillera Cantábrica, a través de un sistema de tres elementos: 1) los rodales de bosque que actúan como áreas fuente de semillas; 2) los árboles aislados y los matorrales en los pastizales, que operan como legados biológicos (elementos remanentes) que nuclean y aseguran el establecimiento de la vegetación leñosa y 3) los animales dispersores, que ejercen como vínculos móviles, desplazando las semillas desde las áreas fuente a los hábitats deforestados. Créditos de dibujos: Daniel García (animales) y Víctor González (semillas); créditos de fotografías: Daniel García.

Figure 3. Representation of the role of ecological interactions (seed dispersal by animals and plant-plant facilitation) in secondary succession in the Cordillera Cantábrica, through a three-element system: 1) forest patches acting as seed source areas; 2) remnant isolated trees and shrubs that operate as biological legacies in the deforested matrix, nucleating and promoting woody species establishment; and 3) animal dispersers, performing as mobile links by transporting seeds from source areas to deforested habitat. Artwork credits: drawings by Daniel García (animals) and Víctor González (seeds), photos by Daniel García.

Dinámicas de población en ecosistemas terrestres

El mantenimiento de las poblaciones depende de cómo éstas hacen frente a los cambios en la cantidad de sus hábitats, en la prevalencia de sus condiciones favorables y en sus interacciones (Laiolo et al. 2017). Por ello, la renaturalización de la Cordillera Cantábrica ha de suponer un cambio en la dinámica de poblaciones de numerosas especies en la región. Las especies forestales, perjudicadas antaño por la deforestación, serán las beneficiarias del proceso de renaturalización, mientras que aquellas especies típicamente asociadas a pastizales y cultivos se verán perjudicadas (Regos et al. 2016). La cuestión clave, por tanto, es saber si las especies de hábitats abiertos están condenadas a desaparecer en un escenario de expansión de los bosques o si, por el contrario, pueden persistir aún con sus hábitats reducidos y fragmentados, gracias a la dispersión de individuos en un sistema de metapoblaciones. Por otra parte, si el proceso de renaturalización implica también la expansión altitudinal de bosques y matorrales hacia zonas alpinas y subalpinas, se podría reducir el hábitat disponible para las especies de alta montaña (Taboada et al. 2011). A día de hoy, aunque la expansión geográfica y altitudinal de los matorrales y el bosque en la Cordillera Cantábrica es evidente, no existen indicios claros de que ésta sea la causa principal del declive de especies de hábitats abiertos (p.ej. el alcaudón dorsirrojo *Lanius collurio*; Tellería 2018). Por contra, sí es conocido que la deforestación histórica ha contribuido al colapso metapoblacional, y el consecuente declive, de especies forestales como el urogallo (*Tetrao urogallus cantabricus*; Quevedo et al. 2006).

Dinámicas de población en ecosistemas fluviales

El impacto de la renaturalización en los organismos fluviales de la Cordillera Cantábrica puede evaluarse desde dos perspectivas. Primero puede considerarse la renaturalización de los propios ríos, entendida como la mejora de la conexión natural en las redes fluviales. Éste es un factor clave para la conservación de las poblaciones de peces migratorios como la trucha común (*Salmo trutta*) o el salmón atlántico (*Salmo salar*; van Puijembroeck et al. 2019). La regeneración de la conectividad fluvial mediante la eliminación de barreras (remoción o modificación de presas o azudes) supone una redistribución de las densidades de los salmónidos a lo largo de las redes fluviales. En el caso de la trucha común, la modelización de las metapoblaciones predice que la remoción de barreras incrementa la densidad de adultos (y por tanto la biomasa) en los cauces principales (González-Ferreras et al. 2019).

Además de la conectividad fluvial, la dinámica y el tamaño efectivo de las poblaciones de los salmónidos dependen en gran medida de la calidad del hábitat de los tramos habitados del río. Ésta calidad, medible a través de la presencia de refugios, la diversidad de sustratos y tipos de flujo y alimento, y la ausencia de contaminación, está controlada en gran medida por el estado de conservación del bosque en la cuenca y del bosque de ribera. Así, el incremento del bosque puede mejorar la regulación de caudales y, en general, la calidad del hábitat del ecosistema fluvial a través de la amortiguación de la temperatura, el incremento de calidad del agua y los efectos de la madera en la estructura de las orillas y riberas (Barquín et al. 2011).

Complejidad trófica

Regulación trófica por depredadores apicales terrestres

En los ecosistemas forestales, la presencia de animales depredadores apicales - aquellos situados en el nivel más alto de las redes tróficas y no limitados por depredación - puede facilitar la regeneración del arbolado y la renaturalización del bosque, al reducir la abundancia de los herbívoros y modificar su comportamiento (Ordiz et al. 2021). En este aspecto, la Cordillera Cantábrica cuenta todavía con osos (*Ursus arctos*), lobos (*Canis lupus*) y águilas reales (*Aquila chrysaetos*) a pesar de siglos de persecución. No obstante, también alberga densidades altas de ungulados silvestres, y domés-

ticos en régimen extensivo (Rodríguez et al. 2007), que conllevan sobrepastoreo en algunas zonas y limitan el reclutamiento de especies arbóreas (Martínez y García 2017). Por otra parte, la explotación del ecosistema ha implicado un alto grado de fragmentación del paisaje y ha limitado probablemente el papel de los depredadores apicales como reguladores de los herbívoros (Ordiz et al. 2021).

