

Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies

T. Santos, J.L. Tellería

Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de C. Biológicas. Universidad Complutense, 28040 Madrid. España

La pérdida y fragmentación del hábitat está considerada como una de las causas principales de la actual crisis de biodiversidad. Los procesos responsables de esta pérdida son múltiples y difíciles de separar (pérdida regional de hábitat, insularización causada por la reducción y el aislamiento progresivo de los fragmentos de hábitat, efectos de borde, etc.), y han sido particularmente estudiados en el caso de los vertebrados forestales. En este trabajo se revisan algunas ideas generales sobre la fragmentación y pérdida de hábitat, y se incide en la necesidad de una ampliación de los objetivos conceptuales y taxonómicos de los estudios dirigidos a conocer los efectos de esta alteración ambiental.

Palabras clave: Pérdida de especies, pérdida de hábitat, fragmentación, conservación de la biodiversidad, insularización, efecto de borde, vertebrados forestales.

Habitat loss and fragmentation: effect on species conservation. Habitat loss and fragmentation has been considered as one of the more pervasive effects on biodiversity conservation. Species loss caused by habitat fragmentation is related to an array of concomitant processes (decrease of habitat cover, increasing isolation of habitat fragments, edge effects, etc.) that have been predominantly studied on forests vertebrates. This paper reviews some general ideas on these topics, and claims for an enlargement of the conceptual and taxonomical scopes of studies on this environment alteration.

Key words: Habitat loss, fragmentation, biodiversity conservation, species loss, isolation, edge effects, forest vertebrates.

Introducción

Las especies suelen presentar patrones de distribución discontinuos producidos por la variación espacial de las condiciones ambientales que determinan la calidad de sus hábitats. Además, el régimen natural de perturbaciones ("gaps" producidos por la caída de grandes árboles, corrimientos de tierra, inundaciones, incendios, huracanes, etc.) da lugar a cambios continuos en la estructura del territorio generando un paisaje heterogéneo (Hansson *et al.*, 1995). No es este parcelado natural, sin embargo, el que preocupa desde una perspectiva conservacionista, sino su atomización adicional por causa de la acción humana. Una imagen muy familiar, por ejemplo, es la destrucción y fragmentación de los bosques por la expansión de cultivos y pastizales (**Fig. 1**), o la eliminación de los terrenos agrícolas en beneficio de las áreas urbanas. En todos estos casos, las especies de los hábitats en retroceso ven mermar el territorio disponible a la vez que se enfrentan a una creciente atomización de sus poblaciones. Este proceso es tan antiguo como la expansión agrícola de la humanidad, solo que ahora se ha intensificado por una capacidad tecnológica que no conoce barreras. De esta forma, el hombre ha alterado en su propio beneficio la mayor parte de la tierra emergida útil (Loh y Wackernagel, 2004). No ha de extrañar, por tanto, que la reducción y fragmentación de los hábitats naturales o semi-naturales de nuestro planeta, con su secuela de pérdida de especies, esté considerada como una de las amenazas más frecuentes y ubicuas para la conservación de la biodiversidad (Turner, 1996; Fahrig, 2003).

