

Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema

D. García^{1,2}

(1) Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, E-33071 Oviedo, España.

(2) Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (CSIC-UO-PA), E-33071, Oviedo, España

➤ Recibido el 21 de abril de 2011, aceptado el 3 de mayo de 2011.

García, D. (2011). Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. *Ecosistemas* 20(2-3):1-10.

La fragmentación de hábitats es un proceso de cambio paisajístico con fuertes repercusiones en la viabilidad de las poblaciones, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas en todo el planeta. Debido a su importancia como motor de pérdida global de biodiversidad, ha recibido una fuerte atención por parte de la comunidad científica durante décadas. Sin embargo, aún son escasos los conocimientos generalizables sobre los mecanismos de respuesta de los ecosistemas a los cambios en la configuración de los hábitats. Este monográfico de *Ecosistemas* reúne las visiones de científicos hispanohablantes de relevancia internacional sobre el concepto -y el problema- de la fragmentación de hábitats. A través de revisiones que incorporan sus propios resultados, los autores presentan nuevas aproximaciones para desarrollar ciertas áreas de la ciencia de la fragmentación aún con fuertes limitaciones conceptuales y empíricas. Además, resaltan la aplicabilidad de dichas aproximaciones en la conservación de especies y la gestión de ecosistemas en paisajes fragmentados.

Palabras clave: efectos de borde, escala espacial, factores de confusión, modelos de paisaje, pérdida y subdivisión de hábitats.

García, D. (2011). Biological effects of habitat fragmentation: new approaches to cope with an old problem. *Ecosistemas* 20(2-3):1-10.

Habitat fragmentation is a change in the composition and configuration of natural landscapes entailing strong disruptions of population, community and ecosystem processes all over the world. Considered as a main driver of the global biodiversity crisis, it has received much scientific attention from decades ago. Nevertheless, we are still far from a deep understanding of the mechanisms by which ecosystems respond to landscape alteration. In this *Ecosistemas* Special Issue, internationally relevant scientists from Spain and Latin America present their views on the concept – and on the problem- of habitat fragmentation. They provide new approaches seeking to strengthen those fragmentation topics still needed of conceptual and empirical support. Moreover, they highlight the suitability of these new approaches to develop species conservation and ecosystem management tools.

Keywords: confounding factors, edge effects, habitat loss and subdivision, landscape models, spatial scale

Fragmentación de hábitats: patrones y procesos de cambio paisajístico y biológico

La fragmentación es un cambio en la estructura y configuración de los hábitats dentro del paisaje. Conlleva la transformación de un hábitat, inicialmente dominante y relativamente continuo, en un conjunto de parches empequeñecidos, denominados *fragmentos*, que quedan embebidos en un nuevo hábitat, mayoritario y cualitativamente muy distinto al original, denominado *matriz* (Fig. 1; Lindenmayer y Fischer, 2006). Los paisajes fragmentados pueden ser resultado de procesos naturales, como la respuesta diferencial de las especies a los gradientes ambientales, o las perturbaciones y los consecuentes procesos de sucesión, que generan mosaicos de hábitats con distintas comunidades ecológicas. Sin embargo, la fragmentación paisajística se incrementa notablemente como resultado de la transformación de los hábitats derivada del uso humano de los recursos naturales (p. ej. la deforestación para expansión de terrenos agrícolas y ganaderos).

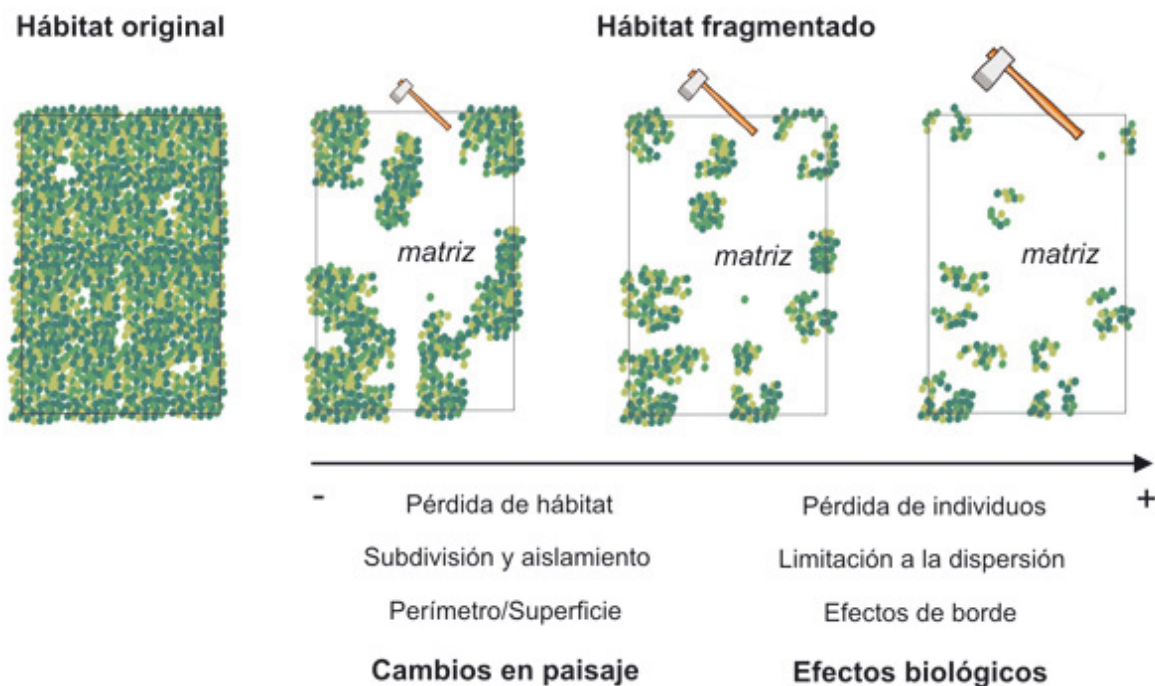


Figura 1. Representación del cambio temporal en la composición y configuración del paisaje atribuible a la fragmentación de hábitats, desde un hábitat original hacia un hábitat fragmentado (p. ej. un sistema forestal progresivamente deforestado para la expansión de terrenos ganaderos). Se indican los principales procesos de transformación paisajística y los efectos biológicos correspondientes.