En un contexto de renaturalización, podemos esperar que la recuperación de los depredadores apicales y la reducción del pastoreo conlleven, a corto plazo, mayor probabilidad de asentamiento de plántulas y juveniles de árboles. A medio plazo, este proceso de regulación retroalimentaría la expansión de los bosques, reduciendo su fragmentación y permitiendo la recuperación de especies y procesos forestales. Esta retroalimentación entre presencia de depredadores apicales y recuperación del bosque fomentaría además servicios ecosistémicos asociados al control de los ungulados salvajes como, por ejemplo, la reducción de accidentes de tráfico (Raynor et al. 2021), la prevención de enfermedades del ganado como la tuberculosis (Tanner et al. 2019), o la prevención de zoonosis como la enfermedad de Lyme. Los efectos sobre la transmisión de zoonosis dependerán, en cualquier caso, de cómo la expansión del bosque fomente el contacto entre personas y vida silvestre.

Regulación de redes tróficas en ecosistemas fluviales

La recuperación de los bosques en detrimento de los hábitats abiertos puede repercutir en los ecosistemas fluviales de la Cordillera Cantábrica. De hecho, la cobertura y tipo de bosque asentado en las laderas y en las zonas de ribera determinan la cantidad de luz y el tipo de materia orgánica que llega a un cauce, lo cual condiciona la cantidad y la calidad de los recursos que sustentan los sistemas tróficos fluviales (Estévez 2018). Así, las redes tróficas de los ríos sin bosque de ribera, que reciben abundante luz directa, están basadas en los recursos derivados de la producción de las algas. Por el contrario, las redes tróficas de los ríos que atraviesan bosques se basan en recursos autóctonos, como la hojarasca y la materia orgánica disuelta (Rodríguez-Castillo et al. 2018; Estévez et al. 2019). El grado de cobertura de bosques en las cuencas afecta también a la dinámica energética de los ecosistemas fluviales cantábricos. En concreto, los ríos cantábricos de mayor tamaño en cuyas cuencas aparecen bosques mejor conservados presentan una menor variabilidad temporal en los regímenes metabólicos (p.ej. producción primaria o respiración ecosistémica). Estos patrones podrían explicarse por la estructura trófica de estos ecosistemas, ya que en los sitios menos impactados y más boscosos se acumula una mayor cantidad de biomasa en los niveles tróficos más altos (p.ej. salmónidos y macroinvertebrados semivoltinos) mientras que en los más deforestados lo hace en los niveles tróficos basales (macroinvertebrados multivoltinos, algas y bacterias del biofilm; Rodríguez-Castillo 2017).

Perturbaciones

El ganado como perturbación ecológica

La ganadería es uno de los principales usos antrópicos del territorio en la Cordillera Cantábrica. Como tal, impone cambios ecológicos de dimensiones múltiples e influye en los ecosistemas a través de los roles del ganado como herbívoro, dispersor de semillas, movilizador de nutrientes y generador de claros en la vegetación (Rosa-García et al. 2013). El ganado puede modular la coexistencia entre plantas (Odrizola et al. 2016), conduciendo a niveles altos de riqueza de especies cuando las presiones de carga son moderadas, y a niveles bajos tanto cuando está ausente como cuando hay sobrecarga. Los efectos positivos sobre la diversidad vegetal, que aparecen a pequeña escala en prados y pastizales, no son generalizables a comunidades vegetales leñosas y a escalas mayores como el paisaje. De hecho, la presencia de ganado a largo plazo inhibe el asentamiento de los árboles de bosque maduro, cuyas plántulas apenas resisten el pisoteo y el ramoneo

(Laskurain et al. 2013). El ganado también repercute en la diversidad animal. Aunque algunos grupos, como los escarabajos carábidos o ciertos saltamontes, pueden verse favorecidos, los efectos de la ganadería sobre la riqueza de invertebrados del suelo o de la vegetación suelen ser nulos o negativos (Rosa-García et al. 2009). Es necesario verificar el papel del ganado en régimen extensivo y diversificado (con mayor presencia de ovino y caprino) en la biodiversidad regional cantábrica, más allá de los pastizales y los brezales evaluados a escala pequeña.

El patrón ganadero de la Cordillera Cantábrica se ha transformado drásticamente en el último siglo, pasando de un modelo extensivo más diversificado (en especies pecuarias y formas de pastoreo) a un modelo más intensivo y especializado (González-Díaz et al. 2019). De una mayor cabaña ganadera, manejada sobre una mayor superficie y favoreciendo la segregación espacio-temporal entre especies, se ha pasado a un menor número de cabezas con mayor biomasa global (debido al aumento del bovino frente al declive del ovino y caprino) que se concentra en áreas de acceso fácil. La desaparición del ganado de una amplia parte del territorio está favoreciendo la sucesión ecológica hacia matorrales y bosques, mientras que la concentración en otras áreas supone una elevada perturbación y una acumulación local de materia orgánica en suelos y acuíferos. En estas zonas sobrepastoreadas se estarían favoreciendo localmente condiciones conducentes a una baja biodiversidad. En definitiva, consideramos altamente improbable que, en la actualidad, la ganadería esté ejerciendo un nivel de perturbación intermedia que contribuya a fomentar la biodiversidad en la Cordillera Cantábrica.

Régimen de incendios

El fuego antropogénico es una perturbación habitual en el noroeste ibérico desde hace milenios. De hecho, esta zona, donde se sitúa la Cordillera Cantábrica, muestra actualmente la mayor frecuencia de aparición, recurrencia y extensión de incendios forestales de España (Urbieto et al. 2019). Aunque los incendios ocurren de manera generalizada en la Cordillera Cantábrica, el régimen de perturbación varía espacio-temporalmente. En la vertiente norte, de influencia atlántica, se producen mayoritariamente en invierno, presentan una severidad moderada y son pequeños (<500 hectáreas; Colina et al. 2020). En la vertiente sur, de influencia mediterránea, suceden principalmente en verano, son más severos y más grandes, pudiendo llegar a megaincendios (>10 000 hectáreas; Fernández-Guisuraga et al. 2021) cuando las condiciones ambientales son extremadamente secas.