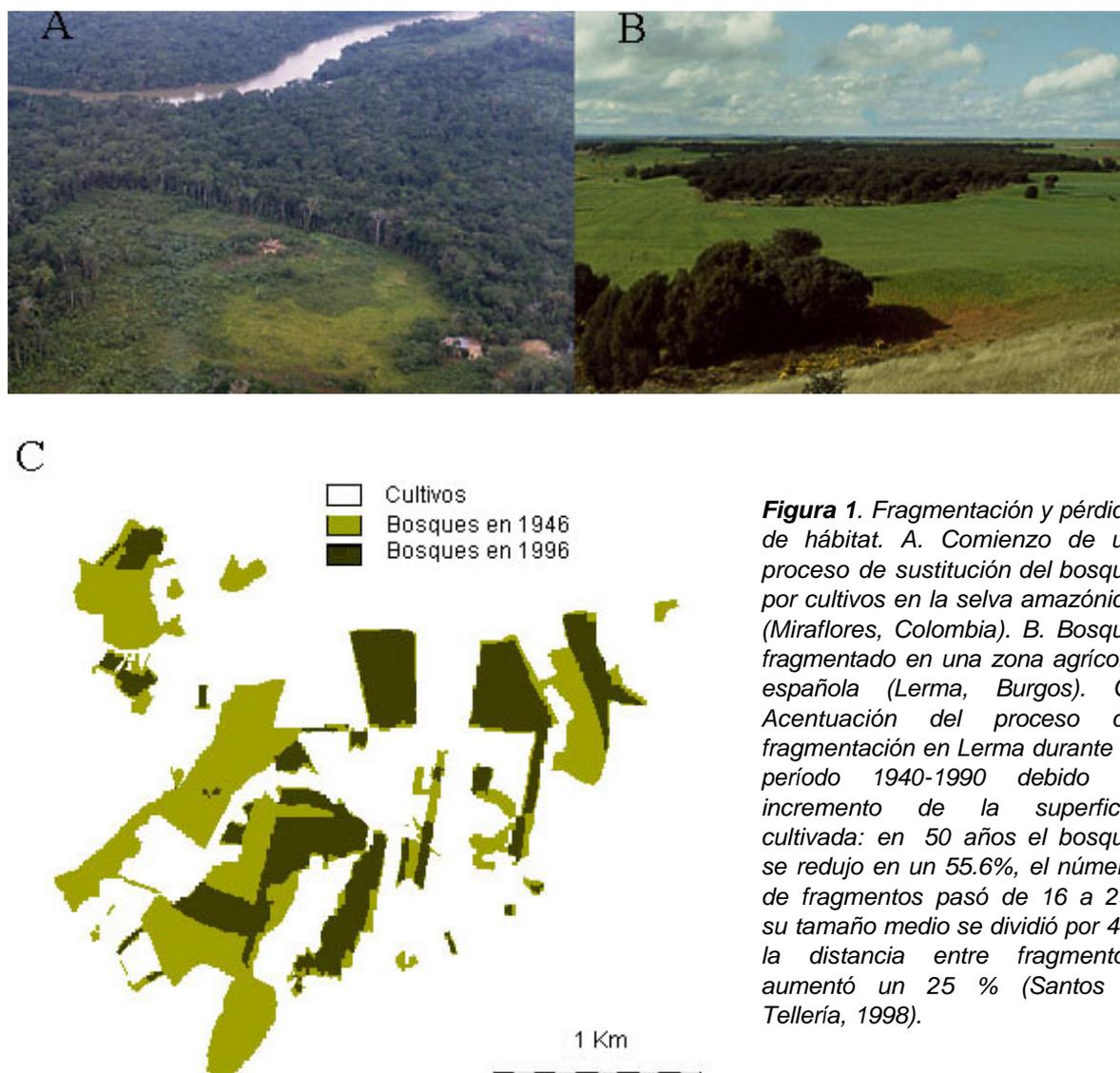


Figura 1. Fragmentación y pérdida de hábitat. A. Comienzo de un proceso de sustitución del bosque por cultivos en la selva amazónica (Miraflores, Colombia). B. Bosque fragmentado en una zona agrícola española (Lerma, Burgos). C) Acentuación del proceso de fragmentación en Lerma durante el período 1940-1990 debido al incremento de la superficie cultivada: en 50 años el bosque se redujo en un 55.6%, el número de fragmentos pasó de 16 a 29, su tamaño medio se dividió por 4 y la distancia entre fragmentos aumentó un 25 % (Santos y Tellería, 1998).

Evolución del paisaje fragmentado

Con la fragmentación y destrucción de un hábitat se produce un cambio progresivo en la configuración del paisaje que puede definirse adecuadamente mediante las tendencias de cinco variables paisajísticas que cambian simultáneamente y que tienen, en conjunto, una incidencia perniciosa sobre la supervivencia de las especies afectadas (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Fahrig, 2003; **Fig. 1 y 2**):

- Una pérdida regional en la *cantidad de hábitat*, con la consiguiente reducción del tamaño de las poblaciones de los organismos afectados. Como consecuencia, disminuye la *densidad regional* de las especies (número de individuos por unidad de superficie en toda la región considerada), un buen índice de su capacidad para restañar extinciones puntuales mediante el aporte de individuos desde sectores menos alterados.
- Una disminución del *tamaño medio* y un aumento del *número de los fragmentos de hábitat* resultantes. Esta tendencia reduce progresivamente el tamaño de las poblaciones mantenidas por cada uno de los fragmentos, aumentando así el riesgo de que alcancen un umbral por debajo del cual son inviábiles.
- Un aumento de la *distancia entre fragmentos*, con la consiguiente dificultad para el intercambio de individuos entre las poblaciones aisladas, así como para reponerse, por recolonización, de una eventual extinción.
- Por último, se produce un aumento de la relación perímetro/superficie y, por consiguiente, una mayor exposición del hábitat fragmentado a múltiples interferencias procedentes de los hábitats periféricos, conocidos genéricamente como "matriz de hábitat". Se da así un creciente *efecto de borde* que origina un deterioro de la calidad del hábitat en regresión, afectando a la supervivencia de las poblaciones acantonadas en los fragmentos.