La fragmentación es el resultado de tres procesos de alteración paisajística: 1) la pérdida progresiva de superficie de hábitat original; 2) la subdivisión creciente del hábitat remanente; y 3) el incremento de la relación perímetro/superficie en dicho hábitat (**Fig. 1**). Estos procesos suelen ir de la mano y estar íntimamente relacionados entre sí, sobre todo cuando la fragmentación no es aleatoria, como ocurre en las situaciones de degradación antrópica (p. ej. el proceso de deforestación para apertura de tierras de cultivo suele concentrarse en la periferia de los fragmentos forestales ya existentes, empequeñeciéndolos o incluso haciendo desaparecer a los más pequeños; **Fig. 1**; Lindenmayer y Fisher, 2006). No obstante, algunos autores (p. ej. Fahrig, 2003) abogan por una clara distinción entre la pérdida de hábitat original y la alteración de la configuración espacial de los hábitats remanentes (i.e. incremento en el grado de subdivisión), proceso este último que denominan fragmentación per se. Esta distinción deriva del supuesto de que los distintos procesos de cambio paisajístico influyen de forma diferente en los organismos del hábitat original. Concretamente, la fragmentación provocaría un incremento del riesgo de extinción local en especies animales y vegetales a través de tres mecanismos: 1) las reducciones directas en los tamaños de las poblaciones, provocadas por la pérdida neta del hábitat (Andrén, 1994; Fahrig, 2003); 2) las reducciones indirectas en dichos tamaños, debidas a la dificultad de dispersión entre subpoblaciones impuesta por el incremento del aislamiento entre fragmentos (Fahrig y Merriam, 1994; Hanski, 1998); y 3) la disminución en la eficacia biológica de las especies de los fragmentos, al verse cada vez más sometidas, debido al incremento de la relación perímetro/superficie, a las condiciones ambientales nocivas que impone la matriz circundante (efectos de borde; Murcia, 1995).

¿Por qué se investiga tanto en fragmentación de hábitats?

El estudio de los efectos biológicos de la fragmentación de hábitats ha sido un tema de interés creciente en la investigación ecológica durante los últimos 20 años. Una búsqueda reciente (marzo de 2010, datos del autor) de artículos publicados en las revistas internacionales indexadas en ISI Web of Knowledge con los términos "habitat fragmentation" y "forest fragmentation" arrojó una cifra cercana a las 10.000 publicaciones de las cuales, unas 1.900, se publicaron en 2009 y 2010. El interés de la comunidad científica por la fragmentación de hábitats tiene dos causas principales. En primer lugar, y desde una perspectiva aplicada, la pérdida y fragmentación de los hábitats naturales se considera, desde hace décadas, como uno de los motores principales de la pérdida masiva de biodiversidad a escala planetaria (Lubchenco et al., 1991; Harrison y Bruna, 1999; Foley et al., 2005). La búsqueda de soluciones a la crisis de biodiversidad ha estimulado a los científicos a desarrollar un cuerpo teórico y empírico para explicar porqué la fragmentación repercute negativamente en la persistencia de las especies, en la diversidad de las comunidades y en el funcionamiento de los ecosistemas. Muchos resultados de estas investigaciones han servido para desarrollar herramientas de gestión de espacios protegidos y conservación de especies amenazadas (p. ej. Diamond, 1975; Lindenmayer et al., 2008). En segundo lugar, el concepto de fragmentación de hábitats se presenta como un

potente integrador (“intellectual attractor”, *sensu* Haila, 2002) de importantes teorías ecológicas (biogeografía de islas, dinámica de metapoblaciones, teoría jerárquica de la ecología del paisaje, importancia de la escala espacial) que explicarían, de forma sintética, los declives de las poblaciones y la pérdida de especies en paisajes donde los hábitats originales cada vez son más escasos y más aislados entre sí. Este poder sintético se ha resaltado en numerosos trabajos de revisión que subrayan la existencia de patrones generales en las respuestas biológicas de los organismos a la alteración de los paisajes naturales (p. ej. Saunders et al., 1991; Harrison y Bruna, 1999; McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003; Fisher y Lindenmayer, 2007).

A pesar de los numerosos avances en lo que puede denominarse ya como “ciencia de la fragmentación”, algunos autores dan un toque de atención sobre la ambigüedad del concepto de fragmentación de hábitats (Haila, 2002). De hecho, existe un debate actual sobre su utilización como un paraguas para explicar la multitud de patrones y procesos que derivan del cambio paisajístico, ya que esto puede convertirlo en un *concepto panacea*, que al ser utilizado de forma tan heterogénea puede llegar a perder su significado (Lindenmayer y Fisher, 2007; Ewers y Didham, 2007). Por otra parte, más importante que la vaguedad conceptual es el hecho de que, a pesar de la multitud de estudios realizados, aún son escasos los conocimientos generalizables sobre cuáles son los mecanismos fundamentales de respuesta de los ecosistemas a los cambios en la configuración de los hábitats (McGarigal y Cushman, 2002; Fisher y Lindenmayer, 2007).

Entonces... ¿son poco generalizables los resultados de la “ciencia de la fragmentación”?

