

A E E T

ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTREEcosistemas 23(1):13-20 [Enero-Abril 2014]
Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.03Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.

MONOGRÁFICO:

**Perspectivas en Macroecología: teoría y métodos para
la exploración de patrones y procesos ecogeográficos**

ecosistemas

REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

Impacto humano y riqueza de especies de vertebrados terrestres: una revisión a diferentes escalas macroecológicas

E.J. Torres-Romero^{1,*}, M.Á. Olalla-Tárraga^{2,*}

(1) Programa de doctorado, Departamento de Ecología en la Universidad de Alcalá, 28871 Alcalá de Henares, Madrid, España.

(2) Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Madrid, España

* Autores de correspondencia: E.J. Torres-Romero [ejtr23@hotmail.com] y M.Olalla-Tárraga [miguel.olalla@urjc.es]

> Recibido el 11 de noviembre de 2013, aceptado el 23 de febrero de 2014.

Torres-Romero, E.J., Olalla-Tárraga, M.A. 2014. Impacto humano y riqueza de especies de vertebrados terrestres: una revisión a diferentes escalas macroecológicas. *Ecosistemas* 23(1):13-20. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.03

El impacto humano es una variable fundamental en biogeografía de la conservación. Para explorar su efecto sobre la riqueza de especies revisamos la literatura científica para vertebrados terrestres (anfibios, reptiles, mamíferos y aves) sobre este tema. Se realizó una búsqueda de bibliografía en inglés para el período 2000-2013 en la base de datos "ISI Web of Knowledge" filtrando por palabras claves. Analizamos la distribución de publicaciones por área biogeográfica, la influencia del tamaño de grano, extensión geográfica, grupo taxonómico y del signo de los coeficientes de correlación impacto humano-riqueza de especies. Encontramos 30 publicaciones que cumplían nuestros criterios de búsqueda. Estas se concentran mayoritariamente en el Paleártico. Aves y mamíferos son los grupos con mayor disponibilidad de publicaciones. Los estudios más frecuentes se ubican a una extensión regional y continental. Por último, la distribución de frecuencias de las correlaciones entre impacto humano y riqueza de especies muestra que dominan las correlaciones positivas, sobre todo a extensiones amplias. A tamaño de grano <1000 km², encontramos una correlación negativa dominante, que podría estar mediada por procesos de pérdida y fragmentación de hábitat o cambios del uso del suelo. Estos resultados sirven para orientar aquellas regiones biogeográficas, grupos taxonómicos y escalas que precisan de mayor atención a la hora de planificar estudios futuros, que serán de vital interés para comprender las respuestas de la biodiversidad ante escenarios de cambio global.

Palabras clave: accesibilidad humana; biodiversidad; correlación impacto humano-riqueza de especies; densidad de población humana; huella humana; regiones biogeográficas.**Torres-Romero, E.J., Olalla-Tárraga, M.A. 2014. Human impact and species richness of terrestrial vertebrate: a review at different macroecological scales. *Ecosistemas* 23(1):13-20. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.03**

Human impact is a fundamental variable in conservation biogeography. To explore its effect on species richness, we reviewed the scientific literature for terrestrial vertebrates (amphibians, reptiles, mammals and birds) on this topic. The search was conducted using literature in English for the period 2000-2013 in the "ISI Web of Knowledge" database and filtering keywords. We analyze the distribution of publications by biogeographical area, the role of grain size, geographical extent, taxonomic group and the sign of the correlation coefficients in the relationships between humans-species richness. We found 30 publications that met our criteria. These are mainly concentrated in the Palearctic. Birds and mammals are the groups with higher availability of publications. Most studies are found at regional and continental level. Finally, the frequency distribution of correlations between human impact and species richness shows that positive correlations dominate at large scales. At a grain size <1000 km², we find a dominantly negative correlation, which could be mediated by processes of habitat loss and fragmentation and/or land use changes. These results will serve to orient future studies to be focused on those biogeographic regions, taxonomic groups and scales that remain underrepresented and of vital interest to understand the responses of biodiversity to global change scenarios.

Keywords: biodiversity; biogeographic realms; human accessibility; human footprint; human population density; human impact-species richness correlation.

Introducción

La macroecología surge como un programa de investigación interesado en estudiar los patrones de organización de los ensamblajes de especies a grandes escalas espaciales (Brown y Maurer 1989). Siendo la especie la unidad fundamental de estudio y conociendo algunas de sus características ecológicamente relevantes (por ejemplo masa corporal, área de distribución geográfica o abundancia poblacional), se persigue comprender qué factores (bióticos o abióticos, actuales o históricos) determinan las dinámicas espaciales y temporales en la composición, estructura y ensamblaje de

las biotas regionales y continentales. Uno de los patrones clásicos estudiados por los macroecólogos es el gradiente latitudinal de riqueza de especies, para el cual se han sugerido una variedad de posibles explicaciones ecológicas, evolutivas, históricas y geográficas (véase por ejemplo Currie 1991; Hawkins et al. 2003; Wiens y Donoghue 2004). Una hipótesis menos estudiada para explicar los patrones de riqueza de especies se refiere a la importancia de los impactos humanos (Balmford et al. 2001; Araujo 2003).

En los últimos 12 000 años el hombre ha sido uno de los principales motores de cambio de la biodiversidad y, en la actualidad, podríamos encontrarnos en medio de la extinción Holocénica (la

sexta gran extinción masiva de especies en los últimos 540 millones de años) cuyo origen es eminentemente antropogénico (Leakey y Lewin 1992; Dirzo y Raven 2003; Barnosky et al. 2011). Explorar la relevancia del efecto humano sobre la riqueza de especies sigue entrañando una gran dificultad, en gran parte debida a la complejidad de variables que existen para evaluar la actividad humana y sus múltiples y variados impactos. A nivel regional, algunos autores han recurrido a censos de población humana para valorar sus posibles impactos sobre la riqueza de especies (por ejemplo, Rangel et al. 2007; López-Arévalo et al. 2011). Asimismo, otros investigadores han utilizado imágenes de satélite para estimar el número de habitantes por km² para un área concreta y así tratar de determinar posibles vínculos entre densidad de población humana y riqueza de especies (por ejemplo, Araújo 2003; Barbosa et al. 2013). Finalmente, algunos estudios recientes han empleado estimadores de impacto humano más completos, tales como la Huella Humana de Sanderson et al. (2002) y la Accesibilidad Humana (Nelson 2008) para estudiar su correlación con la riqueza de especies (véase por ejemplo Fløjgaard et al. 2011; Fjeldsa y Burgess 2008; Torres-Romero y Olalla-Tárraga, datos sin publicar). Aunque existan diferentes métricas para estimar los niveles de presión antrópica, existe un objetivo común para este tipo de trabajos: conocer el grado de asociación entre impacto humano y riqueza de especies para orientar, en su caso, posibles medidas de conservación de la biodiversidad a diferentes escalas espaciales.