Para que se produzca un incendio forestal son necesarios tres ingredientes: ignición, continuidad de la vegetación y condiciones climatológicas adecuadas. Respecto a la ignición, las estadísticas estatales (2006-2015) recogen que, en el noroeste ibérico, el 1% de los incendios se debe a causas naturales, el 68% a causas intencionadas (p.ej. regeneración de pastos) y el 15% a negligencias y accidentes (p.ej. quemas agrícolas). En la Cordillera Cantábrica se mantiene y refuerza esta casuística. Por su parte, la continuidad espacial de la vegetación y la acumulación de combustible seco, asociados al abandono de usos del territorio, junto con las condiciones climáticas extremas, causan una mayor propagación y severidad (García-Llamas et al. 2019b).

Aunque no existen estudios detallados, es probable que, en la Cordillera Cantábrica, una mayor extensión y continuidad de bosques y matorrales en un contexto de cambio climático altere el régimen de incendios, con un cambio de estacionalidad (mayor severidad y extensión en periodo estival; Jiménez-Ruano et al. 2020). El cambio climático facilita la propagación y aumenta la duración de la temporada de incendios, pero no determina la aparición de los mismos que, de forma mayoritaria, está asociada a igniciones humanas. Pese a que el fuego es una perturbación ecológica histórica clave en la Cordillera Cantábrica, la actual alteración del régimen de incendios plantea fuertes desafíos para la biodiversidad y la salud.

Procesos geomorfológicos e hídricos

La cobertura de bosque natural maduro ha demostrado ser un importante regulador de los extremos hidrológicos, como inundaciones o sequías, en los ríos de la Cordillera Cantábrica (Belmar et al. 2018). El proceso de renaturalización que ocurre en las cuencas hidrográficas de cabecera puede, no obstante, reducir los caudales fluviales al aumentar la evapotranspiración. Este efecto, especialmente patente en los bosques jóvenes y las repoblaciones (< 80-100 años), se amortigua con el tiempo, ya que los bosques maduros (> 100-150 años) muestran menores tasas de evapotranspiración durante los meses de estiaje y consumen proporcionalmente menos agua (Eamus et al. 2006). Por otro lado, la recuperación del bosque cantábrico reduce la magnitud de efectos de las avalanchas de nieve en aquellos asentamientos humanos que se encuentran por debajo de la línea potencial del arbolado (García-Hernández et al. 2017). El paso de una cubierta vegetal dominada por cultivos y pastizales a una cubierta inicialmente arbustiva y posteriormente arborea conlleva una importante reducción de las tasas de erosión y de transporte de sedimentos (Pisabarro et al. 2019), así como un incremento en la amortiguación del régimen térmico del agua en los ríos de la Cordillera Cantábrica (Pérez-Silos 2021). La renaturalización de los bosques cantábricos puede, por tanto, amortiguar los desequilibrios en las dinámicas hídrica, morfológica y térmica de los ecosistemas fluviales.

Consideraciones finales

Una vez recopilada la información básica disponible sobre los patrones y los procesos ecológicos de renaturalización en la Cordillera Cantábrica, es necesario interpretar su aplicabilidad en un contexto de sostenibilidad socio-ecológica. Como estrategia de restauración pasiva de ecosistemas funcionales, la renaturalización puede considerarse como una “solución basada en la Naturaleza (SBN)”, al conllevar efectos ambientales positivos y fomentar simultáneamente el desarrollo sostenible (Seddon et al. 2021). Para ser asumida como SBN, la renaturalización en la Cordillera Cantábrica debería ser compatible con actividades como la ganadería extensiva, el uso forestal y el ecoturismo. Esto requiere gestionar la problemática social alrededor de los efectos negativos de la renaturalización, analizando, por una parte, el peso relativo de la narrativa cultural rural y de la ciencia ecológica en la comprensión del papel humano en los ecosistemas (Frei et al. 2020; véase **Apéndice 1**). Por otra parte, es imprescindible identificar los marcos políticos que faciliten soluciones a los conflictos asociados a la renaturalización. Concretamente, la red Natura 2000, la Política Agraria Común (PAC) post-2023 y la Estrategia Forestal Europea para 2030, ofrecen actualmente, y desde distintos ámbitos, herramientas para tal fin (**Fig. 4**).

Desde la perspectiva científica, se necesita además profundizar en la comprensión de: 1) la capacidad de persistencia de especies de hábitats abiertos en un contexto de cambio climático; 2) la capacidad de acumulación de carbono en suelos y biomasa aérea en distintos tipos de ecosistemas de vegetación leñosa; y 3) la importancia del régimen de perturbación antrópica (ganadería y fuego) en la modulación de la biodiversidad en distintos niveles (genético, de organismos y de ecosistemas), dimensiones (taxonómico, funcional y filogenético) y escalas (local y regional). Este tipo de información es imprescindible para evaluar el proceso de renaturalización mediante medidas explícitas de disminución del impacto humano sobre los procesos ecológicos y de incremento de integridad ecológica de los ecosistemas cantábricos (Torres et al. 2019). También son necesarios marcos de trabajo integradores de científicos, gestores del territorio y actores locales, que permitan la contextualización social de la información ecológica y la discusión participativa sobre cómo gestionar una renaturalización beneficiosa para biodiversidad, clima y gente. Y, finalmente, se requieren herramientas científico-técnicas para implementar dicha gestión de forma adaptativa, mediante plataformas de modelado de biodiversidad y servicios ecosistémicos que faciliten la toma de decisiones basadas en balances compensatorios entre actores.