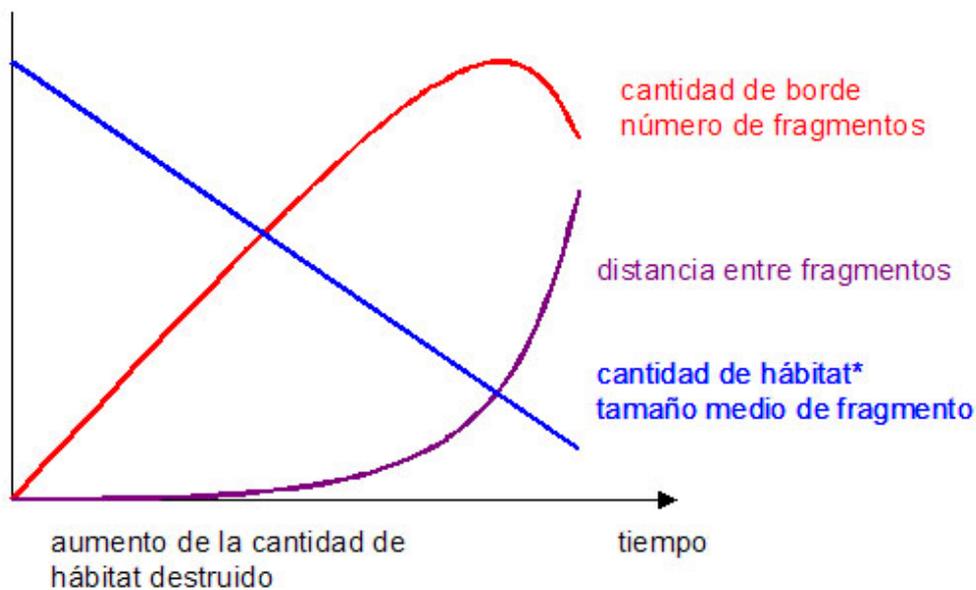


Figura 2. Tendencias de las variables que definen los cambios principales de la configuración del paisaje a lo largo de un proceso de pérdida y fragmentación del hábitat. Por razones de claridad, las variables que muestran la misma tendencia general se han representado juntas. De especial importancia es el incremento no lineal de la distancia entre fragmentos, una medida inversa de la conectividad del paisaje que proporciona la explicación más plausible de que la pérdida de especies en los fragmentos (extinciones locales) se dispare a partir de un cierto umbral en la cantidad de hábitat destruido (Andrén, 1994). *Conforme disminuye la cantidad de hábitat en retroceso se produce un incremento de proporciones inversas del hábitat antrópico que lo sustituye.

Extinción en paisajes fragmentados

Salvo excepciones, las tendencias descritas se manifiestan conjuntamente a lo largo de los procesos de destrucción y fragmentación del hábitat, dando lugar a paisajes en los que, en fases avanzadas, faltan muchas de las especies originales (Andrén, 1994; Fahrig, 2003). A esta pérdida de especies, que no es sino una suma de *extinciones regionales*, se llega a través de dos pasos obvios: 1) una *reducción progresiva de los tamaños de población* en cada uno de los fragmentos de hábitat formados, así como a la escala de todo el paisaje, y 2) una pérdida definitiva de poblaciones en los fragmentos (*extinciones locales*). En suma, la reducción, fragmentación y deterioro del hábitat terminan por producir una atomización de las distribuciones originales en subpoblaciones cada vez más pequeñas y aisladas, sometidas a problemas crecientes de viabilidad genética y demográfica (Frankham, 1995; Hedrick, 2001). Además, no cesa de aumentar el número de trabajos que prueban que en las etapas finales de los procesos de fragmentación las condiciones son tan restrictivas que pueden afectar negativamente a parámetros tales como la condición corporal, el esfuerzo reproductivo (efecto Allee), la estabilidad durante el desarrollo, el comportamiento, etc. (Lens y van Dongen, 1999; Tellería *et al.*, 2001; Tomimatsu y Ohara, 2002; Luck 2003, Díaz *et al.*, 2005). A continuación se describen las hipótesis y mecanismos asociados habitualmente a esta pérdida de especies.

Hipótesis del muestreo: efectos de la densidad de las especies

La reducción en el tamaño de los fragmentos da lugar a una progresiva pérdida de las especies que albergan, tanto más acusada en cuanto menor sea su superficie. Dicha pérdida suele ajustarse a un *patrón encajado* (Patterson y Atmar, 1986); es decir, las especies se pierden según un determinado orden, de modo que cada una de ellas desaparece al alcanzar los fragmentos un umbral de tamaño dado. Este patrón tiene unas implicaciones conservacionistas obvias, ya que la superficie total de hábitat disponible en una región no define por sí solo su capacidad para retener una determinada comunidad de especies. Por ejemplo, 100 fragmentos de 1 ha no reunirán nunca a todas las especies presentes en un fragmento de 100 ha, ya que solo albergarán réplicas del limitado número de aquellas capaces de persistir en ese contexto de fragmentación extrema. La pérdida encajada de especies es, en última instancia, la suma de la respuesta diferencial de cada una de las especies al proceso de fragmentación, y el orden en el que desaparecen es un índice de su vulnerabilidad ante la misma. Aunque dicha vulnerabilidad depende de múltiples factores y varía entre especies, la *hipótesis del muestreo* mantiene que depende básicamente de la *densidad ecológica* de cada especie (densidad en un hábitat dado) y del tamaño de los

fragmentos de hábitat (Connor y McCoy, 1979). Según esta propuesta, con valor de hipótesis nula (Haila, 2002), el número de individuos por unidad de superficie en el hábitat fragmentado determinará la probabilidad de que la especie sea “muestreada” por los fragmentos. De aquí surgen tres predicciones interesantes: a) a un tamaño de fragmento dado, las especies más densas tendrán mayor probabilidad de ser retenidas que las menos densas (**Fig. 3**); b) cualquier especie tendrá su mayor probabilidad de supervivencia en los fragmentos procedentes de los sectores de hábitat con las mayores densidades originales de la misma; y c) cuánto mayor sea un fragmento mayor será su probabilidad de acumular un elevado número de especies, ya que alcanzará el umbral de tamaño requerido para un mayor número de especies de baja densidad (**Fig. 3**). Esta última predicción explicaría, por sí misma, el patrón encajado de pérdida de especies descrito más arriba, ya que las menos densas se pierden antes que las más abundantes (Bolger *et al.*, 1991).