La detección de patrones de riqueza de especies y el estudio de procesos subyacentes suele ser dependiente de la escala espacial de análisis (Turner y Tjørve 2005, Willig et al. 2003), por lo que las investigaciones sobre la relación impacto humano-riqueza de especies se han realizado a diferentes escalas espaciales. El concepto de escala espacial se ha usado tradicionalmente en macroecología para referirse indistintamente al tamaño de grano y a la extensión geográfica del estudio (Rahbek 2005). Mientras que el tamaño de grano está vinculado a la escala de muestreo y se refiere a la unidad mínima de resolución espacial que utilizamos en un estudio (por ejemplo, celdas de una retícula geográfica, transectos o parches de paisaje) (ver Levins 1968), la extensión se define como la dimensión espacial máxima cubierta por el muestreo (García 2006). Los trabajos macroecológicos suelen abarcar extensiones geográficas a nivel regional, nacional, multinacional, continental y global (ver Beck et al. 2012). De aquí en adelante vamos a utilizar el término escala espacial para referirnos al tamaño de grano (o resolución espacial) y la extensión geográfica.

Históricamente, la distribución geográfica de la densidad de población humana (DPH) ha estado estrechamente relacionada con el entorno cambiante de la biodiversidad y ha mostrado un efecto significativo sobre la riqueza de especies. Por tanto, el estudio de las relaciones entre impacto humano y riqueza de especies es un paso útil en la comprensión de la complejidad de ambos entornos. Con este fin, ha existido un gran interés en documentar la coincidencia espacial entre DPH y riqueza de especies para diferentes grupos taxonómicos y regiones biogeográficas. Por ejemplo, numerosas publicaciones han mostrado que DPH se correlaciona positivamente con la riqueza de especies para vertebrados terrestres africanos (Balmford et al. 2001), en Europa (Araújo 2003), Australia y Norte América (Luck et al. 2004, 2010) o para toda una clase taxonómica (Mammalia) a extensión global y regiones biogeográficas (Torres-Romero y Olalla-Tárraga, datos sin publicar). Sin embargo, Pautasso (2007) y Beck et al. (2012) sugieren que podría existir un efecto de la escala espacial de análisis (extensión geográfica y tamaño de grano), de tal manera que cabría esperar que la relación negativa entre impacto humano y riqueza de especies fuese más fácilmente detectable a extensiones regionales, y contrariamente una correlación positiva a extensiones más amplias (por ejemplo, continentales y/o globales). Esta relación negativa suele estar mediada por procesos de pérdida y fragmentación de hábitat, cambios del uso del suelo, o fenómenos de competencia por espacio (Koh et al. 2006; Pillsbury y Miller 2008; López-Arévalo et al. 2011). Dicho de otro modo, DPH suele estar asociada con la distribución espa-

cial de la disponibilidad de recursos y, por tanto, los seres humanos tienden a ocupar sitios más productivos originando un impacto sobre la biodiversidad de esa región.

En este contexto, la importancia de DPH frente a la distribución espacial de la riqueza de especies ha sido especialmente documentada para tetrápodos (McKee et al. 2003; Ding et al. 2006; Ficetola y Padoa-Schioppa 2009; Luck et al. 2004, Barbosa et al. 2013) que, por lo general, acaparan la mayor parte de la atención en la literatura macroecológica (Beck et al. 2012). Para poder explicar la relación hombre-riqueza de especies no es sólo importante documentar el grado de congruencia espacial entre DPH y riqueza de vertebrados terrestres, sino evaluar posibles modificaciones en esta relación con cambios en la escala espacial de los análisis. Asimismo, incorporar métricas (variables proxy) de impacto humano más completas que DPH, se ha convertido en una prioridad en trabajos recientes sobre esta temática (Fjeldsa y Burgess 2008; Fløjgaard et al. 2011; Torres-Romero y Olalla-Tárraga, datos sin publicar).

En este trabajo se revisa la literatura sobre la relación entre impacto humano y riqueza de especies de vertebrados terrestres a escalas macroecológicas y se realiza una evaluación cuantitativa de estos estudios para sintetizar nuestro conocimiento actual sobre la importancia relativa del efecto humano sobre dichos patrones. Se han usado vertebrados terrestres (anfibios, reptiles, mamíferos y aves) como principales indicadores de la respuesta de la biodiversidad a la presión antrópica. Específicamente se persigue conocer: 1) cuáles son las regiones biogeográficas con mayor disponibilidad de estudios que evalúan la relación impacto humano-riqueza de especies 2) cómo están representados los diferentes grupos taxonómicos para cada región biogeográfica y cuál es el taxón que ha recibido una mayor atención en cada caso, 3) identificar cuál es la escala espacial (extensión geográfica y tamaño de grano) que predomina en estos estudios, y 4) saber cuál es el signo dominante de la relación entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres.

Materiales y métodos

En primer lugar realizamos una búsqueda bibliográfica en la base de datos "ISI Web of Knowledge" (<https://www.accesowok.fecyt.es/>), para localizar artículos científicos que estudian la correlación entre impacto humano y riqueza de especies. Para ello usamos como términos de búsqueda: "species richness" junto con "human population density" o alguna palabra estrechamente relacionada con este término (*human impact, human influence, human activity, human population, human settlements, human access, human pressures, human accessibility, and human density*). Una vez seleccionado un grupo inicial de trabajos se descartaron aquellos que no estudiaban vertebrados terrestres. Cabe mencionar que la variable que más frecuentemente se usa como proxy para impacto humano es DPH, aunque más recientemente han sido incorporadas a estos análisis variables más elaboradas como la Huella Humana (Sanderson et al. 2002) y la Accesibilidad Humana (Nelson 2008). Mientras que la Huella Humana es un índice compuesto a partir de datos de densidad de población humana, transformación del suelo, infraestructura eléctrica y vial (Sanderson et al. 2002), la Accesibilidad Humana es una combinación de capas de sistemas de información geográfica (SIG), y se calcula utilizando un algoritmo de coste-distancia. Esta última variable se estima como un cálculo del tiempo de viaje entre dos puntos usando medios de transporte terrestres y/o acuáticos (Nelson 2008). El alcance de la revisión se limitó a los artículos publicados en inglés entre el año 2000 al 2013, con el objetivo de obtener un mejor enfoque de lo que se ha realizado en la última década. Aunque existen algunos trabajos sobre esta temática publicados antes del año 2000 (Stedman 1993; Cannaday 1997), el estudio de las relaciones entre impacto humano y riqueza de especies a grandes escalas en esa época era aún incipiente y la mayor parte de las contribuciones surgen en la última década. Este período coincide, a su vez, con el interés creciente en el mundo científico por la aproximación macroecológica en el ámbito de la ecología (Beck et al. 2012).