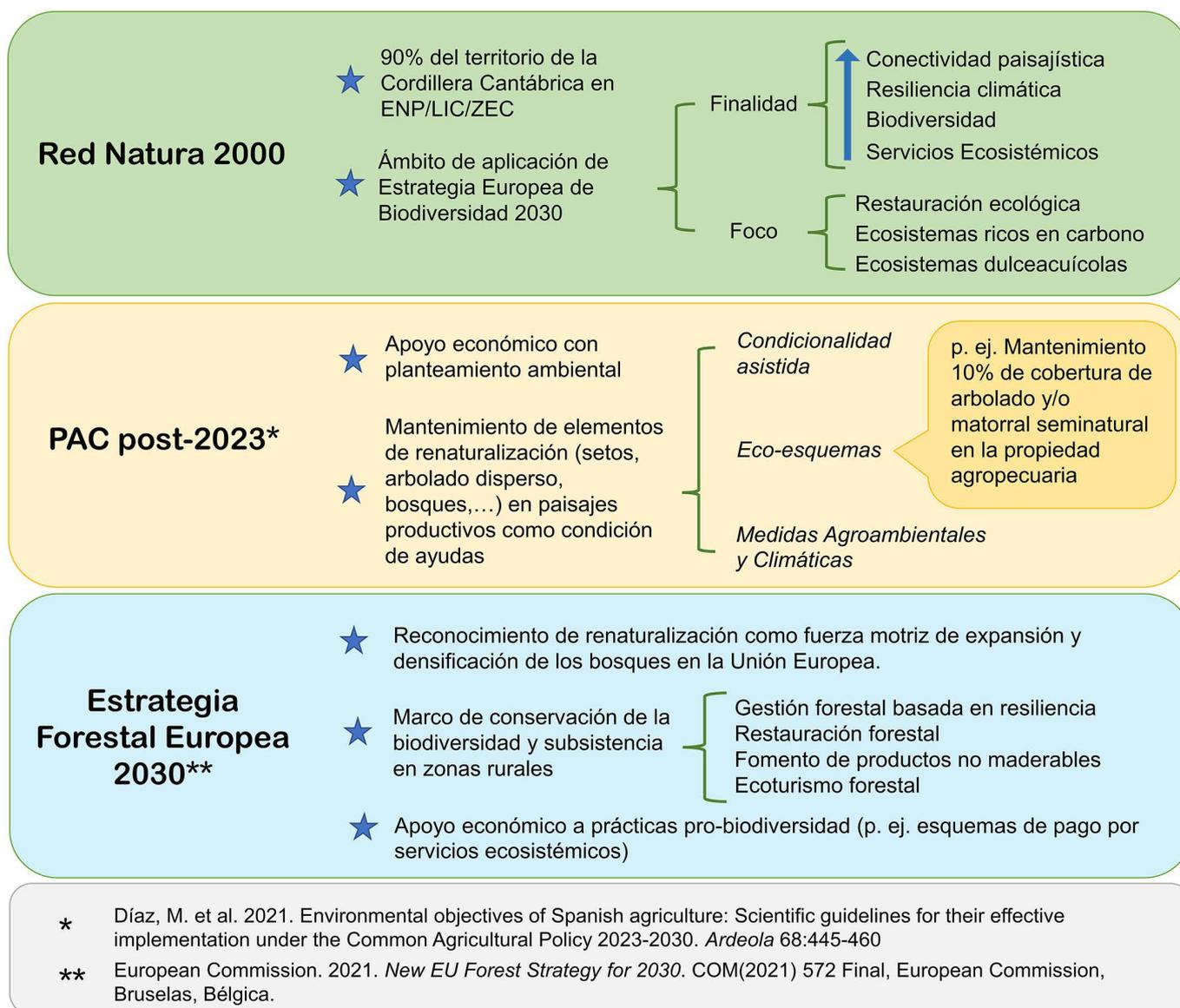


Figura 4. Esquema de marcos políticos y de gestión que posibilitan el uso de la renaturalización como herramienta de restauración ecológica y la solución de conflictos socio-ecológicos asociados a dicha renaturalización. En el caso de la Política Agraria Común (PAC) post-2023 se indican la tipología de medidas y se ejemplifica una del tipo Eco-Esquema.

Figure 4. Political and management frameworks enabling the use of rewilding as a tool of ecological restoration and the solution of rewilding-associated socio-ecological conflicts. Action types are specified in Common Agricultural Policy (CAP) post-2023, with an example of Eco-Scheme.

Agradecimientos

Este trabajo recibe apoyo de los proyectos AYUD/2021/51261 (FICYT, Gobierno del Principado de Asturias, FEDER) y PID2019-107085RB-I00 (MCIN/AEI, FEDER). Rocío Rosa García proporcionó valiosa información sobre agroganadería y renaturalización. Mercedes Molina y dos revisores anónimos revisaron el manuscrito original.

Contribuciones de los autores

Todos: Investigación, Redacción. Además de estas: Daniel García: Conceptualización, Redacción-borrador original; Susana Suárez-Seoane: Conceptualización; Borja Jiménez-Alfaro: Conceptualización.