Como se señaló anteriormente, existen numerosos estudios que muestran respuestas negativas de la eficacia biológica de los individuos, de la capacidad de persistencia de las especies o de la diversidad de las comunidades, a los diversos cambios en la estructura del paisaje asociados al proceso de fragmentación. Casi tan abundantes como éstos son los estudios que no detectan efectos, o que, incluso, encuentran efectos positivos (McGarigal y Cushman, 2002; Ewers y Didham, 2006; Prugh et al., 2008). Resolver estas aparentes incongruencias y explicar la respuesta diferencial de especies, comunidades y ecosistemas, requiere tener en cuenta cuatro puntos de inflexión conceptual, que se presentan a continuación. Aunque estas ideas llevan cierto tiempo infiltrándose en los diseños de la investigación, su integración parece necesaria para generar un nuevo paradigma sobre la fragmentación de hábitats y sus efectos biológicos.

El esquema de paisaje binomial fragmento-matriz puede ser poco realista

El modelo clásico de fragmentación de hábitats se basa, como se expuso antes (**Fig. 1**), en la clasificación binomial del paisaje fragmentado como un conjunto de fragmentos de hábitat original embebidos en una matriz de hábitat degradado, mayoritaria y estructuralmente muy diferente al original. Este esquema de paisaje, en el que se podrían aplicar bien los preceptos generales de biogeografía de islas y dinámica de metapoblaciones, parece poco representativo de la mayoría de los paisajes fragmentados del planeta, generalmente formados por mosaicos de hábitats bastante más heterogéneos en estructura y función que lo esperable en un sistema binomial (Lindenmayer y Fischer, 2006). En concreto, el esquema binomial representa con dificultad dos importantes realidades del paisaje fragmentado. La primera es que no todos los fragmentos que, con nuestra visión categórica del paisaje, clasificamos como hábitat disponible son finalmente un hábitat adecuado para las especies originales. Dicho de otro modo, la calidad interna de los fragmentos puede ser tanto o más importante que su tamaño o su configuración espacial a la hora de determinar la presencia de los organismos. La segunda realidad es que muchos organismos no perciben el límite entre fragmentos y matriz como el tránsito de un hábitat óptimo a uno inhóspito, ni mucho menos como barrera infranqueable (Jules y Shahani, 2003; Kupfer et al., 2006). Así, la transferencia de organismos entre los fragmentos y la matriz puede diluir los efectos negativos de la pérdida y el aumento de aislamiento del hábitat original, por ejemplo, cuando los organismos de los fragmentos son capaces de explotar recursos ofrecidos por la matriz (Kupfer et al., 2006), o cuando los organismos de la matriz colonizan los fragmentos y aumentan su diversidad (Cook et al., 2002). Necesitamos, por tanto, modelos de interpretación del paisaje que permitan cuantificar y, por ende, incorporar en los diseños analíticos de los estudios de fragmentación, los efectos cualitativos del mosaico de hábitats que constituye el paisaje fragmentado.

Los efectos de la fragmentación son altamente variables

Los efectos de la fragmentación no son iguales para todas las especies, ni siquiera para las que comparten un mismo hábitat. Esta idea se interpreta a partir de los abundantes estudios que tratan de verificar el paradigma de fragmentación en distintos tipos de organismos (McGarigal y Cushman, 2002; Prugh et al., 2008). Trabajos recientes tratan de explicar la susceptibilidad de las especies a la fragmentación en función de rasgos ecológicos como el grado de rareza, el tamaño corporal, la capacidad de movimiento, el grado de especialismo en dieta o requerimientos ambientales, o el nivel trófico (Steffan-Dewenter y Tscharnke, 2002; Ewers y Didham, 2006; Prugh et al., 2008). Así, las especies raras, de gran tamaño corporal, escasa movilidad, alto grado de especialismo o mayor nivel trófico, serían las más susceptibles a sufrir los efectos negativos de la pérdida de hábitat, el aumento de aislamiento y el incremento de la relación perímetro/superficie. Por tanto, la incorporación de componentes de susceptibilidad, asociados a características específicas, puede mejorar nuestra capacidad para predecir los efectos de la alteración paisajística sobre grupos de especies y comunidades completas. No obstante, la identificación de

dichos componentes requiere aumentar la cobertura taxonómica en los estudios de fragmentación, hasta hoy claramente sesgados hacia especies muy conspicuas como vertebrados (mamíferos y aves; p. ej. Prugh et al., 2008) y plantas perennes (p. ej. Lienert, 2004), y rara vez enfocados en especies crípticas o no carismáticas.

El amplio cuerpo de estudios de fragmentación también sugiere que los efectos de la fragmentación dependen del nivel biológico evaluado, desde los genotipos dentro de especie, a las comunidades ecológicas, pasando por los individuos dentro de población (Lindenmayer y Fisher, 2006). Se hace necesario entonces buscar componentes de contingencia asociados a los distintos niveles de la jerarquía biológica, que permitan explicar las aparentes incongruencias entre niveles en la importancia de efectos (p. ej. la fragmentación puede disminuir la variabilidad genética sin efecto aparente sobre la viabilidad de las poblaciones; Young y Clarke, 2000; las dificultades de persistencia de especies concretas pueden resultar inocuas sobre los niveles de riqueza del hábitat fragmentado si existen cambios en la composición de las comunidades por influencia de la matriz; Ewers y Didham, 2006). Para ello, parece crucial ampliar nuestro conocimiento con estudios integradores que cubran simultáneamente distintos niveles biológicos, así como diversificar la medida de efectos de fragmentación hacia respuestas poco estudiadas, como el comportamiento de los individuos, o la estructura compleja de las interacciones interespecíficas dentro de las comunidades.