Para cada artículo seleccionado en la revisión literaria se obtuvieron los siguientes datos de las variables de interés: localidad, región biogeográfica, extensión geográfica del estudio, tamaño de grano, grupo taxonómico, tipo de variable de impacto humano y su correlación con la riqueza de especies, así como el nivel de significación. La mayor parte de los trabajos se realizaron usando como unidad muestral celdas en mallas rectangulares, para las cuáles se calculó el área promedio como estimación del tamaño de grano. Para los casos restantes (por ejemplo, estudios comparativos entre reservas naturales, ecorregiones o áreas urbanas) en los que no se reportó la superficie de las unidades muestrales, se recopilaron estos datos de forma independiente y se realizó un cálculo del promedio de superficie para todas ellas. Para interpretar la magnitud y el signo de la relación entre impacto humano y riqueza de especies seleccionamos aquellos estudios que proporcionaron una medida de correlación bivariada (r de Pearson, Kendall o Spearman). Puesto que la mayor parte de los trabajos no facilitaron un nivel de significación para estas correlaciones, decidimos agrupar estos valores de acuerdo con la siguiente clasificación: a) Positiva, cuando la correlación era positiva con $r > 0.1$, b) Negativa, cuando la $r < -0.1$, y c) No Relación, cuando $-0.10 \leq r \leq 0.10$. Se realizaron análisis complementarios usando valores de umbral de 0.2 y 0.3 para estimar posibles efectos de la elección arbitraria de este valor sobre nuestros resultados (véase material suplementario). El uso de estos tres valores de umbrales de correlación (0.1, 0.2 y 0.3) produce resultados similares, por lo que sólo se presentan los obtenidos para 0.1.

En algunos casos (Lan y Dunbar 2000; Mittermeier et al. 2003), no fue posible obtener directamente la correlación entre impacto humano y riqueza de especies, pero esas mismas fuentes aportaron datos suficientes que nos permitieron realizar el cálculo. Se usaron las categorías propuestas por Beck y colaboradores (2012) para agrupar los trabajos en función de la escala espacial (tamaño de grano y extensión geográfica). Finalmente, descartamos los estudios que no permitieron obtener alguna de estas informaciones en el formato adecuado para el análisis cuantitativo. Para evitar pseudorreplicación, si dos artículos estudiaban el mismo grupo taxonómico para la misma región y con la misma escala espacial se optó por incluir únicamente el más reciente de ellos en los análisis.

Para visualizar los patrones de distribución espacial de los diferentes estudios sobre la asociación entre impacto humano y riqueza de especies y representar la distribución del total de estudios por grupo taxonómico, realizamos en primer lugar un mapa a escala global usando el software ArcGIS 10.0. Posteriormente usamos diferentes técnicas de representación gráfica (histogramas, diagramas sectoriales y de burbujas) para estudiar las relaciones entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres.

Resultados

Encontramos 30 artículos científicos que cumplían nuestros criterios de búsqueda, de los cuáles descartamos uno (Diniz-Filho et al. 2006), debido a que los mismos datos son analizados posteriormente en Rangel et al. (2007). A pesar de que no todas estas publicaciones están específicamente diseñadas con el único objetivo de reportar la relación entre impacto humano y riqueza de especies, estos 29 estudios nos permitieron identificar las variables de interés para nuestro análisis (Tabla 1). El patrón de distribución de estudios por región biogeográfica muestra que la mayor concentración se localiza en el Hemisferio Norte (Paleártico y Neártico), seguido por la región Afrotrópica, mientras que en el Neotrópico y la región Oriental existe un menor número de estudios, que son especialmente escasos para el caso de Australia (Fig. 1). Nuestros resultados identifican consistentemente a las aves y mamíferos como los dos grupos taxonómicos con mayor disponibilidad de estudios, con 18 y 15 respectivamente. Los otros dos grupos (reptiles y anfibios) fueron menos comunes en la literatura, con 10 y 9 estudios en cada caso. Dos estudios incluyeron un análisis conjunto para todos los taxones (Fig. 2). La región Paleártica es el área geográfica que cuenta con más estudios realizados tanto para endotermos como para ectotermos. Existen escasos trabajos para endotermos y ectotermos en Australia y la región del Neotrópico (Fig. 2).

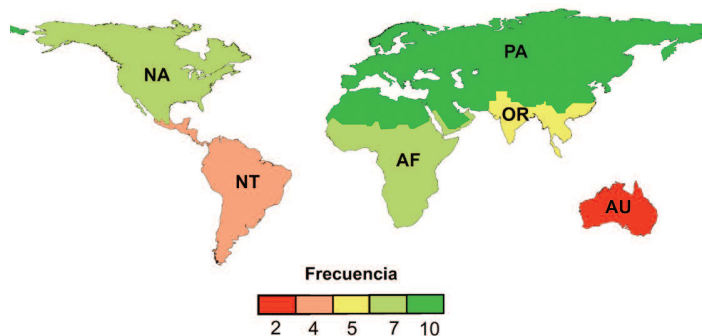


Figura 1. Distribución espacial de las regiones biogeográficas con mayor disponibilidad de estudios que evalúan la relación impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres. Las abreviaciones para las regiones son: Afrotrópico (AF), Australia (AU), Neártico (NA), Neotrópico (NT), Oriental (OR) y Paleártico (PA).

Figure 1. Spatial distribution of the biogeographic regions with higher availability of studies evaluating the relationship human impact and richness of terrestrial vertebrates. Abbreviations for regions are: Afrotrópico (AF), Australia (AU), Nearctic (NA), Neotropical (NT), Oriental (OR) and Palearctic (PA).

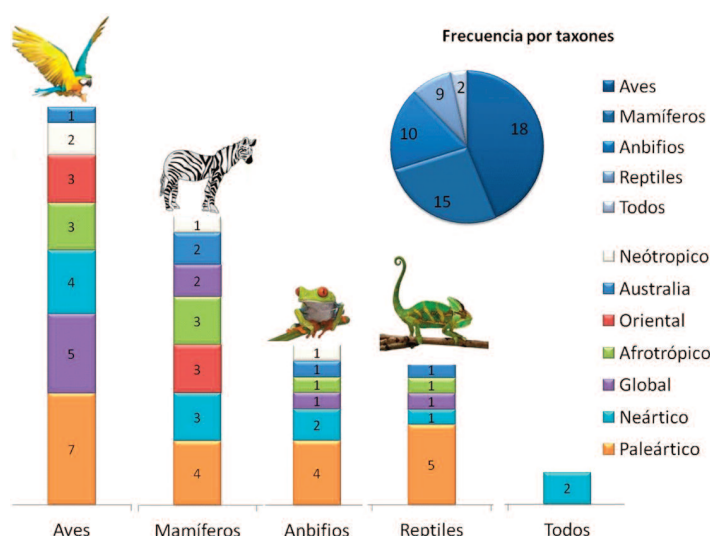


Figura 2. Histograma mostrando la distribución del número de publicaciones sobre la relación entre impacto humano y riqueza de especies por grupo taxonómico y región biogeográfica para el período 2000-2013. En la parte superior derecha, se representa la frecuencia de publicaciones por taxón.