Referencias

- Álvarez-Martínez, J.M., Suárez-Seoane, S., Stoorvogel, J.J., de Luis-Calabuig, E. 2014. Influence of land use and climate on recent forest expansion: a case study in the Eurosiberian–Mediterranean limit of north-west Spain. *Journal of Ecology* 102:905-919.
- Ástigarraga, J., Andivia, E., Zavala, M.A., Gazol, A., Cruz-Alonso, V., Vicente-Serrano, S.M., Ruiz-Benito, P. 2020. Evidence of non-stationary relationships between climate and forest responses: Increased sensitivity to climate change in Iberian forests. *Global Change Biology* 26:5063-5076
- Barquín, J., Álvarez-Martínez, J.M., Jiménez-Alfaro, B., García, D., Vieites, D.R., Serrano, E., et al. 2018. La integración del conocimiento sobre la Cordillera Cantábrica: Hacia un observatorio inter-autonómico del cambio global. *Ecosistemas* 27:96-104

- Barquín, J., Fernández, D., Álvarez-Cabria, M., Peñas-Silva, F.J. 2011. Riparian quality and habitat heterogeneity assessment in Cantabrian rivers. *Limnetica* 30:329-346.
- Belmar, O., Barquín, J., Álvarez-Martínez J.M., Peñas F.J., del Jesus, M. 2018. The role of forest maturity in extreme hydrological events. *Ecology* 11:e1947.
- Calvo de Anta, R.C., Luís, E., Febrero-Bande, M., Galiñanes, J., Macías, F., Ortíz, R., Casás, F. 2020. Soil organic carbon in peninsular Spain: Influence of environmental factors and spatial distribution. *Geoderma* 370:114365.
- Carracedo, V., Cunill, R., García-Codron, J.C., Pèlachs, A., Pérez-Obiol, R., Soriano, J.M. 2018. History of fires and vegetation since the Neolithic in the Cantabrian Mountains (Spain). *Land Degradation and Development* 29:2060-2072.
- Castaño-Santamaría, J., Barrio-Anta, M., Álvarez-Álvarez, P. 2013. Potential above ground biomass production and total tree carbon sequestration in the major forest species in NW Spain. *International Forestry Review* 15:273-289.
- Colina, A., Novo, A., Álvarez, M., González, G., Torralba, A., et al. 2020. *Estrategia integral de prevención y lucha contra los incendios forestales en Asturias (2020-2025)*. Gobierno del Principado de Asturias, Asturias, España.
- Doblas-Miranda, E., Rovira, P., Brotons, L., Martínez-Vilalta, J., Retana, J., Pla, M., Vayreda, J. 2013. Soil carbon stocks and their variability across the forests, shrublands and grasslands of peninsular Spain. *Biogeosciences* 10:8353-8361.
- Dover, J. W., Rescia, A., Fungarino, S., Fairburn, J., Carey, P., Lunt, P., et al. 2011. Land-use, environment, and their impact on butterfly populations in a mountainous pastoral landscape: individual species distribution and abundance. *Journal of Insect Conservation* 15:207-220.
- Eamus, D., Hatton, T. Cook, P., Colvin C. 2006. *Ecology: Vegetation function, water and resource management*. CSIRO publishing, Collingwood, Australia.
- Estévez, E. 2018. *Efectos de los cambios en la ocupación del suelo en ríos de montaña: un enfoque multinivel*. Tesis Doctoral, Universidad de Cantabria, Santander, España.
- Estévez, E., Álvarez-Martínez, J.M., Álvarez-Cabria, M., Robinson, C.T., Battin, T.J., Barquín, J. 2019. Catchment land cover influences macroinvertebrate food-web structure and energy flow pathways in mountain streams. *Freshwater Biology* 64:1557-1571.
- Fernández-Guisuraga, J.M., Verrelst, J., Calvo, L., Suárez-Seoane, S. 2021. Hybrid inversion of radiative transfer models based on high spatial resolution satellite reflectance data improves fractional vegetation cover retrieval in heterogeneous ecological systems after fire. *Remote Sensing of Environment* 255:112304.
- Frei, T., Derks, J., Fernández-Blanco, C.R., Winkel, G. 2020. Narrating abandoned land: Perceptions of natural forest regrowth in Southwestern Europe. *Land Use Policy* 99:105034.
- García, D., Quevedo, M., Obeso, J. R., Abajo, A. 2005. Fragmentation patterns and protection of montane forest in the Cantabrian range (NW Spain). *Forest Ecology and Management* 208:29-43.
- García, D., Suárez-Seoane, S., Jiménez-Alfaro, B., Álvarez, D., Álvarez-Álvarez, P., et al. 2022. *Patrones y procesos de renaturalización pasiva en la Cordillera Cantábrica*. Universidad de Oviedo, Oviedo, España. Disponible en: <http://hdl.handle.net/10651/65586>
- García-Hernández, C., Ruiz-Fernández, J., Sánchez-Posada, C., Pereira, S., Oliva, M., Vieira, G. 2017. Reforestation and land use change as drivers for a decrease of avalanche damage in mid-latitude mountains (NW Spain). *Global and Planetary Change* 153:35-50.
- García-Llamas, P., Calvo, L., Álvarez-Martínez, J.M., Suárez-Seoane, S. 2016. Using remote sensing products to classify landscape. A multi-spatial resolution approach. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 50:95-105.