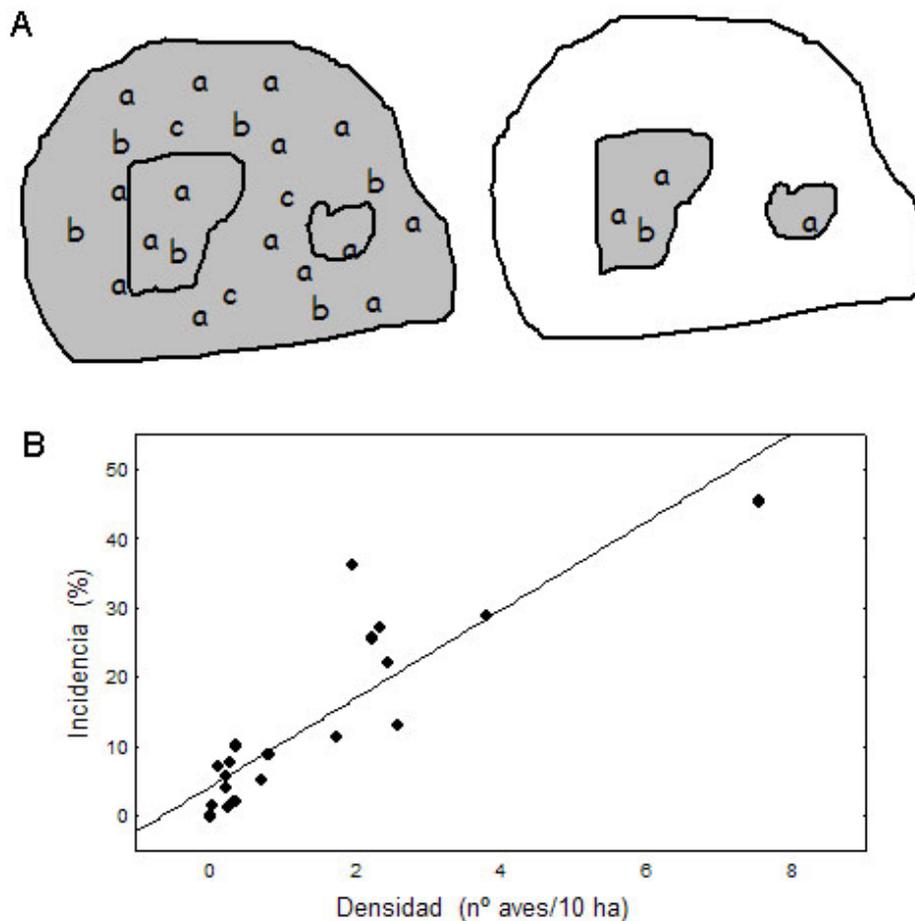


Figura 3. Hipótesis del muestreo. A. Efecto de la densidad ecológica en la retención de especies tras un evento de fragmentación. Antes de la fragmentación, la comunidad está compuesta por 15 individuos de la especie a, 5 de la b y 3 de la c. Solo la especie más abundante (a) ha sido retenida en los dos fragmentos de hábitat que restan tras el evento de fragmentación (derecha), mientras que la más rara ha desaparecido en el nuevo paisaje. A su vez, el fragmento mayor ha retenido más especies que el menor. B. Efecto de la densidad ecológica sobre la distribución de los pájaros forestales en los fragmentos de encinar de las mesetas ibéricas. Obsérvese que la densidad ecológica (en abscisas), estimada en bosques de gran superficie, es un buen predictor de la probabilidad de encontrar a las diferentes especies en los fragmentos (su incidencia, expresada como porcentaje de fragmentos ocupados). La Curruca carrasqueña, *Sylvia cantillans*, la especie más abundante, está presente en cerca del 50 % de los fragmentos, mientras que las especies atlánticas, raras en este hábitat, como el Petirrojo, *Erithacus rubecula*, tienen una incidencia muy baja en los mismos (Tellería y Santos, 1999).

Estas predicciones se cumplen razonablemente bien en muchos casos, por lo que puede afirmarse que la densidad ecológica es un dato muy valioso a la hora de predecir los efectos de la fragmentación del hábitat especie a especie en circunstancias muy variadas. Sin embargo, la hipótesis del muestreo adolece de dos graves carencias teóricas que hacen de ella una herramienta claramente insuficiente. En primer lugar, porque las densidades ecológicas no siempre reflejan la capacidad de una especie para mantenerse en un hábitat independientemente de la configuración espacial del mismo. Sin embargo, como ya se ha expuesto, los paisajes fragmentados se definen por un proceso obligado de *insularización* creciente que, como toda configuración insular (Brown Lomolino, 1998), incrementa en mayor o menor grado las tasas de extinción de las poblaciones afectadas (las aisladas en los fragmentos). En segundo lugar, porque los patrones de ocupación predichos por la densidad ecológica tampoco contemplan los efectos del deterioro de la calidad del hábitat producido por los *efectos de borde*. Los efectos sobre las especies de la insularización y de la pérdida de calidad de hábitat son, sin embargo, extremadamente variables, definiendo un cuadro de susceptibilidad a la fragmentación marcado por la especificidad y multiplicidad de las respuestas (Henle *et al.*, 2004). Estos hechos explican que, en muchos eventos de fragmentación, las especies “capturadas” por los retazos de hábitat supervivientes de acuerdo con la lógica de la hipótesis del muestro sufran con el tiempo un rosario de extinciones que se cebará en las más sensibles al aislamiento y a los efectos de borde.