La detección de efectos de la fragmentación está condicionada por factores de confusión

Además de los rasgos de las especies señalados anteriormente, existirían dos tipos de factores de confusión que oscurecerían o, incluso, exagerarían la detección de efectos biológicos de la fragmentación de hábitats en los estudios ecológicos (Ewers y Didham, 2006). Uno de estos factores es la existencia de demoras en la manifestación de los efectos de la fragmentación. El hecho de que una especie no muestre efectos aparentes ante un proceso de fragmentación en el momento estudiado (p. ej. una relación negativa entre la viabilidad de sus poblaciones y el tamaño o el grado de aislamiento de los fragmentos donde habita) puede significar que dichos efectos están aún por venir, más que indicar que es insensible a la alteración paisajística (p. ej. porque es capaz de mantener las poblaciones gracias a una gran longevidad de los individuos adultos; Honnay et al., 2005). Este tipo de situaciones de “deuda de extinción” (desajuste temporal entre los cambios paisajísticos y el declive o la extinción de las poblaciones; Tilman et al., 1994) tienen que ser necesariamente identificadas e incorporadas en la interpretación de efectos biológicos de la fragmentación. Para ello, son imprescindibles los estudios a largo plazo, tanto los basados en datos empíricos como los basados en modelizaciones predictivas.

El otro factor de confusión en la detección de efectos de fragmentación, en este caso por magnificación, es la existencia de interacciones (umbrales, sinergias y retroalimentaciones) entre los distintos procesos de cambio paisajístico y biológico, así como entre los procesos de fragmentación y otros motores de pérdida de biodiversidad. La presencia de umbrales supone que los efectos biológicos derivados de un proceso paisajístico se disparan al sobrepasar determinadas magnitudes umbral de otros procesos. Por ejemplo, la perturbación de las dinámicas de metapoblaciones derivado del incremento de aislamiento entre fragmentos es relevante a partir de determinados umbrales de pérdida de hábitat, que se asocian a incrementos exponenciales en las distancias relativas entre fragmentos (cuando la disponibilidad de hábitat disminuye por debajo del 20% de cobertura; Andrén, 1994; Fahrig, 2003). La existencia de sinergias indica el aumento desproporcionado de los efectos de un proceso de cambio paisajístico ante el aumento de efectos de otro proceso. Por ejemplo, la magnitud de efectos de borde, en términos de colonización de especies de la matriz, sobre la composición de una comunidad original puede incrementar de forma no-lineal al incrementar el tamaño de los fragmentos (porque los fragmentos pequeños han sido fuertemente colonizados y muestran una composición de especies similar a la matriz; Ewers et al., 2007). Finalmente, los procesos de retroalimentación aparecen cuando el efecto negativo de un proceso paisajístico repercute en la aparición de otra perturbación ambiental, que favorece posteriormente el cambio paisajístico. Por ejemplo, los efectos de borde pueden incrementar la frecuencia de perturbaciones que provocan mayores pérdidas de hábitat y, en consecuencia, aumentan los efectos de borde (como ocurre con el incremento de incendios en los fragmentos de bosque tropical que, cuanto más pequeños e irregulares son, más incrementan su inflamabilidad por desecación en su periferia; Laurance y Williamson, 2001).

La fragmentación paisajística y sus efectos tienen una escala espacial

La fragmentación de hábitat es un cambio en la estructura espacial del paisaje, y como proceso eminentemente espacial, tiene una escala específica de operatividad, una dimensión física donde el incremento de heterogeneidad generado por la desaparición y subdivisión del hábitat original es más patente (García, 2008). Los organismos pueden responder o no a los cambios en la heterogeneidad espacial de los hábitats dependiendo de la escala a la cual éstos se producen, generándose respuestas escala-dependientes a la pérdida y la subdivisión de hábitats (Steffan-Dewenter et al., 2002; Holland et al., 2004). La escala espacial es, por tanto, un importante factor de contingencia a la hora de detectar los efectos biológicos de la fragmentación. Dicho de otro modo, el hecho de que ciertas especies no muestren una respuesta a la fragmentación a una escala no quiere decir que la fragmentación no tenga efecto a escalas más finas o más amplias.

Desde la perspectiva de la escala, la fragmentación puede definirse como la ruptura de la continuidad espacial en los sistemas naturales (Lord y Norton, 1990; Kattan y Murcia, 2003). Esta definición permite diferenciar distintas escalas de

fragmentación, desde una escala fina o *estructural*, determinada por la pérdida de individuos y aumento de las distancias entre los mismos, a una escala amplia o *paisajística*, determinada por la pérdida de hábitat y aumento de las distancias entre fragmentos de hábitat (**Fig. 2**; ver también García et al., 2009). De hecho, la consideración de un gradiente de escala para representar dicha discontinuidad espacial (Fig. 2), nos permite comprender, desde una misma perspectiva, la degradación cualitativa del hábitat, derivada de la eliminación de elementos estructurales y sin efecto aparente sobre la representación del hábitat en el paisaje (p. ej. una entresaca en un sistema forestal), y la pérdida y subdivisión del hábitat sobre paisajes amplios. La escala de fragmentación queda definida por un tamaño de grano, o grado mínimo de resolución del proceso, y una extensión, o área máxima afectada por el proceso. En general hablamos de *fragmentación de grano fino* para referirnos a sistemas donde los fragmentos son pequeños pero están relativamente cercanos entre sí (las discontinuidades son cortas), mientras que hablamos de *fragmentación de grano grueso* para sistemas de fragmentos, en general, más grandes, pero más alejados entre sí (**Fig. 3**).