- García-Llamas, P., Calvo, L., de la Cruz, M., Suárez-Seoane, S. 2018. Landscape heterogeneity as a surrogate of biodiversity in mountain systems: What is the most appropriate spatial analytical unit? *Ecological Indicators* 85:85-294.
- García-Llamas, P., Geijzendorffer, I.R., García-Nieto, A.P., Calvo, L., Suárez-Seoane, S., Cramer, W. 2019a. Impact of land cover change on ecosystem service supply in mountain systems: a case study in the Cantabrian Mountains (NW of Spain). *Regional Environmental Change* 19:529-542.
- García-Llamas, P., Suárez-Seoane, S., Taboada, A., Fernández-García, V., Fernández-Guisuraga, J.M., Fernández-Manso, A., et al. 2019b. Assessment of the influence of biophysical properties related to fuel conditions on fire severity using remote sensing techniques: a case study on a large fire in NW Spain. *International Journal of Wildland Fire* 28:512-520.
- García-Navas, V., Sattler, T., Schmid, H., Ozgul, A. 2020. Temporal homogenization of functional and beta diversity in bird communities of the Swiss Alps. *Diversity and Distributions* 26:900-911.
- González-Díaz, J.A., Celaya, R., Fernández García, F., Osoro, K., Rosa-García, R. 2019. Dynamics of rural landscapes in marginal areas of northern Spain: Past, present, and future. *Land Degradation and Development* 30:141-150.
- González-Ferreras, A., Bertuzzo, E., Barquín, J., Carraro, L., Alonso, C., Rinaldo A. 2019. Effects of altered river network connectivity on the distribution of *Salmo trutta*: Insights from a metapopulation model. *Freshwater Biology* 64:1877-1895.
- Herrera, J.M., García, D. 2010. Effects of forest fragmentation on dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conservation Biology* 24:1089-1098.
- Jiménez-Alfaro, B. 2008. *Biología de la conservación de plantas vasculares en la Cordillera Cantábrica. Prioridades y casos de estudio*. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, Oviedo, España.
- Jiménez-Ruano, A., de la Riva Fernández, J., Rodrigues, M. 2020. Fire regime dynamics in mainland Spain. Part 2: A near-future prospective of fire activity. *Science of The Total Environment* 705:135842.
- Kuemmerle, T., Levers, C., Erb, K., Estel, S., Jepsen, M.R., Müller, D., et al. 2016. Hotspots of land use change in Europe. *Environmental Research Letters* 11: 064020.
- Ladouceur, E., Bonomi, C., Bruelheide, H., Klimešová, J., Burrascano, S., Poschold, P., et al. 2019. The functional trait spectrum of European temperate grasslands. *Journal of Vegetation Science* 30:777-788.
- Laiolo, P., Seoane, J., Obeso, J.R., Illera, J.C. 2017. Ecological divergence among young lineages favours sympatry, but convergence among old ones allows coexistence in syntopy. *Global Ecology and Biogeography* 26:601-608.
- Laskurain, N.A., Aldezabal, A., Olano, J.M., Loidi, J., Escudero, A. 2013. Intensification of domestic ungulate grazing delays secondary forest succession: evidence from exclosure plots. *Journal of Vegetation Science* 24:320-331.
- Malhi, Y., Franklin, J., Seddon, N., Solan, M., Turner, M.G., Field, C.B., Knowlton, N. 2020. Climate change and ecosystems: Threats, opportunities and solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 375:20190104.
- Martínez, D., García, D. 2017. Role of avian seed dispersers in tree recruitment in woodland pastures. *Ecosystems* 20:616-629.
- Martín-Forés, I., Magro, S., Bravo-Oviedo, A., Alfaro-Sánchez, R., Espelta, J.M., Frei, T., et al. 2020. Spontaneous forest regrowth in South-West Europe: Consequences for nature's contributions to people. *People and Nature* 2:980-994.
- Navarro L.M., Pereira H.M. 2012. Rewilding abandoned landscapes in Europe. *Ecosystems* 15:900-912.
- Odriozola, I., García-Baquero, G., Fortin, M.J., Laskurain, N.A., Aldezabal, A. 2017. Grazing exclusion unleashes competitive plant responses in Iberian Atlantic mountain grasslands. *Applied Vegetation Science* 20:50-61.
- Ordiz, A., Aronsson, M., Persson, J., Ståen, O.G., Swenson, J.E., Kindberg, J. 2021. Effects of human disturbance on terrestrial apex predators. *Diversity* 13:68.
- Palmero-Iniesta, M., Pino, J., Pesquer, L., Espelta, J.M. 2021. Recent forest area increase in Europe: expanding and regenerating forests differ in their regional patterns, drivers and productivity trends. *European Journal of Forest Research* 140:793-805.
- Pato, J., Obeso, J.R., Ploquin, E.F., Jiménez-Alfaro, B. 2016. Experimental evidence from Cantabrian mountain heathlands suggests new recommendations for management of *Vaccinium myrtillus* L. *Plant Ecology and Diversity* 9:199-206.
- Pérez-Silos, I. 2021. *Hacia una gestión dinámica e integral del paisaje en cuencas de montaña: definición de una estrategia adaptativa a los retos derivados del cambio global*. Tesis Doctoral, Universidad de Cantabria, Santander, España.