Figure 2. Histogram showing the distribution of the number of publications on the relationship between human impact and species richness by taxonomic group and biogeographic region for the period 2000-2013. In the upper right, the frequency of publications per taxon is represented.

El análisis de escala espacial (relación entre extensión geográfica y tamaño de grano) muestra que a pesar de que existe cierta homogeneidad, la mayor agregación de trabajos se encuentra a tamaños de grano entre 1000 y 10 000 Km², donde predominan los estudios a extensión continental. Tanto a extensión continental como global, todos los estudios están realizados como mínimo con este tamaño de grano. En su conjunto, a extensión regional encontramos nueve publicaciones, mientras que a extensión continental se detectaron ocho publicaciones. Estas dos extensiones de estudio aglutinan el mayor porcentaje de los trabajos disponibles. Contrariamente, tanto a nivel nacional, como multinacional y global la ausencia de trabajos fue notable (Fig. 3). Por último, la distribución de frecuencias de las correlaciones entre impacto humano y riqueza de especies muestra que dominan las correlaciones positivas (68 %), seguidos por correlaciones negativas (28 %) o ausencia de relaciones (4 %) (Fig. 4). Para el caso de extensiones regionales y con tamaño de grano en áreas <1000 km² la correlación fue predominantemente negativa (76.93 %), mientras que para el resto de escalas (extensiones geográficas) y con tamaño de grano >1000 km² la correlación fue positiva (80.85 %) (Fig. 5).

Tabla 1. Publicaciones científicas de correlación entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres en el período 2000-2013. Para los casos con (*) los resultados de la correlación fueron calculados a partir de la fuente original. En la columna de correlación, los estudios marcados con (●) usaron variables de huella humana y (◆) accesibilidad humana. La interpretación de N/P corresponde en cada caso: correlación negativa (N), positiva (P) ó de no relación (NR).

Table 1. Scientific Publications of correlation between human impact and richness of terrestrial vertebrates in the period 2000-2013. For the cases with (*) the results of the correlation were calculated from the original source. In the correlation column, the labeled studies with (●) used variables of human footprint, and (◆) human accessibility. The interpretation of N/P corresponds in each case: negative correlation (N), positive (P) or no relationship (NR).

#	Región (extensión)	Tamaño de grano	Taxón	Correlación	Fuente	N/P
1	Brasil (Cerrado)	1° (100 x 100 km, apróx.)	Anuros	r = 0.46	Diniz-Filho et al. (2006)	P
2	Europa	50 x 50 km	Mamíferos	r = 0.24	Fløjgaard et al. (2011)	P
3	Europa	50 x 50 km	Aves	r = 0.19	Araújo (2003)	P
			Mamíferos	r = 0.47		P
			Serpientes	r = 0.46		P
			Anfibios	r = 0.61		P
4	África	1° (100 x 100 km, apróx.)	Aves	r = 0.59	Balmford et al. (2001)	P
			Mamíferos	r = 0.43		P
			Anfibios	r = 0.35		P
			Serpientes	r = 0.43		P
5	Europa	50 x 50 km	Anfibios y Reptiles	r = 0.58	Barbosa et al.(2013)	P
6	África (montañas tropicales)	110 x 110 km	Todos	r = 0.33	Burgess et al. (2007)	P
7	Asia del Este	100 x 100 km	Aves	r = 0.162	Ding et al. (2006)	P
8	España (Cataluña)	10 x 10 km	Aves	r = 0.54	Ferrer et al. (2006)	P
9	Australia	1°(100 x 100 km, apróx.)	Aves	r ≥ 0.6	Luck et al. (2004)	P
			Mamíferos	r ≥ 0.4		P
			Anfibios	r ≥ 0.5		P
			Reptiles	r ≥ 0.2		N
10	Norte América	Ecorregiones	Aves	r ≥ 0.6	Luck et al. (2004)	P
			Mamíferos	r ≥ 0.4		P
			Anfibios	r ≥ 0.8		P
			Reptiles	r ≥ 0.8		P
11	África	1° (100 x 100 km, apróx.)	Todos	r = 0.33	Fjeldsa y Burgess (2008)	P
12	Norte de Taiwán	Islas continentales	Aves	r = -0.526	Koh et al. (2006)	N
13	Andes	0.25° (25 x 25 km, apróx.)	Aves	r = 0.178	O'Dea et al. (2006)	P
14	Australia	1° (100 x 100 km, apróx.)	Aves	r = 0.38	Luck et al. (2010)	P
15	España (Granada)	10 x 10 km	Anfibios	r = 0.22	Moreno-Rueda y Pizarro (2007)	P
			Aves	r = 0.17		P
			Mamíferos	r = 0.12		P
			Reptiles	r = 0.34		P
16	USA (Iowa)	Área urbanizada	Anuros	r = -0.663	Pillsbury y Miller (2008)	P
17	Global	Naciones de varios tamaños	Aves y Mamíferos	r = -0.63	McKee et al. (2003)	P
18	Republica Checa	12 x 11.1 km	Anfibios	r = 0.162	Vačkář et al. (2012)	P
			Aves	r = 0.055		NR
			Mamíferos	r = 0.126		N
			Reptiles	r = 0.79		P
19	Norte de California	Costa de Arcata	Aves	r ≤ -0.15	Kalinowski y Johnson (2010)	N
20	México (Veracruz)	Pueblo	Mamíferos	r = -0.402	López-Arévalo et al. (2011)	N
21	Mediterráneo	Islas	Reptiles	r = -0.42	Ficetola y Padoa-Schioppa (2009)	N
22	España	10x10 Km	Carnívoros	r = -0.02	Moreno-Rueda y Pizarro (2010)	NR
			Roedores	r = 0.08		NR
23	Mediterráneo	Ecorregiones	Mamíferos amenazados	r = 0.37	Underwood et al. (2009)	P
24	Sudáfrica	1° (100 x 100 km, apróx.)	Aves	r = 0.90	Chown et al. (2003)	P
25	China	Reservas	Aves	r = 0.81	Lan y Dunbar (2000)*	P
			Mamíferos	r = 0.43		P
26	Global	Ecorregión	Anfibios	r = 0.42	Mittermeier et al. (2003)*	P
			Aves	r = 0.34		P
			Mamíferos	r = 0.47		P
			Reptiles	r = 0.30		P
27	USA	Ciudad	Aves	r = -0.55	Stohlgren et al. (2005)	P
28	Sudáfrica	0.25°(25 x 25 km, apróx)	Aves	r = 0.61	Van Rensburg et al. (2004)	P
29	Global y regiones biogeográficas	96.5 x 96.5 km	Mamíferos	r = 0.233●	Torres-Romero y Olalla-Tárraga	P
			Mamíferos	r = 0.361	(datos sin publicar)	P
			Mamíferos	r = 0.489		P
			Mamíferos	r = -0.179		N
			Mamíferos	r = -0.350		N
			Mamíferos	r = 0.602		P
			Mamíferos	r = -0.169◆		N
			Mamíferos	r = -0.206		N
			Mamíferos	r = -0.664		N
			Mamíferos	r = 0.409		P
			Mamíferos	r = 0.302		P
			Mamíferos	r = -0.447		N
30	Brasil (Cerrado)	1° (100 x 100 km, apróx.)	Anuros	r = 0.49	Rangel et al. (2007)	P