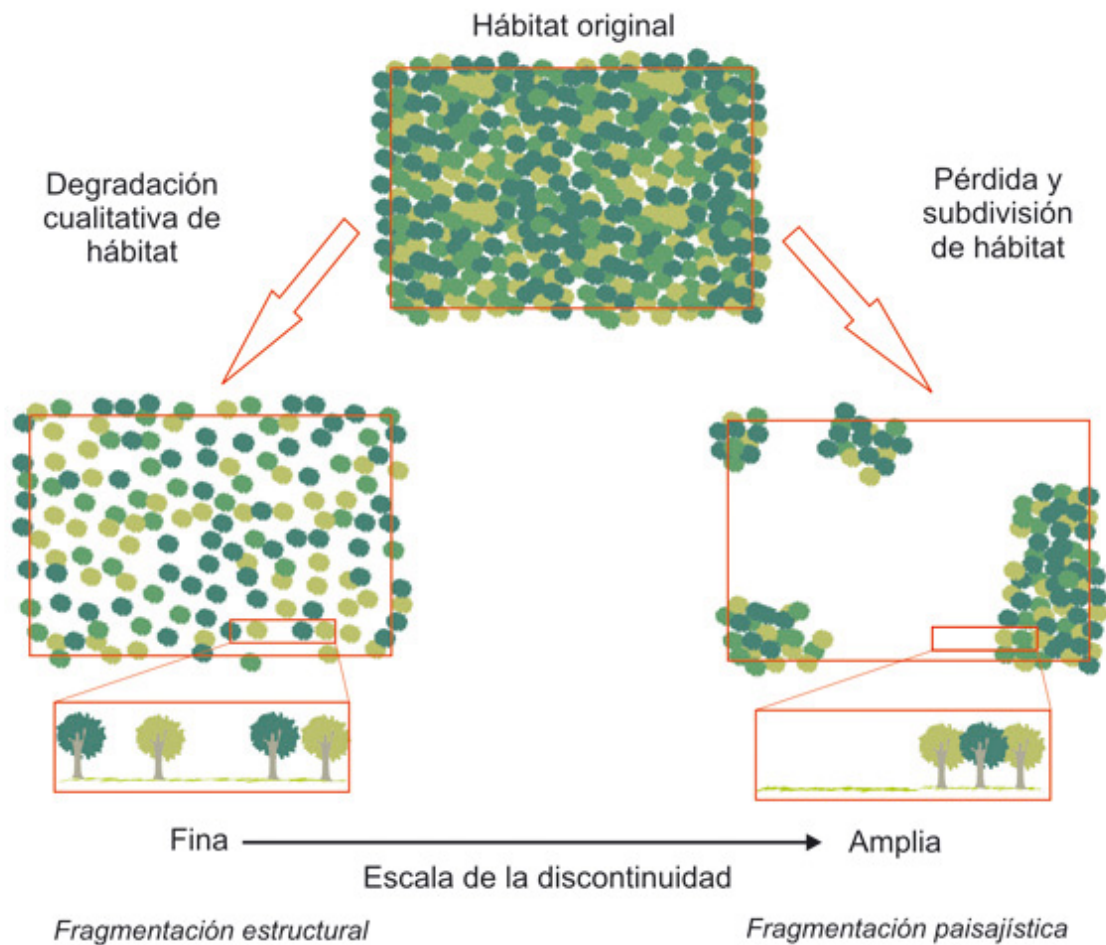


Figura 2. Representación del proceso de fragmentación como pérdida de continuidad (Lord y Norton 1990). La entresaca de árboles individuales supone la generación de discontinuidades a escala fina, sin una repercusión neta sobre la cobertura del bosque en el paisaje, y se clasificaría como un nivel de fragmentación estructural, o como una degradación cualitativa del bosque. La tala de masa forestal genera discontinuidad a escala amplia, en forma de fragmentos embebidos en una matriz deforestada (fragmentación paisajística).

La identificación de la escala de la fragmentación es arbitraria, y está determinada por el sistema de representación física de la realidad del observador, por lo que resulta poco informativa sobre los efectos biológicos finales del cambio del paisaje. Dichos efectos van a depender de la *escala perceptual* de los organismos, el "rango de acción" en el que éstos perciben los gradientes de heterogeneidad ambiental derivados de la fragmentación (Keitt et al., 1997; D'Eon et al., 2002). El contraste de dimensiones entre la escala perceptual de los organismos y el tamaño de grano de la fragmentación determinará finalmente la emergencia de efectos biológicos de la fragmentación (i. e. la *escala funcional* de los efectos de fragmentación; García y Chacoff, 2007; **Fig. 3**; ver también García et al., 2009). Así, un organismo que, debido a su capacidad de movimiento, es capaz de cruzar la matriz para alcanzar un fragmento cercano (es decir, es capaz de percibir el gradiente completo de discontinuidad en la estructura del hábitat), raramente se verá afectado por la disponibilidad o el grado de subdivisión del hábitat en un escenario de fragmentación de grano fino (**Fig. 3**). Sin embargo, ese mismo organismo, en un escenario de

grano grueso, es incapaz de desplazarse entre fragmentos. Por otra parte, si este organismo se viera afectado por efectos de borde, dichos efectos serían mucho más patentes en el escenario de grano fino, simplemente por la mayor densidad de borde en este paisaje (**Fig. 3**).