- Perino, A., Pereira, H.M., Navarro, L.M., Fernández, N., Bullock, J.M., Ceaușu, S., et al. 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science* 364:eaav5570.
- Pisabarro, A., Pellitero, R., Serrano, E., López-Moreno J.I. 2019. Impacts of land abandonment and climate variability on runoff generation and sediment transport in the Pisuerga headwaters (Cantabrian Mountains, Spain). *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography* 101:211-224.
- Pörtner, H.O., Scholes, R. J., Agard, J., Archer, E., Arneeth, A., Bai, X., et al. 2021. *Scientific outcome of the IPBES-IPCC co-sponsored workshop on biodiversity and climate change*. IPBES and IPCC, Doi:10.5281/zenodo.4782538.
- Queiroz, C., Beilin, R., Folke, C., Lindborg, R. 2014. Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12:288-296.
- Quevedo, M., Bañuelos, M.J., Obeso, J.R. 2006. The decline of Cantabrian capercaillie: How much does habitat configuration matter? *Biological Conservation* 127:190-200.
- Raynor, J.L., Grainger, C.A., Parker, D.P. 2021. Wolves make roadways safer, generating large economic returns to predator conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118:e2023251118.
- Regos, A., Domínguez, J., Gil-Tena, A., Brotons, L., Ninyerola, M., Pons, X. 2016. Rural abandoned landscapes and bird assemblages: winners and losers in the rewilding of a marginal mountain area (NW Spain). *Regional Environmental Change* 16:199-211.
- Roces-Díaz, J.V., Vayreda, J., de Cáceres, M., García-Valdés, R., Banqueras-Casanovas, M., Morán-Ordóñez, A., et al. 2021. Temporal changes in mediterranean forest ecosystem services are driven by stand development, rather than by climate-related disturbances. *Forest Ecology and Management* 480:118623.
- Rodríguez, C., Naves, J., Fernández-Gil, A., Obeso, J.R., Delibes, M. 2007. Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain: the influence of climate and local factors. *Environmental Conservation* 34:36-44.
- Rodríguez-Castillo, T. 2017. *Determinación de patrones espacio-temporales del funcionamiento ecosistémico en ríos de la vertiente atlántica*. Tesis Doctoral, Universidad de Cantabria, Santander, España.
- Rodríguez-Castillo, T., Estévez, E., González-Ferreras, A.M., Barquín, J. 2018. Estimating ecosystem metabolism to entire river networks. *Ecosystems* 22:892-911.
- Rodríguez-Loinaz, G., Amezaga, I., Onaindia, M. 2013. Use of native species to improve carbon sequestration and contribute towards solving the environmental problems of the timberlands in Biscay, northern Spain. *Journal of Environmental Management* 120:8-26.
- Rosa-García, R., Jáuregui, B.M., García, U., Osoro, K., Celaya, R. 2009. Responses of arthropod fauna assemblages to goat grazing management in northern Spanish heathlands. *Environmental Entomology* 38:985-995.
- Rosa-García, R., Fraser, M.D., Celaya, R., Ferreira, L.M.M., García, U., Osoro, K. 2013. Grazing land management and biodiversity in the Atlantic European heathlands: a review. *Agroforestry Systems* 87:19-43.
- Rumeu, B., Donoso, I., Rodríguez-Pérez, J., García, D. 2020. Frugivore species maintain their structural role in the trophic and spatial networks of seed dispersal interactions. *Journal of Animal Ecology* 89:2168-2180.
- Sabatini, F.M., Jiménez-Alfaro, B., Burrascano, S., Blasi, C. 2014. Drivers of herb-layer species diversity in two unmanaged temperate forests in northern Spain. *Community Ecology* 15:147-157.
- Seddon, N., Smith, A., Smith, P., Key, I., Chausson, A., Girardin, C., et al. 2021. Getting the message right on nature-based solutions to climate change. *Global Change Biology* 27:1518-1546.
- Seoane, J., Laiolo, P., Obeso, J.R. 2017. Abundance leads to more species, particularly in complex habitats: a test of the increased population size hypotheses in bird communities. *Journal of Biogeography* 44:556-566.
- Song, X.P., Hansen, M.C., Stehman, S.V., Potapov, P.V., Tyukavina, A., Vermote, E.F., Townshend, J.R. 2018. Global land change from 1982 to 2016. *Nature* 560:639-643.
- Taboada, A., Kotze, D. J., Salgado, J.M., Tárrega, R. 2011. The value of semi-natural grasslands for the conservation of carabid beetles in long-term managed forested landscapes. *Journal of Insect Conservation* 15:573-590.
- Tanner, E., White, A., Acevedo, P., Balseiro, A., Marcos, J., Gortázar, C. 2019. Wolves contribute to disease control in a multi-host system. *Scientific Reports* 9:1-12.
- Torres, A., Fernández, N., zu Ermgassen, S., Helmer, W., Revilla, E., Saavedra, D., et al. 2019. Measuring rewilding progress. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373:20170433.
- Tellería, J.L. 2018. Distribution of the Red-backed shrike *Lanius collurio* at its western range boundary: patterns and conservation prospects. *Ardeola* 65:221-232.
- Urbieta, I.R., Franquesa, M., Viedma, O., Moreno, J.M. 2019. Fire activity and burned forest lands decreased during the last three decades in Spain. *Annals of Forest Science* 76:1-13.
- Van Meerbeek, K., Muys, B., Schowaneck, S.D., Svenning, J.C. 2019. Reconciling conflicting paradigms of biodiversity conservation: Human intervention and rewilding. *Bioscience* 69:997-1007.
- van Puijenbroek, P.J., Buijse, A.D., Kraak, M.H., Verdonchot, P.F. 2019. Species and river specific effects of river fragmentation on European anadromous fish species. *River Research and Applications* 35:68-77.
- Vayreda, J., Gracia, M., Canadell, J. G., Retana, J. 2012. Spatial patterns and predictors of forest carbon stocks in Western Mediterranean. *Ecosystems* 15:1258-1270.
- Velázquez, J., Gutiérrez, J., Hernando, A., García-Abril, A. 2017. Evaluating landscape connectivity in fragmented habitats: Cantabrian capercaillie (*Tetrao urogallus cantabricus*) in northern Spain. *Forest Ecology and Management* 389:59-67.