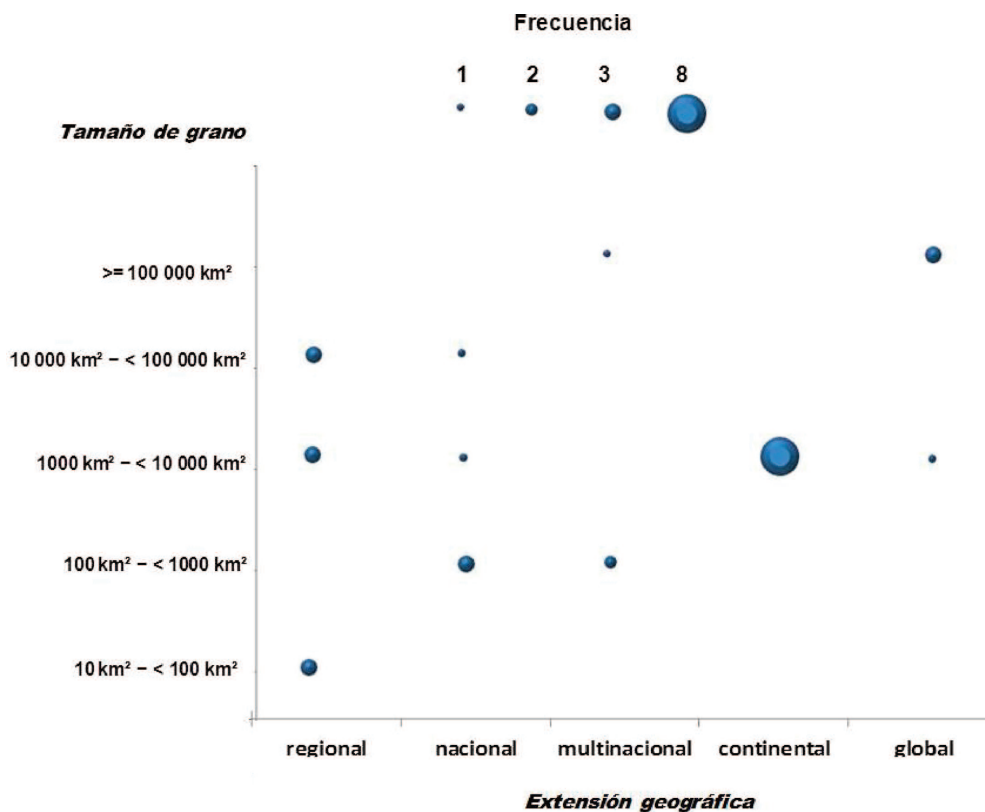


Figura 3. Diagrama de burbujas mostrando la frecuencia de publicaciones sobre la relación entre impacto humano y riqueza de especies para distintas extensiones geográficas y tamaño de grano. Datos referidos al período 2000-2013.

Figure 3. Bubble diagram showing the frequency of publications on the relationship between human impact and species richness for different geographic extents and grain size. Data refer to the period from 2000 to 2013.

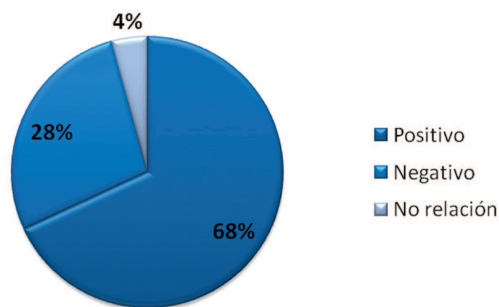


Figura 4. Diagrama sectorial mostrando las correlaciones positivas ($r > 0.1$), negativas ($r < -0.1$) y de no relación ($-0.10 \leq r \leq 0.10$) entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres para publicaciones sobre el tema en el período 2000-2013.

Figure 4. Sectorial diagram showing positive correlations ($r > 0.1$), negative ($r < -0.1$), and no relationship ($-0.10 \leq r \leq 0.10$) between human impact and richness of terrestrial vertebrates for publications on the topic in the period from 2000 to 2013.

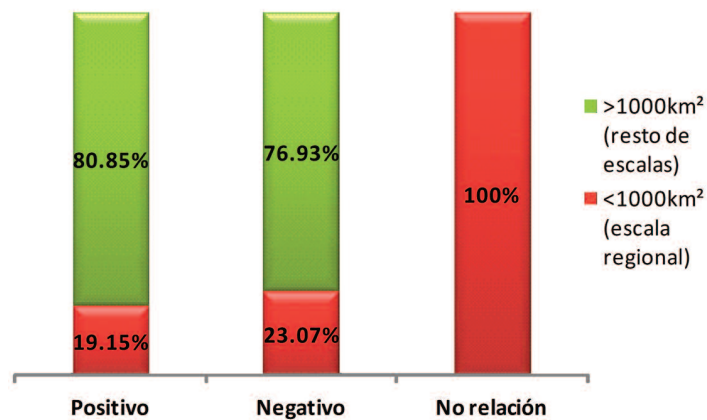


Figura 5. Histograma mostrando las correlaciones positivas ($r > 0.1$), negativas ($r < -0.1$) y de no relación ($-0.10 \leq r \leq 0.10$) entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres para publicaciones sobre el tema en el período 2000-2013. Se dividen los datos en función del tamaño de grano ($<1000 \text{ km}^2$, $>1000 \text{ km}^2$).

Figure 5. Histogram showing positive correlations ($r > 0.1$), negative ($r < -0.1$) and no relationship ($-0.10 \leq r \leq 0.10$) between human impact and richness of terrestrial vertebrates to publications on the subject in the period from 2000-2013. Data were divided according to the grain size ($<1000 \text{ km}^2$, $>1000 \text{ km}^2$).

Discusión

En este estudio proporcionamos una primera evaluación cuantitativa de la literatura publicada entre los años 2000 y 2013 sobre las asociaciones existentes entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres a diferentes escalas espaciales. Nuestros análisis sugieren que la mayoría de los estudios realizados hasta la fecha se han llevado a cabo en la región Paleártica, un patrón consistente para los cuatro grupos taxonómicos analizados y a diferentes escalas espaciales.