Teoría insular: importancia de la configuración espacial del paisaje

Dado que los fragmentos son islas de hábitat separadas por un mar de hábitat hostil, la matriz de hábitat, la *teoría de la biogeografía de islas* (MacArthur y Wilson, 1967) es, por derecho propio, el marco natural de explicación de los efectos sobre la biodiversidad de la pérdida y fragmentación del hábitat. De hecho, durante más de veinte años esta teoría ha guiado la mayor parte de la investigación empírica realizada sobre el tema (Haila, 2002) partiendo de dos premisas insulares básicas: 1) existencia de un continente o fuente de colonizadores (p. ej., un gran retazo de hábitat continuo situado en la misma región que los fragmentos de hábitat), y 2) la consideración de la matriz como un hábitat uniformemente hostil que no ofrece ningún recurso a las especies aisladas en los fragmentos. En este escenario, el continente, de magnitud suficiente como para albergar poblaciones viables de todas las especies de la región, suministraría los individuos necesarios para mantener, a través de procesos de recolonización y reforzamiento demográfico, las poblaciones aisladas en los fragmentos de hábitat. Por lo tanto, a igualdad de otras condiciones (calidad de hábitat, capacidad dispersiva de las especies, etc.), el número de especies de un fragmento vendría determinado, de acuerdo con las predicciones de la teoría insular, por su tamaño y por su distancia al continente. De este modo, la configuración del paisaje originada por cada proceso de fragmentación particular, con rasgos tales como la ubicación espacial de grandes manchas de hábitat continuo con relación a los fragmentos formados, y la existencia de un mayor o menor número de fragmentos en situaciones muy alejadas de los continentes, determinará, de acuerdo con los postulados insulares, la proporción final de fragmentos vacíos en cada paisaje fragmentado (es decir, el número de extinciones locales).

El hecho de que muchos paisajes fragmentados no dispongan de una auténtica fuente de colonizadores, así como la realidad de que muchas matrices de hábitat actúen más bien como filtros que como barreras uniformemente hostiles, ofreciendo a numerosas especies una cierta cantidad de recursos que facilitan el tránsito entre fragmentos, ha estimulado la entrada de la *teoría de metapoblaciones* y de la *teoría ecológica del paisaje* como hipótesis alternativas a la teoría insular (véase la revisión de Hanski, 1998). Sólo se comentará la primera, mucho más flexible en su aplicación a los escenarios reales producidos por los procesos de fragmentación. La idea de metapoblación (población de poblaciones; formulada por Levins, 1970) propone un escenario cada día más frecuente en aquellas regiones donde los hábitats naturales han quedado reducidos a un archipiélago de pequeños retazos. En estas situaciones de fragmentación extrema no queda ya ningún gran fragmento que pueda ser identificado como fuente de colonizadores potenciales. Este modelo propone, en consecuencia, la existencia de una población de poblaciones asentada en una serie fragmentos de hábitat y sometida a una dinámica de extinciones y recolonizaciones; mientras esta dinámica tenga un balance positivo, la persistencia de la metapoblación está asegurada. La probabilidad de recolonización de un fragmento tras un evento de extinción dependerá de su distancia media al resto de los fragmentos que configuran la metapoblación, así como del porcentaje de los mismos ocupado por la especie en cuestión.

Efectos de borde: importancia de la calidad del hábitat

La disminución del tamaño de los fragmentos se asocia a un incremento inevitable de la relación perímetro/superficie regido por reglas de geometría básica. Se crea así en todos los fragmentos una banda perimetral de hábitat con condiciones adversas para muchas de las especies allí acantonadas; es decir, se produce una zonificación (**Fig. 4**) en un hábitat de borde (de baja calidad) y un hábitat de interior (de alta calidad). La pérdida de calidad se debe a la incidencia de múltiples factores físicos y bióticos que proceden de la matriz de hábitat, por lo que es fácil de comprender que la matriz y los efectos de borde crecen simultáneamente en todos los procesos de fragmentación, con graves consecuencias para la supervivencia de las poblaciones afectadas (Janzen, 1983; 1986; Murcia, 1995; Ries *et al.*, 2004; Fletcher, 2005).