Apéndice 1.

Implicaciones de la renaturalización en la gestión socio-ecológica en la Cordillera Cantábrica

Como estrategia de restauración pasiva de ecosistemas funcionales, la renaturalización puede considerarse como una “solución basada en la Naturaleza”, al conllevar efectos ambientales positivos y fomentar simultáneamente el desarrollo sostenible (Seddon et al. 2021). Su eficacia en términos de sostenibilidad y desarrollo ha de contextualizarse, no obstante, en el marco socio-económico de la Cordillera Cantábrica. En este sentido, el territorio está actualmente muy orientado hacia usos ganaderos y ecoturísticos, en teoría compatibles con la renaturalización. Así, la ganadería, eminentemente enfocada a la producción extensiva de vacuno y equino cárnicos en áreas como los puertos de altura (González-Díaz et al. 2019), se concentra fuertemente en el espacio y deja un amplio margen para la expansión territorial de los bosques en otras zonas. Para el ecoturismo, la renaturalización supone un incremento de elementos naturales diana de esta actividad, como los hábitats boscosos o los vertebrados forestales (García-Llamas et al. 2019). Esta compatibilidad no evita el hecho de que tanto la ganadería extensiva como el ecoturismo pueden provocar fuertes impactos ambientales cuando se desarrollan con alta intensidad local (Blanco-Fontao et al. 2011; Penteriani et al. 2017). Por otra parte, el territorio también alberga formas de uso intensivo, como las explotaciones forestales, las explotaciones mineras y las infraestructuras energéticas, potencialmente compatibles con la renaturalización si se controlan sus impactos ambientales locales (Serrano et al. 2020).

Es necesario, en cualquier caso, considerar la problemática social alrededor de los efectos negativos de la renaturalización. Interpretamos aquí los conflictos vinculables a la expansión y densificación de la vegetación leñosa en los entornos rurales, sin considerar el conflicto directo entre personas y fauna silvestre (véase, para ese caso, Fernández-Gil et al. 2016). Así, la renaturalización en la Cordillera Cantábrica es percibida por parte de la población como una pérdida de recursos (pastos y tierras de labor) y de herencia tradicional (paisajes culturales; González-Álvarez 2019) y como un incremento de riesgos ambientales (incendios). Esta visión está soportada por una narrativa rural fatalista (Frei et al. 2020), que tiende a confundir la causa (el abandono rural y la reorganización de los regímenes pecuarios) con la consecuencia (la expansión natural de los ecosistemas tras el abandono), y en la cual el papel genérico de la especie humana sobre los ecosistemas se explica a partir de cultura local, y no tanto a partir de conocimiento científico. En este sentido, es posible compaginar el mantenimiento de los valores culturales convencionales, a través de medidas de gestión tradicionales aplicadas en una parte del territorio (p.ej. ganadería extensiva diversificada en especies y en dinámica espacio-temporal, localizada en periferia de núcleos habitados y puertos de montaña específicos) con la adquisición de nuevos valores basados en narrativas pro naturaleza (que priorizan la limitación del impacto humano sobre los ecosistemas; Frei et al. 2020). La combinación de actividades agroganaderas con ecoturísticas por parte de los mismos actores locales fomentaría esta integración de valores. Por otra parte, la valoración negativa de la expansión leñosa es un elemento subyacente a la alta frecuencia de incendios provocados en la Cordillera Cantábrica (Celaya et al. 2022). Esta frecuencia surge mayoritariamente del uso del fuego para la expansión de pastizales pero, paradójicamente, lleva a una mayor extensión y densificación de los matorrales, ya que, además de fomentar la pérdida crónica de suelos, no se combina con cambios en la cabaña ganadera que controlen la recolonización de la vegetación pirófito (Celaya et al. 2022).

Referencias

- Blanco-Fontao, B., Quevedo, M., Obeso, J.R. 2011. Abandonment of traditional uses in mountain areas: typological thinking versus hard data in the Cantabrian Mountains (NW Spain). *Biodiversity and Conservation* 20:1133-1140.
- Celaya, R., Ferreira, L.M., Lorenzo, J.M., Echeagaray, N., Crecente, S., Serrano, E., Busqué, J. 2022. Livestock Management for the Delivery of Ecosystem Services in Fire-Prone Shrublands of Atlantic Iberia. *Sustainability* 14:2775.
- Fernández-Gil, A., Naves, J., Ordiz, A., Quevedo, M., Revilla, E., Delibes, M. 2016. Conflict misleads large carnivore management and conservation: brown bears and wolves in Spain. *PLoS one* 11:e0151541.
- Frei, T., Derks, J., Fernández-Blanco, C.R., Winkel, G. 2020. Narrating abandoned land: Perceptions of natural forest regrowth in Southwestern Europe. *Land Use Policy* 99:105034.
- García-Llamas, P., Suárez-Seoane, S., Taboada, A., Fernández-García, V., Fernández-Guisuraga, J.M., Fernández-Manso, A., et al. 2019. Assessment of the influence of biophysical properties related to fuel conditions on fire severity using remote sensing techniques: a case study on a large fire in NW Spain. *International Journal of Wildland Fire* 28:512-520.
- González Álvarez, D. 2019. Rethinking tourism narratives on the cultural landscapes of Asturias (Northern Spain) from the perspective of Landscape Archaeology: Do archaeologists have anything to say? *Landscape Research* 44:117-133.
- González Díaz, J.A., Celaya, R., Fernández García, F., Osoro, K., Rosa García, R. 2019. Dynamics of rural landscapes in marginal areas of northern Spain: Past, present, and future. *Land Degradation and Development* 30:141-150.
- Penteriani, V., López-Bao, J.V., Bettega, C., Dalerum, F., Delgado, M., Jerina, K., et al. 2017. Consequences of brown bear viewing tourism: A review. *Biological Conservation* 206: 169-180.
- Seddon, N., Smith, A., Smith, P., Key, I., Chausson, A., Girardin, C., et al. 2021. Getting the message right on nature-based solutions to climate change. *Global Change Biology* 27:1518-1546.
- Serrano, D., Margalida, A., Pérez-García, J.M., Juste, J., Traba, J., Valera, F., et al. 2020. Renewables in Spain threaten biodiversity. *Science* 370:1282-1283.