El estudio de la relación entre ambiente y distribución de especies puede variar dependiendo de la magnitud de la representación de varios factores como por ejemplo el gradiente altitudinal y longitudinal, así como de la escala espacial (tamaño de grano y extensión geográfica). Así, el signo de la correlación entre impacto humano y riqueza de especies puede ser negativo o positivo en función de la escala espacial a la cual estamos analizando los datos (Pautasso 2007; Torres-Romero y Olalla-Tárraga, datos sin publicar). El impacto humano es un proceso continuo que se manifiesta de forma diferente a distintas escalas espaciales (tamaño de grano y extensión geográfica). A extensiones globales o continentales tiende a existir una correlación espacial positiva entre la riqueza de especies y humanos (Balmford et al. 2001; Araújo 2003; Pautasso 2007; Torres-Romero y Olalla-Tárraga, datos sin publicar), lo que implica que a extensiones amplias los humanos no manifiestan procesos de competencia por el espacio o los recursos entre el hombre y otras especies animales. El patrón de correlación se invierte cuando la extensión geográfica del estudio disminuye y el tamaño de grano de análisis es más fino (Pautasso 2007; Pillsbury y Miller 2008; Kalinowski y Johnson 2010), lo cual suele reflejar relaciones de competencia por espacio y recursos naturales entre humanos y biodiversidad. Como resultado de esa interacción hombre-biodiversidad las especies animales no adaptadas a la presión humana se ven expuestas a declives poblacionales o, simplemente, abocadas a la extinción a medida que el nivel de urbanización aumenta. Por tanto, es necesario considerar cómo los resultados varían en función de la escala espacial de estudio. Para interpretar nuestros resultados sobre la relación humanos-riqueza de especies se hace necesario, tener presente la influencia del tamaño de grano del muestreo y la extensión geográfica del análisis.

En la región Paleártica encontramos una dominancia de correlaciones positivas entre impacto humano y riqueza de especies para todos los taxones. Estos resultados están de acuerdo con Araújo (2003), Fløjgaard et al. (2011), Barbosa et al. (2013) y Torres-Romero y Olalla-Tárraga (datos sin publicar) para mamíferos, reptiles y anfibios (Tabla 1). Por ejemplo, el coeficiente de correlación entre DPH y riqueza de mamíferos del Paleártico Occidental documentada por Araújo (2003) es $r = 0.47$, mientras que Fløjgaard et al. (2011) encontraron un coeficiente de $r = 0.24$. Con un análisis basado en celdas de 100×100 km, el coeficiente de correlación para toda la región Paleártica es $r = 0.60$ (Torres-Romero y Olalla-Tárraga, datos sin publicar). Por otro lado, Araújo (2003) halló que los coeficientes de correlación entre DPH y riqueza de serpientes es similar a la de mamíferos ($r = 0.46$) y ligeramente inferior a la de anfibios ($r = 0.61$), resultados consistentes con los resultados de los análisis conjuntos para anfibios y reptiles en Barbosa et al. (2013) ($r = 0.58$). Para aves, la correlación documentada para esta región por Araújo (2003) es menor que para los otros tres grupos de tetrápodos. Estos resultados reflejan que, por lo menos a extensión de región biogeográfica y para tamaños de grano > 1000 km², las correlaciones tienden a ser positivas (Fig. 4 y 5). Lo mismo sucede a extensión geográfica a nivel de país (España y República Checa), en donde también encontramos correlaciones positivas para los cuatro grupos (Moreno-Rueda y Pizarro 2007; Vačkář et al. 2012). No obstante, en este caso los valores de los coeficientes de correlación resultan ser muy inferiores y cercanos a cero.

En el Afrotrópico y el Neártico la frecuencia de estudios publicados fueron ligeramente menores en comparación con el Paleártico (Fig. 1). De acuerdo con los resultados del Afrotrópico, los coeficientes de correlación fueron positivos a escalas amplias para ambas regiones. Por ejemplo, Balmford et al. (2001) y Fjeldsa y Burgess (2008) encuentran correlaciones superiores a 0.35 en todos

los grupos en África para una resolución espacial (tamaño de grano) de 1°, mientras que para Norte América, a nivel de ecorregiones, Luck et al. (2004) documentan correlaciones similares. A extensión regional, los valores de los coeficientes de correlación se invierten y, por lo general, se muestran negativos. Este es el caso de la relación entre DPH y riqueza de mamíferos en México (López-Arévalo et al. 2011), aves en el norte de la costa de California (Kalinowski y Johnson 2010) o anfibios en Iowa (Pillsbury y Miller 2008). Por tanto, a escala espacial >1000 km² tendemos a encontrar correlaciones positivas entre impacto humano y riqueza de especies en los cuatro grupos de vertebrados terrestres, mientras que a nivel regional (especialmente con tamaños de grano menor a <1.000 km²) las correlaciones entre ambas variables disminuyen o se hacen negativas.

Un patrón similar encontrado en el Paleártico, Neártico y Afrotrópico se revela en el Neotrópico y la región Oriental, donde encontramos cuatro y cinco publicaciones respectivamente. En general, los análisis para estas regiones muestran una representación para todos los taxones, con un cierto sesgo hacia publicaciones con tamaños de grano y extensiones mayores. A estas escalas dominan las correlaciones positivas entre DPH y riqueza de especies, como es el caso de las aves y mamíferos en reservas de China (Lan y Dunbar 2000). Tanto las aves del sudeste asiático como las andinas muestran patrones de riqueza que están débil pero positivamente correlacionados con DPH (Ding et al. 2006; O'Dea et al. 2006). Sin embargo, a extensiones más regionales también emergen correlaciones de signo negativo (véase el estudio de Koh et al. 2006 en el norte de Taiwán). Finalmente, para la región de Australia, únicamente se han realizado dos estudios hasta el momento, a un tamaño de grano de 1° x 1° y a nivel de ecorregiones (Luck et al. 2004, 2010). Aunque todos los taxones de tetrápodos están representados en estas dos publicaciones, la escasez de trabajos para esta región sugiere una clara necesidad de realización de estudios futuros, sobre todo a escalas regionales.