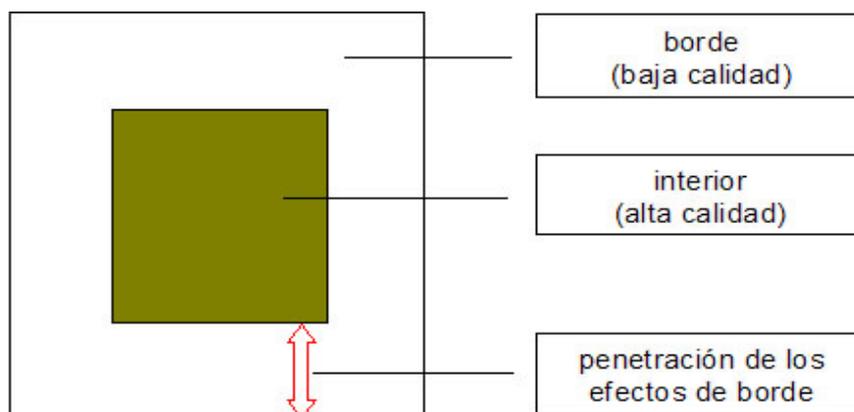


Figura 4. Zonificación del hábitat de un fragmento como resultado del efecto de borde. La proporción entre hábitat de alta y baja calidad variará para cada tipo de efecto y tipo de organismo con la forma y el tamaño del fragmento. Para un efecto y forma dados, la penetración se incrementa al disminuir el tamaño, paralelamente al aumento de la relación perímetro/área. Como los efectos penetran por la frontera del fragmento, su magnitud relativa depende de esta relación. Por tanto, el efecto de borde podría definirse como el conjunto de procesos asociados al incremento de la relación perímetro/área que se produce con el avance de la fragmentación del hábitat. Estos procesos afectan gravemente a la calidad del hábitat y provocan una pérdida de especies.

Procesos físicos. Estos efectos son tanto mayores cuanto mayor sea el contraste entre la matriz de hábitat y el hábitat fragmentado. Así, por ejemplo, las matrices agrícolas alteran drásticamente las condiciones microclimáticas de los fragmentos forestales a los que rodean: aumento de la insolación, intensidad lumínica, evaporación y consiguientemente de la sequedad del suelo, de la exposición al viento y a muy diversos agentes contaminantes que llegan por el suelo o el aire, etc. (Saunders *et al.*, 1991). Estos efectos generan una pérdida de las condiciones homeostáticas propias del interior de los hábitats arbolados, penetrando unas tres veces la altura del arbolado (150 m en bosques tropicales; Murcia, 1995). Por tanto, en fragmentos muy pequeños, bajo un determinado umbral de tamaño, estos efectos modificarán las condiciones ambientales de todo el bosque, afectando a todos aquellos organismos que requieran el mantenimiento de unas condiciones forestales más o menos estrictas.

Procesos bióticos. El incremento del borde asociado a la geometría de los paisajes fragmentados favorece la invasión de los fragmentos por muchas especies generalistas propias de las matrices de hábitat, o bien de sectores del propio hábitat sometidos a algún tipo de perturbación natural. Estos procesos invasivos afectarán tanto a la supervivencia de las especies directamente afectadas (a través de interacciones tales como la depredación y la herbivoría, la competencia por diversos recursos, etc.) como a sus potenciales funciones ecosistémicas (polinización, dispersión de semillas, etc.), generando cadenas de extinciones locales (Aizen y Feisinger, 1994, Tallmon *et al.*, 2003). Un caso típico de *efecto biótico directo* (o primario; Janzen, 1986) es el incremento de la depredación en los bordes de los fragmentos forestales debido a un aumento de los depredadores generalistas (córvidos, roedores, algunas especies de serpientes, etc.; Chalfoun *et al.*, 2002) propiciado por los recursos generados en la matriz de hábitat. De hecho, desde que Wilcove (1985) apuntara la existencia de altas tasas de extinción local en muchos pájaros migradores por la elevada presión de depredación de sus nidos en los bosques fragmentados de Norteamérica, no han dejado de acumularse evidencias en este sentido (Stephens *et al.*, 2003).

En otros casos, el consumo de las plantas o de sus propágulos por ciertas especies invasoras que medran en la matriz de hábitat da inicio a una cascada de efectos interactivos que Janzen (1986) ha denominado *efectos bióticos indirectos* (secundarios). Así, el consumo de propágulos reproductivos afectará al reclutamiento de la planta afectada, pero además puede generar bucles adicionales que disminuyan todavía más dicho reclutamiento si, por ejemplo, se establece una interacción competitiva con algún mutualista de la planta por el recurso, como con los dispersantes frugívoros en el caso de los frutos. Un ejemplo de esta naturaleza se da en los fragmentos de encinar inmersos en los cultivos cerealistas del centro de España, que se ven invadidos durante el otoño-invierno por elevadas concentraciones de ratones (*Apodemus sylvaticus*) procedentes de la matriz agrícola. El resultado es un incremento dramático de las tasas de mortalidad de los propágulos reproductivos de la sabina albar (*Juniperus thurifera*) y la encina (*Quercus ilex*), las principales especies arbóreas de estos fragmentos forestales, y un descenso equivalente del reclutamiento de ambas especies, que puede incluso llegar a colapsarse en fragmentos muy pequeños (Santos y Tellería, 1997; Santos *et al.*, 1999). Es posible, además, que ocurra un desplazamiento de los zorzales (*G. turdus*), principales dispersantes de la sabina, como resultado de un mecanismo de competencia por explotación, en cuyo caso la planta recibiría daños adicionales al ver disminuidos los servicios dispersivos prestados por los zorzales.

Recientemente se ha visto que algunas de estas cadenas de efectos pueden penetrar varios kilómetros en el interior de hábitats vírgenes, llegando a colapsar, por ejemplo, el reclutamiento de muchas especies de árboles tropicales en reservas de hasta 90.000 ha (Laurance, 2000). Aunque todavía escasas, estas evidencias apuntan una escala de acción regional de estos efectos en bastantes procesos de fragmentación, un extremo magistralmente advertido por Janzen veinte años atrás (1983, 1986), así como la preocupante posibilidad de que se necesiten reservas de tamaño mucho mayor al habitual para la conservación de muestras de biodiversidad auténticamente vírgenes (de hasta 650.000 ha en los ejemplos comentados por Laurance, 2000).