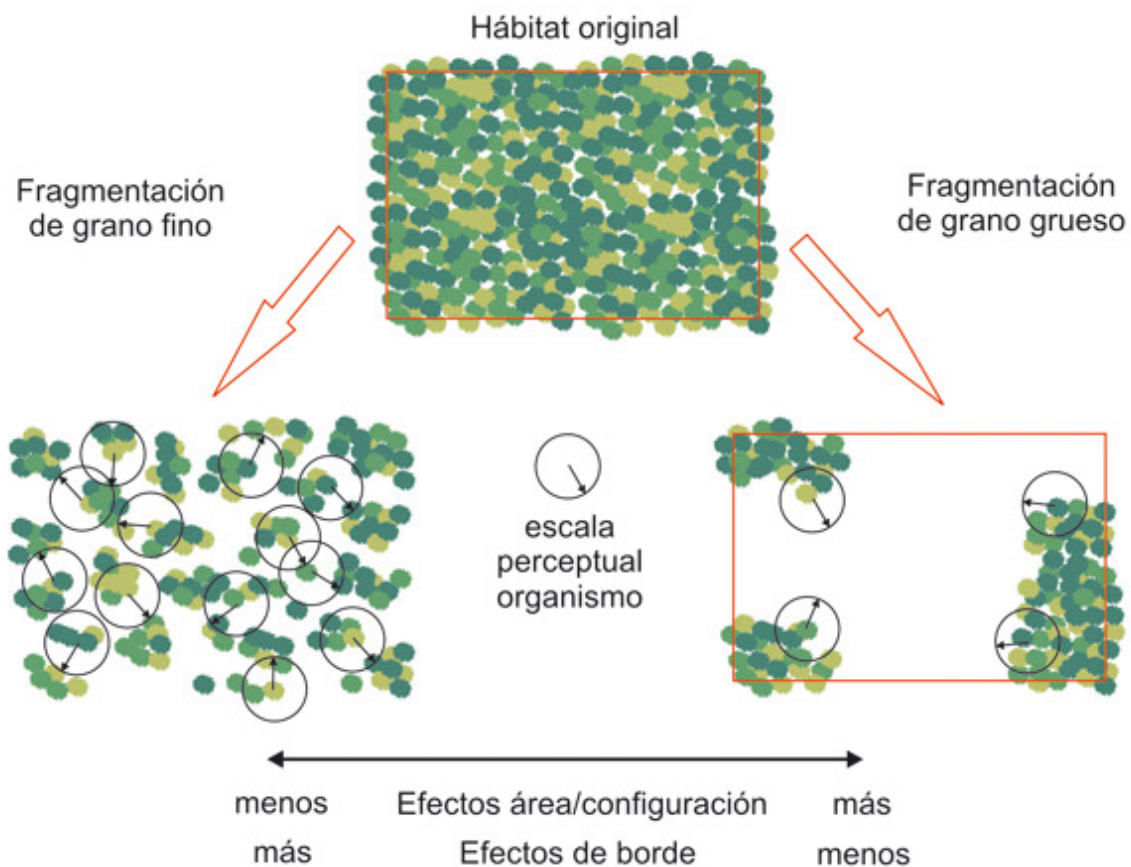


Figura 3. Escenarios de fragmentación a distintas escalas a partir de un mismo hábitat original. Se representa la escala perceptual de un organismo del hábitat original, en función de las distancias periféricas máximas a las que puede desplazarse desde el borde de los fragmentos de hábitat, indicándose los efectos previsibles de pérdida y subdivisión de hábitat y efectos de borde sobre dicho organismo.

¿Qué rasgos biológicos influyen en la escala perceptual de los organismos? Asumimos que la escala perceptual depende de características como el tamaño corporal o la capacidad de movimiento, y que organismos grandes que se mueven sobre dominios vitales amplios sólo se ven afectados por la fragmentación cuando esta sucede a escalas amplias (Holland et al., 2004). Sin embargo, esto no siempre es así. Por ejemplo, en un estudio de respuesta a la disponibilidad de hábitat forestal a distintas escalas, por parte de distintos animales que interactúan con el árbol *Crataegus monogyna* (García y Chacoff, 2007), encontramos que los insectos polinizadores (sírfidos) sólo se vieron afectados por la pérdida de hábitat a escala amplia (**Fig. 4**). Esto era esperable, considerando que son animales que pueden volar de un árbol a otro incluso entre fragmentos bastante distanciados. También era esperable que los ratones depredadores de semillas del árbol se vieran más afectados por la disponibilidad de hábitat a escalas más finas, puesto que el dominio vital de estos roedores no es extenso. No obstante, encontramos que los zorzales que consumen los frutos carnosos del árbol respondieron a la pérdida de hábitat sobre todo a escala fina, a pesar de ser organismos capaces de desplazarse grandes distancias en el paisaje fragmentado. Aparentemente, los pájaros prefieren comer frutos en aquellos árboles con más cobertura en su entorno inmediato, donde se encuentran más protegidos de sus propios depredadores, independientemente de la cantidad de bosque disponible en un entorno más amplio (**Fig. 4**).