En su conjunto, nuestros análisis sugieren dos claros mensajes. Primero, la congruencia observada a escalas amplias (extensión y tamaño de grano de los estudios) entre valores positivos, y generalmente elevados, de los coeficientes de correlación entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres para todas las regiones biogeográficas. La interpretación clásica para esta correlación es que los seres humanos han optado por instalarse en localidades con elevados niveles de productividad primaria, lo que coincide con la adecuación y mayor favorabilidad de estos lugares para un gran número de especies (Fjeldsa y Rahbek 1998). Como complemento a esta observación, a extensiones espaciales menores (p. ej. nivel regional) emergen consistentemente correlaciones negativas entre métricas de impacto humano y riqueza de especies. La explicación tradicional en este caso sugiere que las zonas con mayor DPH y elevada presión antrópica suelen estar relacionadas con fuertes cambios en el entorno (dinámicas de pérdida y fragmentación de hábitat, por ejemplo) que aumentan considerablemente el riesgo de extinción y la tasa de pérdida de especies (Balmford 1996). Independientemente del tamaño de grano ó extensión espacial de los análisis hay que considerar que el patrón histórico de distribución humana ha posibilitado que muchas de las especies que actualmente encontramos en zonas con un fuerte impacto antrópico sean generalistas con amplios rangos de tolerancia a la presencia del hombre. En ese contexto, no es quizás de sorprender la correlación positiva que frecuentemente se detecta al evaluar la asociación entre impactos humanos y riqueza de especies (Araújo 2003).

El segundo mensaje principal se refiere a la dominancia de trabajos que emplean DPH como métrica de impacto humano, mientras que variables más elaboradas y complejas como Huella Humana (Sanderson et al. 2002) y Accesibilidad Humana (Nelson 2008) apenas están comenzando a incorporarse en estudios de carácter macroecológico. Por ejemplo, Torres-Romero y Olalla-Tárraga (datos sin publicar) han mostrado que la combinación de huella y accesibilidad humana está significativamente correlacionada con la variación de la riqueza de especies de mamíferos en las regiones Paleártica, Neártica y Oriental. Estos datos muestran, por primera vez, que en estas regiones las zonas más accesibles a los seres humanos son a menudo aquellas en las que encontramos una

menor riqueza de especies de mamíferos. En esta línea, la integración de variables más completas a los modelos del impacto humano, nos proporcionará información más robusta para conocer el efecto humano sobre la riqueza de especies en zonas remotas y escasamente estudiadas. No obstante, aún se requiere un conocimiento más completo de los rangos de distribución de muchas especies ("lagunas Linneanas" sensu Bini et al. 2006). Estos esfuerzos y el uso de métricas más completas (huella humana y accesibilidad) pueden proporcionar información relevante en los modelos de interacción entre hombre-biodiversidad en áreas poco estudiadas y que albergan una gran cantidad de biodiversidad.

A modo de conclusión, la mayor concentración de estudios sobre la relación entre impacto humano y riqueza de vertebrados terrestres se centra en la región Paleártica. Segundo, aves y mamíferos son las dos clases de tetrápodos que han recibido mayor atención en estos trabajos. Tercero, este tipo de estudios se realizan con más frecuencia a extensiones a nivel regional y continental. Finalmente, el signo de la correlación entre impacto humano y riqueza de especies cambia dependiendo del tamaño de grano y la extensión espacial del estudio, de tal manera que a gran escala tiende a ser positivo y a pequeña escala negativo. Estos resultados sirven para orientar aquellas regiones, grupos taxonómicos y escalas que precisan de mayor atención a la hora de planificar estudios futuros, que serán de vital interés para comprender las respuestas de la biodiversidad ante escenarios de cambio global.

Referencias

- Araújo, M.B. 2003. The coincidence of people and biodiversity in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 12: 5-12
- Balmford, A., Moore, J.L., Brooks, T., Burgess, N., Hansen, L.A., Williams, P.H., Rahbek, C. 2001. Conservation conflicts across Africa. *Science* 291: 2616-2619.
- Balmford, A. 1996. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends of Ecology and Evolution* 11: 193-196.
- Barbosa, A.M., Pautasso, M., Figueiredo, D. 2013. Species-people correlations and the need to account for survey effort in biodiversity analyses. *Diversity and Distributions* 19: 1188-1197
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51-57.
- Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Buchmann, C.M., Dengler, J., Fritz, S.A., Gruber, B. et al. 2012. What's on the horizon for macroecology? *Ecography* 35: 673-683
- Bini, L.M., Diniz-Filho, J.A.F., Rangel T.F.L.V.B., Bastos R.P., Pinto M.P. 2006. Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot. *Global Ecology and Biogeography* 12: 475-482.
- Brown, J.H., Maurer, B.A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145-1150
- Burgess, N.D., Balmford, A., Cordeiro, N.J., Fjeldsá, J., Küper, W., Rahbek, C., Sanderson, E.W., Scharlemann, J.P.W., Sommer, J.H., Williams, P.H. 2007. Correlations among species distributions, human density and human infrastructure across the high biodiversity tropical mountains of Africa. *Biological Conservation* 134: 164-177.
- Cannaday, C. 1997. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* 77: 63-77.
- Chown, S.L., Van Rensburg, B.J., Gaston, K.J., Rodrigues, A.S.L., Van Jaarveld, D.A.S. 2003. Energy, species richness, and human population size: conservation implications at a national scale. *Ecological Applications* 13: 1233-1241.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137: 27-49.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Pinto, M.P., Rangel, T.F.L.V.B., Carvalho, P., Bastos, R.P. 2006. Anuran species richness, complementarity and conservation conflicts in Brazilian Cerrado. *Acta Oecologica* 29:9-15.
- Ding, T.S., Yuan, H.W., Geng, S., Koh, C.N., Lee, P.F. 2006. Macro-scale bird species richness patterns of the East Asian mainland and islands: energy, area and isolation. *Journal of Biogeography* 33: 683-693.
- Dirzo, R., Raven, P.H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environmental Resources* 28: 137-167.
- Ferrer, X., Carrascal, L.M., Gordo, O., Pino, J. 2006. Bias in avian sampling effort due to human preferences: an analysis with Catalanian birds (1900-2002). *Ardeola* 53: 213-227.
- Ficetola, G.F., Padoa-Schioppa, E. 2009. Human activities alter biogeographical patterns of reptiles on Mediterranean islands. *Global Ecology and Biogeography* 18: 214-222.
- Fjeldsa, J., Burgess, N.D. 2008. The coincidence of biodiversity patterns and human settlement in Africa. *Journal of Ecology* 46: 33-42
- Fjeldsa, J., Rahbek, C. 1998. Continent wide conservation priorities and diversification process. Conservation in a changing world (ed. by G.M. Mace, A. Balmford and J. Ginsberg), pp. 139-160. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fløjgaard, C., Normand, S., Skov, F., Svenning, J.C. 2011. Deconstructing the mammal species richness pattern in Europe e towards an understanding of the relative importance of climate, biogeographic history, habitat heterogeneity and humans. *Global Ecology and Biogeography* 20: 218-230.
- García, D. 2006. La escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas* 15(3): 7-18.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R.G. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117
- Kalinowski, R.S., Johnson, M.D. 2010. Influence of suburban habitat on a wintering bird community in coastal northern California. *Condor* 112: 274-282
- Koh, C.N., Lee, P.F., Lin, R.S. 2006. Bird species richness patterns of northern Taiwan: primary productivity, human population density, and habitat heterogeneity. *Diversity and Distributions* 12: 546-554
- Lan, D., Dunbar, R. 2000. Bird and mammal conservation in Gaoligongshan Region and Jingdong County, Yunnan, China: patterns of species richness and nature reserves. *Oryx* 34: 275-286.
- Leakey, R., Lewin, R. 1992. The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind. Doubleday, New York, EEUU.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ. EEUU.
- López-Arévalo, H.F., Gallina, S., Landgrave, R., Martínez-Meyer, E., Muñoz-Villiers, L.E. 2011. Local knowledge and species distribution models' contribution towards mammalian conservation. *Biological Conservation* 144: 1451-1463
- Luck, G.W., Ricketts, T.H., Daily, G.C., Imhoff, M. 2004. Alleviating spatial conflicts between people and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 182-186.
- Luck, G.W., Smallbone, L., McDonald, S., Duffy, D. 2010. What drives the positive correlation between human population density and bird species richness in Australia? *Global Ecology and Biogeography* 19: 673-683.
- Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Brooks, T.M., Pilgrim, J.D., Konstat, W.R., Da Fonseca, G.A.B., Kormos, C. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 100: 10309-10313.
- McKee, J.K., Sciulli, P.W., Foose, C.D., Waite, T.A. 2003. Forecasting global biodiversity threats associated with human population growth. *Biological Conservation* 115: 161-164.
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453
- Moreno-Rueda, G., Pizarro, M. 2007. The relative influence of climate, environmental heterogeneity, and human population on the distribution of vertebrate species richness in south-eastern Spain. *Acta Oecologica* 32: 50-58
- Moreno-Rueda, G., Pizarro, M. 2010. Rodent species richness is correlated with carnivore species richness in Spain. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie* 65: 265-278
- Nelson, A. 2008. Travel time to major cities: a global map of accessibility. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- O'Dea, N., Araújo, M.B., Whittaker, R.J. 2006. How well do Important Bird Areas represent species and minimize conservation conflict in the tropical Andes? *Diversity and Distributions* 12: 205-214
- Pautasso, M. 2007. Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecology Letters* 10: 16-24