Conclusiones y prioridades para una agenda de investigación

Tras casi tres décadas en el punto de mira de las preocupaciones y del esfuerzo de la investigación conservacionista (Fazey *et al.*, 2005), existe una conciencia clara de que la fragmentación y la pérdida del hábitat es uno de los procesos antrópicos con efectos más devastadores sobre la biodiversidad (Laurance y Bierregaard, 1997; Fahrig, 2003). Desgraciadamente, la comprensión de los mecanismos implicados va por detrás de esta convicción, hasta el punto de que la teoría disponible es todavía insuficiente para proporcionar herramientas eficaces para la gestión del problema (Haila, 2002; McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003; Melbourne *et al.*, 2004; Ries *et al.*, 2004). De hecho, a pesar de esta situación de urgencia, las investigaciones realizadas hasta la fecha adolecen de un marcado sesgo hacia los tópicos y formatos originales de estudio: vertebrados frente a invertebrados, aves frente a otros animales, árboles frente a otros taxones vegetales; bosques frente a otros tipos de hábitats; localidades templadas y tropicales frente a otras; escala de borde y fragmento frente a escala de paisaje; seguimientos de corta duración frente a estudios a largo plazo, etc. (McGarigal y Cushman, 2002; Santos, 2004).

Faltan, por tanto, estudios que amplíen el escenario de estudio a otros taxones, hábitats y latitudes, y, más aún, un cambio profundo en los diseños y en los planteamientos seguidos hasta la fecha si se quiere adquirir una comprensión adecuada de las respuestas de las especies (Bierregaard *et al.*, 1997; McGarigal y Cushman, 2002; Melbourne *et al.*, 2004). A este respecto, cabe señalar como prioritarias una serie de directrices, sin duda muy parciales, sobre las que ya existe un razonable acuerdo entre la comunidad científica:

- Entre estas directrices cabe quizás resaltar la necesidad de un cambio en la escala de estudio, algo que se viene reclamando desde hace largo tiempo y que cuenta con el apoyo creciente de numerosas aportaciones teóricas y empíricas (Chalfoun *et al.*, 2002; Fahrig, 2003; Stephens *et al.*, 2003; Lloyd *et al.*, 2005). Estos y otros estudios han demostrado que la escala más adecuada para la detección de muchos de los efectos causados por la fragmentación es una combinación de escala espacial de paisaje con una temporal de varios años de estudio (evitada en muchos casos por su alto coste en tiempo y recursos), sin duda porque la fragmentación es un proceso que ocurre a escala de paisaje y porque sus efectos, en especial los de borde, suelen operar con un retraso notable.
- Otro aspecto importante es la identificación de respuestas umbrales, defendidas por una hipótesis que propone que los efectos de la fragmentación no son lineales, sino que se multiplican al llegar a un cierto porcentaje de hábitat destruido, el *umbral crítico*, a partir del cual las extinciones locales se disparan (Andrén, 1994). Aunque la generalidad este proceso es todavía materia de discusión (véase, p. ej., los resultados contrarios obtenidos por Lindenmayer *et al.*, 2005, y Radford *et al.*, 2005), es evidente la necesidad de conocerlo mejor para evitar, en lo posible, alcanzar los umbrales que desencadenan este tipo de respuesta.
- Una necesidad evidente es la aproximación a los postulados de la ecología del paisaje mediante la realización de estudios que incluyan el uso de la matriz hábitat, un elemento paisajístico obviado en los diseños clásicos, pero que parece tener una importancia clave para la subsistencia de todas aquellas especies que tienen cierta capacidad para moverse en el mismo y utilizar algunos de sus recursos (Van der Ree *et al.*, 2003; Viveiros de Castro y Fernandez, 2005). De hecho, hay estudios antiguos que sugieren que la tolerancia a la matriz es el determinante principal de la vulnerabilidad a la extinción para amplios grupos de animales (Laurance, 1991)
- Parece interesante aumentar el esfuerzo de estudio de organismos con respuestas rápidas a la fragmentación del hábitat y fácilmente muestreables, como los insectos, y que cuentan además con ventajas tan relevantes para la conservación de la biodiversidad como una altísima riqueza de especies y de endemismos locales y un papel destacado en el funcionamiento de los ecosistemas (Bierregaard *et al.*, 1997; Didham *et al.*, 1998; Tschamtkke *et al.*, 2002).
- Habría que abordar en una amplia muestra de organismos la evaluación de la importancia relativa y los plazos de acción de los factores genéticos y demográficos como causas últimas de extinción local, así como sus posibles interacciones (Awise, 1995)
- Finalmente, también parece interesante explorar el campo de las respuestas a la fragmentación “guiadas” por mecanismos comportamentales, una posibilidad prevista desde hace tiempo, y probablemente muy extendida entre especies animales con conductas complejas, en especial si cuentan con organización colonial y claves de selección de hábitat basadas en la atracción por conespecíficos (Reed y Dobson, 1993; Tellería *et al.*, 2001).