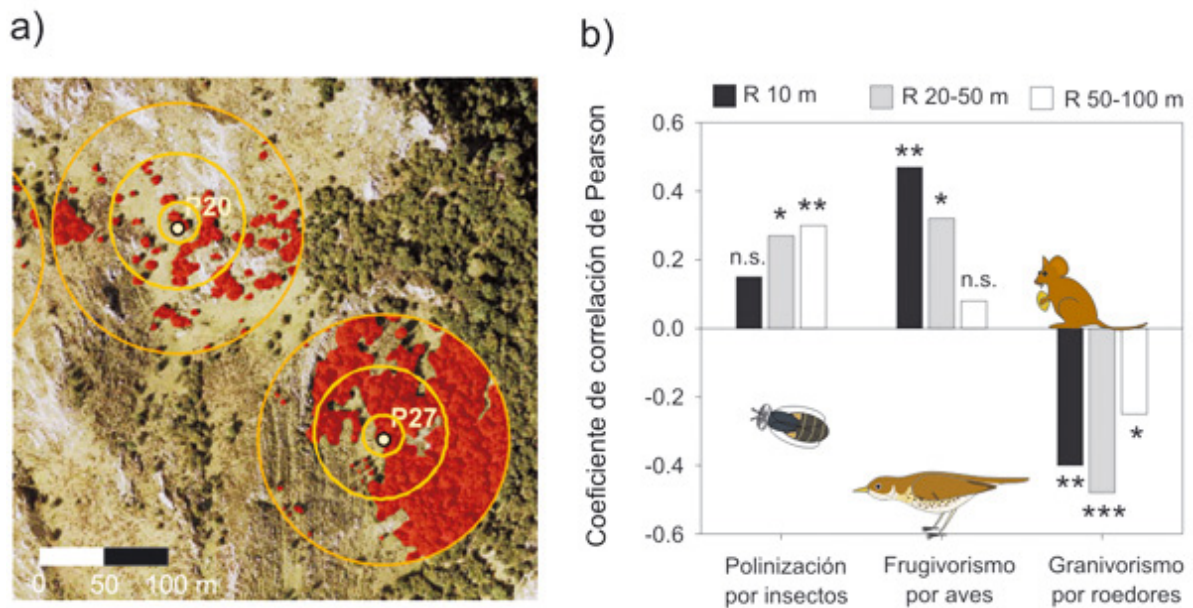


Figura 4. a) Diseño para cuantificar la disponibilidad de hábitat forestal a distintas escalas espaciales (en circunferencias de radios de 10, 50 y 100 m) alrededor de distintos árboles (*Crataegus monogyna*) en la Sierra de Peña Mayor (Asturias); **b)** Coeficiente de correlación de Pearson entre la cobertura forestal, en un radio de 10 m, en un anillo entre 20 y 50 m de radio, y en un anillo entre 50 y 100 m alrededor de árboles de *C. monogyna*, y distintos parámetros que cuantifican la interacción de *C. monogyna* con polinizadores, frugívoros y depredadores de semillas (n.s.: $P > 0.05$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; $N = 60$ árboles; modificado de García y Chacoff, 2007).

¿Por qué un monográfico de fragmentación en Ecosistemas?

Este monográfico sobre fragmentación de hábitats en Ecosistemas reúne, bajo un paraguas común, a diversos científicos hispanoparlantes cuyas investigaciones recientes están teniendo una repercusión internacional sobresaliente. Su objetivo es doble. En primer lugar, trata de proporcionar visiones actualizadas sobre las áreas de la ciencia de la fragmentación con mayores limitaciones conceptuales y empíricas. En segundo lugar, resalta la aplicabilidad de las nuevas aproximaciones en la conservación de especies y la gestión de ecosistemas en paisajes fragmentados. Para conseguir este doble fin, los autores revisan resultados recientes de la comunidad científica e ilustran temas específicos con casos de estudio procedentes de sus propias investigaciones.

Los artículos del monográfico se organizan en bloques temáticos. Un primer bloque versa sobre la idoneidad de los modelos conceptuales de cambio paisajístico para verificar efectos biológicos de fragmentación. En primer término, Alicia Valdés (Valdés, 2011) hace un repaso histórico de los modelos conceptuales y las principales teorías ecológicas utilizadas para representar los cambios paisajísticos y los efectos biológicos atribuibles a la fragmentación. Tras señalar las limitaciones de los modelos clásicos, ilustra las ventajas conceptuales y la aplicabilidad de los modelos más recientes con el caso de estudio de la herbácea *Primula vulgaris* en la cordillera Cantábrica. Después, José Manuel Herrera (Herrera, 2011) revisa de forma crítica el uso teórico y aplicado del binomio fragmento-matriz en el análisis de efectos de la fragmentación. Tras poner en evidencia el papel de la matriz en la dinámica ecológica de los paisajes fragmentados, desglosa diversas propuestas de gestión ambiental orientadas a incorporar dicho rol matricial.

Un segundo bloque resalta la necesidad de ampliar los estudios de fragmentación hacia tipos de organismos o niveles de complejidad biológica poco frecuentes. Sofía V. Nora y colaboradores revisan la información disponible sobre los efectos de la fragmentación en la interfaz entre la estructura genética de las especies y la dinámica de las poblaciones: el proceso de movimiento de genes (Nora et al., 2011). Tomando como caso de estudio las plantas leñosas de los bosques-isla del Valle del Guadalquivir, demuestran la relevancia del flujo génico vía polen y semillas como indicadores de respuesta a procesos de fragmentación histórica y de alta intensidad. A continuación, Paola Laiolo y Aída Arroyo-Solís destacan la utilidad de incorporar respuestas complejas de comportamiento, como los sistemas de comunicación animal, en el análisis de efectos de modificación del paisaje (Laiolo y Arroyo-Solís, 2011). Revisando los estudios sobre fragmentación y comunicación acústica en animales, evalúan el potencial de los paisajes fragmentados para actuar como escenarios de selección natural y respuesta adaptativa. Tras ellas, Isabel Martínez y colaboradores revisan las evidencias de respuesta biológica a la fragmentación de ciertos organismos "no carismáticos" -pero no por ello poco susceptibles-, los líquenes epífitos. Centrándose

en sus estudios en bosques mediterráneos, integran los efectos de los cambios cuanti- y cualitativos de los hábitats forestales sobre distintos niveles de complejidad, desde la estructura genética de poblaciones de especies concretas a los niveles de diversidad de las comunidades líquénicas (Martínez et al., 2011). Finalmente, Luciano Cagnolo y Graciela Valladares analizan los efectos de la fragmentación en la estructura y el funcionamiento de las comunidades ecológicas, desde la novedosa perspectiva de las redes de interacciones tróficas entre especies. Estos autores muestran cómo la fragmentación repercute en la estructura de las redes, calculando diversos parámetros con datos de interacciones entre plantas, insectos herbívoros e insectos parasitoides de los bosques del Chaco central de Argentina (Cagnolo y Valladares, 2011).