- Pillsbury, F.C., Miller, J.R. 2008. Habitat and landscape characteristics underlying anuran community structure along an urban-rural gradient. *Ecological Applications* 18: 1107-1118.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Rangel, T., Bini L.M., Diniz-Filho, J., Plaza, M., Carvalho, P., Bastos, R. 2007. Human development and biodiversity conservation in Brazilian Cerrado. *Applied Geography* 27: 14-27.
- Sanderson, E., Jaiteh, M., Levy, M., Redford, K., Wannebo, A., Woolmer, G. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52: 891-904.
- Steadman, D.W. 1993. Biogeography of Tongan birds before and after human impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 818-822.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D.T., Flather, C., Kartesz, J., Peterjohn, B. 2005. Plant species invasions along the latitudinal gradient in the United States. *Ecology* 86: 2298-2309
- Turner, W.R., Tjørve, E. 2005. Scale-dependence in species – area relationships. *Ecography* 28: 721-730.
- Underwood, E.C., Viers, JH, Klausmeyer, K.R., Cox, R.L., Shaw, M.R. 2009. Threats and biodiversity in the Mediterranean biome. *Diversity and Distributions* 15: 188-197.
- Van Rensburg, B.J., Erasmus, B.F.N., Van Jaarsveld, A.S., Gaston, K.J., Chown, S.L. 2004. Conservation during times of change: correlations between birds, climate and people in South Africa. *South African Journal of Science* 100: 266-272
- Vačkář, D., Chobot, K., Orlitova, E. 2012. Spatial relationship between human population density, land use intensity and biodiversity in the Czech Republic. *Landscape Ecology* 27: 1279-1290.
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 34: 273-309.

Material suplementario

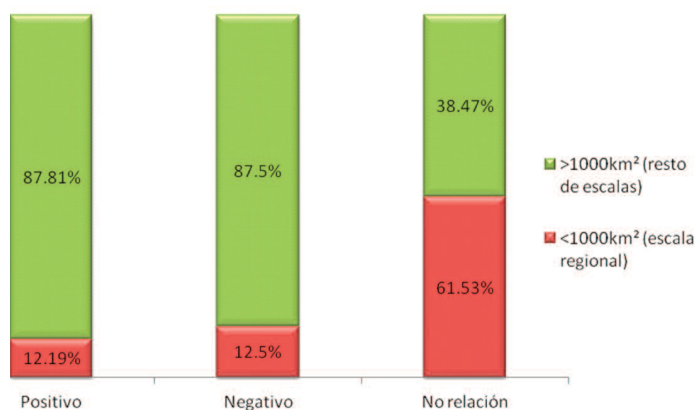


Figura 6. Histograma mostrando las correlaciones positivas ($r > 0.2$), negativas ($r < -0.2$) y de no relación ($-0.20 \leq r \leq 0.20$) entre impacto humano and riqueza de vertebrados terrestres.

Figure 6. Histogram showing positive correlations ($r > 0.2$), negative ($r < -0.2$), and no relationship ($-0.20 \leq r \leq 0.20$) between human impact and richness of terrestrial vertebrates. Data refer to the period from 2000 to 2013.

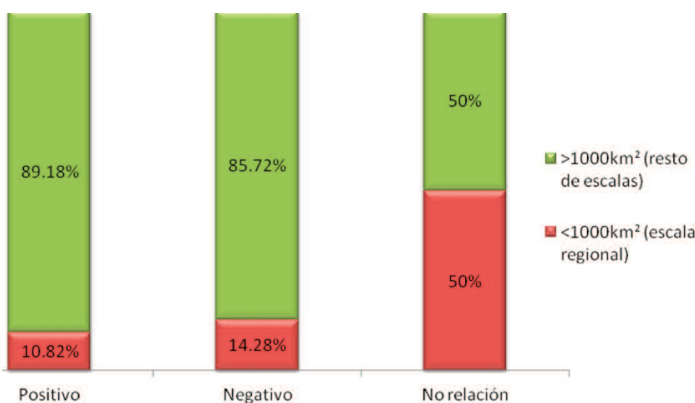


Figura 7. Histograma mostrando las correlaciones positivas ($r > 0.3$), negativas ($r < -0.3$) y de no relación ($-0.30 \leq r \leq 0.30$) entre impacto humano and riqueza de vertebrados terrestres.

Figure 7. Histogram showing positive correlations ($r > 0.2$), negative ($r < -0.2$), and no relationship ($-0.20 \leq r \leq 0.20$) between human impact and richness of terrestrial vertebrates. Data refer to the period from 2000 to 2013.