Referencias

- Aizen, M.A. y Feisinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- 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.
- Avise, J.C. 1995. Mitochondrial DNA polymorphism and a connection between genetics and demography of relevance to conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 686-690.
- Bierregaard, R.O. et al. 1997. Key priorities for the study of fragmented tropical ecosystems. En: Laurance, W.F.; Bierregaard, R.O. (eds.), *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*: 515-525. Univ. Chicago Press.
- Bolger, D.T., Alberts, A.C. y Soulé, M.E. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *American Naturalist* 137: 155-166.
- Brown, J.H. y Lomolino, M. 1998. *Biogeography*. Second Edition. Sinauer.
- Chalfoun, A.D., Thompson III, F.R. y Ratnaswamy, M.F. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16: 306-318.
- Connor, E.F. y McCoy, E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationships. *American Naturalist* 113: 791-833.
- Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Tellería, J.L., Carbonell, R. y Santos, T. 2005. Reproductive investment of a lacertid lizard in fragmented habitat. *Conservation Biology* 19: 1578-1585.
- Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P. y Stork, N. E. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68: 295-323.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Fazey, I., Fischer, J. y Lindenmayer, D.B. 2005. What do conservation biologists publish? *Biological Conservation* 124: 63-73.
- Fletcher, R.J. Jr., 2005. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 74: 342-352.
- Frankham, R., 1995. Conservation Genetics. *Annual Review of Genetics* 29: 305-327.
- 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.
- Hansson, L., Fahrig, L. y Merriam, G. 1995 (eds.). *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman & Hall.
- Hedrick, P.W. 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 629-636.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. y Settele, J.. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207-251.
- Janzen, D.H. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41: 402-410.

- Janzen, D.H. 1986. The eternal external threat. En: M.E.Soulé (ed.), *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*: 286-303. Sinauer, Sunderland
- Laurance, W.F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in australian tropical rain forest mammals. *Conservation Biology* 5: 79–89.
- Laurance, W. F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 134-135.
- Laurance, W.F. y Bierregaard, R.O. (eds.) 1997. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Univ. Chicago Press.
- Lens, L. y van Dongen, S. 1999. Evidence for organism-wide asymmetry in five bird species of a fragmented afro-tropical forest. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 1055-1060.
- Levins, R. 1970. Extinction. En : *Lectures on Mathematical Analysis of Biological Phenomena*: 75-107. Annals of New York Academy of Sciences Vol. 231.
- Lindenmayer, D.B., Fisher, J. y Cunningham, R.B. 2005. Native vegetation cover thresholds associated with species responses. *Biological Conservation* 124: 311-316.
- Lloyd, P., Martin, T.E., Redmond, R.L., Langner, U y Hart, M.M. 2005. Linking demographic effects of habitat fragmentation across landscapes to continental source-sink dynamics. *Ecological Applications* 15: 1504-1514.
- Loh, J. y Wackernagel, M. (eds.). 2004. *Informe Planeta Vivo 2004*. WWF, Gland.
- Luck, G.W. 2003. Differences in the reproductive success and survival of the rufous tree creeper (*Climacteris rufa*) between a fragmented and unfragmented landscape. *Biological Conservation* 109: 1-14.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.Jersey.
- McGarigal, K. y Cushman, S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12: 335-345.
- Melbourne, B. A, Davies, K. F., Margules, C. R., Lindenmayer, D. B., Saunders, D. A., Wissel, C. y Henle, K. 2004. Species survival in fragmented landscapes: where to from here. *Biodiversity and Conservation* 13: 275-284.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Patterson, B.D. y Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of Linnean Society* 28: 65-82.
- Radford, J.Q., Bennett, A.F. y Cheers, G.J. 2005. Landscape-level-thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317-337.
- Reed, J.M. y Dobson, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 253-256.
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J. y Sisk, T. D. 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491–522
- Santos, T. 2004. Aves y paisaje: respuesta de las comunidades de aves a la pérdida y fragmentación del hábitat. En: J.L.Tellería (ed), *La Ornitología hoy. Homenaje al profesor Francisco Bernis Madrazo*: 191-222. Editorial Complutense, Madrid.
- Santos, T. y Tellería, J.L. 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects as seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.
- Santos, T. y Tellería, J.L. 1998. *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados de las mesetas ibéricas*. MIMA, Madrid.

- Santos, T., Tellería, J.L. y Virgós, E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. y Margules, C.R.. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5: 18-32
- Stephens, S. E., Koons, D.N., Rotella, J.J. y Willey, D.W. 2003. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 115: 101-110.
- Tallmon, D.A., Jules, E.S., Radke, N.J. y Mills, L.S. 2003. Of mice and men and trillium: cascading effects of forest fragmentation. *Ecological Applications* 13: 1193-1203.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 1999. Distribution of birds in fragments of Mediterranean forests: the role of ecological densities. *Ecography* 22: 13-19.
- Tellería, J.L., Virgós, E., Carbonell, R., Pérez-Tris, J. y Santos, T. 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* 95: 253-264
- Tomimatsu, H. y Ohara, M.. 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* 16:1277-85.
- Tscharntke, T., Stefan-Dewenter, I., Kruess, A. y Thies, C. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation on insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* 12: 354-363.
- Turner, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-205.
- Van der Ree, R., Bennett, A.F. y Gilmore, D.C. 2003. Gap-crossing by gliding marsupials: thresholds for use of isolated woodland patches in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 115: 241-249.
- Viveiros de Castro, E.B. y Fernandez, F.A.S. 2005. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 119: 73-80
- Wilcove D.S.1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66: 1211-1214.