El tercer y último bloque de este monográfico está constituido por un único artículo. En él, José Luis Tellería y colaboradores resaltan la gran importancia de las visiones a largo plazo en la ciencia de la fragmentación. Estos autores, pioneros -al menos en el ámbito ibérico- en los estudios de fragmentación, sintetizan los resultados de más de 20 años de investigación en los relictos forestales de las mesetas ibéricas, demostrando la utilidad de los enfoques integradores y multidisciplinares para gestionar los efectos de la fragmentación en la biodiversidad (Tellería et al., 2011).

A pesar de la diversidad de enfoques y la profundidad de revisión aportada por los diversos autores, la visión de la fragmentación de hábitats ofrecida por este monográfico dista de ser completa. Por tanto, como colofón, sólo queda resaltar que el fin último de este volumen es animar a otros autores a verter sus ideas, opiniones y resultados de investigación en futuros artículos en Ecosistemas, ampliando y mejorando así las presentes aportaciones.

Agradecimientos

Durante la redacción de este manuscrito, he disfrutado de financiación de los proyectos CGL2008-1275/BOS (MICINN) e IB08-039 (PCTI-FICYT). Alicia Valdés y Daniel Martínez revisaron una versión previa del manuscrito. Daniel Martínez dibujó el zorzal común de la Figura 4. Como editor de este monográfico, agradezco a todos los autores y revisores de los manuscritos su predisposición y buen hacer, y a Luis Navarro su coordinación editorial.

Referencias

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366.
- Cagnolo, L., Valladares, G. 2011. Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. *Ecosistemas* 20(2-3):68-79.
- Cook W.M., Lane, K.T., Foster, B.L., Holt, R.D. 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5:619-623.
- D'Eon, R.G., Glenn, S.M., Parfin, I., Fortin, M.J. 2002. Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conservation Ecology* 6:10.
- Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographical studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7:129-146.
- Ewers, R.M., Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117-142.
- Ewers, R.M., Didham, R.K. 2007. Habitat fragmentation: panchreston or paradigm? *Trends in Ecology and Evolution* 22:511.
- Ewers, R.M., Thorpe, S., Didham, R.K. 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88:96-106.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fahrig, L., Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.

- Foley, J.A. et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 5734:570-574.
- García, D. 2008. El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. En: Maestre, F.T, Escudero, A., Bonet, A. (eds.). *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*, pp. 35-73. URJC-AEET-CAM, España.
- García, D., Chacoff N.P. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory and seed predation. *Conservation Biology* 21:400-411.
- García, D., Chacoff, N.P., Herrera, J.M., Amico, G.C. 2009. La escala espacial de las interacciones planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*, pp. 133-156. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12:321-334.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.
- Harrison, S., Bruna, E. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22:225-232.
- Herrera, J.M. 2011. El papel de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas* 20(2-3):21-35.
- Holland, J.D., Bert, D.G., Fahrig, L. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience* 54:227-233.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermy, M. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166:723-736.
- Jules E.S., Shahani, P. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* 14: 459-464.
- Kattan, G.H., Murcia, C. 2002. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. En: Bradshaw G.A., Mooney H.A. (eds.). *How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*, pp. 183-200. Springer-Verlag, New York, USA.
- Keitt, T.H., Urban, D.L., Milne, B.T. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* 1:4.
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P., Franklin, S.B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15:8-20.
- Laiolo, P., Arroyo-Solís, A. 2011. La fragmentación del hábitat como determinante de la diferenciación de los sistemas de comunicación. *Ecosistemas* 20(2-3):46-54.
- Laurance, W.F., Williamson, G.B. 2001. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conservation Biology* 15:1529-1535.
- Lienert, J. 2004. Habitat fragmentation effects in fitness of plant populations – a review. *Journal for Nature Conservation* 12:53-72.
- Lindenmayer, D.B., J. Fischer. 2006. *Landscape change and habitat fragmentation*. Island Press, Washington, D.C, EEUU.
- Lindenmayer, D.B., Fisher, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution* 22:127-132.
- Lindenmayer, D. B. et al. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11:78-91.

- Lord, J.M., Norton, D.A. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4:197-202.
- Lubchenco J. et al. 1991. The sustainable biosphere initiative: An ecological research agenda: A report from the ecological society of America. *Ecology* 72:371-412.
- Martínez, I., Belinchón, R., Otálora, M.A.G., Aragón, G., Prieto, M., Escudero, A. 2011. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea. *Ecosistemas* 20(2-3):54-68.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12:335-345.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
- Nora, S.V., Albaladejo, R.G., González-Martínez, S.C., Robledo-Arnuncio, J.J., Aparicio, A. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas* 20(2-3):35-46.
- Prugh, L.R. Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S. 2008. Effect of habitat area and isolation on animal fragmented populations. *Proceeding of the National Academic of Science USA* 105:20770-20775.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. Margules, C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands – a mini review. *Biological Conservation* 104:275-284.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U., Burger, C., Thies, C., Tschardtke, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421-1432.
- Tellería, J.L., Díaz, J.A., Pérez-Trís, J., Santos, T. 2011. Fragmentación de hábitat y biodiversidad en las mesetas ibéricas: una perspectiva a largo plazo. *Ecosistemas* 20(2-3):79-91.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and extinction debt. *Nature* 371:65-66.
- Valdés, A. 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas* 20(2-3):11-21.
- Young, A.G., Clarke, G.M. 2000. *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, New York, EEUU.