



El papel de la (des)conectividad ecohidrológica en el funcionamiento y el manejo de las zonas áridas

Susana Bautista^{1,*} , Ángeles G. Mayor² 

(1) Departamento de Ecología e IMEM. Universidad de Alicante. Carretera San Vicente del Raspeig s/n, 03690 San Vicente del Raspeig – Alicante, España.
(2) Copernicus Institute of Sustainable Development, Utrecht University, PO Box 80115, 3508 TC, Utrecht, The Netherlands.

* Autor de correspondencia: [SusanaBautista \[s.bautista@ua.es\]](mailto:SusanaBautista@s.bautista@ua.es)

> Recibido el 06 de junio de 2021 - Aceptado el 08 de septiembre de 2021

Como citar: Bautista, S., Mayor, Á.G. 2021. El papel de la (des)conectividad ecohidrológica en el funcionamiento y el manejo de las zonas áridas. *Ecosistemas* 30(3): 2265. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2265>

El papel de la (des)conectividad ecohidrológica en el funcionamiento y el manejo de las zonas áridas

Resumen: La conectividad se define como el grado en que la estructura espacial del paisaje facilita el flujo de organismos y sustancias. Diversos modelos conceptuales y evidencias empíricas atribuyen a la conectividad hidrológica un papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas y paisajes áridos, pero aún falta una perspectiva integrada sobre los distintos aspectos y procesos hidrológicos y ecológicos que vinculan la conectividad con la degradación y la recuperación de zonas áridas. Aquí, describimos la conectividad ecohidrológica como una propiedad emergente de los ecosistemas y paisajes que captura la interacción entre conectividad hidrológica y procesos ecológicos, y discutimos cómo la conectividad ecohidrológica controla el funcionamiento de los ecosistemas áridos, subyace a las dinámicas de desertificación y puede manejarse para facilitar la recuperación de las zonas áridas degradadas. Una conectividad ecohidrológica disfuncional sería aquella en la que la mayor parte del flujo de recursos asociado a la conectividad del suelo desnudo a escala de ladera o paisaje no puede ser retenido y explotado por el efecto sumidero de la vegetación. Las actuaciones para la recuperación del sistema degradado irían encaminadas a interrumpir la conectividad general de la matriz suelo desnudo, fomentar la dinámica fuente-sumidero y potenciar la capacidad de sumidero de las manchas o teselas de vegetación. A escala de paisaje, la interrupción de la conectividad hidrológica puede, a su vez, crear teselas de hábitat y corredores para una gran variedad de especies, facilitando sus desplazamientos y, de este modo, su conservación y adaptación al cambio climático.

Palabras clave: conectividad hidrológica; desertificación; dinámicas fuente-sumidero; patrón espacial; restauración; retroalimentación ecohidrológica

The role of ecohydrological (dis)connectivity in dryland functioning and management

Abstract: Connectivity is defined as the degree to which the spatial structure of the landscape facilitates the flow of organisms and materials. Various conceptual models and empirical evidence attribute a key role to hydrological connectivity in the functioning of dryland ecosystems and landscapes, yet an integrated perspective on the different facets and processes that link connectivity with the degradation and recovery of drylands is still lacking. Here, we describe ecohydrological connectivity as an emergent property of ecosystems and landscapes that captures the interaction between hydrological connectivity and ecological processes, and discuss how ecohydrological connectivity controls dryland ecosystem functioning, underlies the dynamics of desertification, and can be managed to facilitate the recovery of degraded drylands. A dysfunctional ecohydrological connectivity would be one in which most of the resource flow associated with bare soil connectivity at the slope or landscape scale cannot be retained and exploited by the sink effect of vegetation. Actions for the recovery of the degraded system would be aimed at interrupting the general connectivity of the bare soil matrix, promoting source-sink dynamics and enhancing the sink capacity of the vegetation patches or tiles. At the landscape scale, the disruption of hydrological connectivity can, in turn, create habitat patches and corridors for a wide variety of species, facilitating their movements and thus their conservation and adaptation to climate change.

Keywords: desertification; ecohydrological feedback; hydrological connectivity; restoration; source-sink dynamics; spatial pattern

La heterogeneidad espacio-temporal que define a las zonas áridas

Las zonas áridas se definen por su déficit hídrico. Son zonas donde la precipitación anual supone menos de dos tercios de las pérdidas potenciales por evapotranspiración (UNEP 1992). La escasez de precipitaciones y la radiación solar intensa hacen de la disponibilidad de agua el principal factor de control de los procesos biológicos en las zonas áridas, relegando otros recursos vitales a un papel subsidiario (Whitford y Duval 2020). Derivada de esta escasez y modulada por factores topográficos y edáficos,

emerge otra propiedad igualmente característica de las zonas áridas, e igualmente determinante de su funcionamiento: una marcada heterogeneidad y discontinuidad espacio-temporal en las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos y, consecuentemente, en la biomasa, que es patente a múltiples escalas. A escala de paisaje, la heterogeneidad natural refleja, fundamentalmente, el efecto de la topografía en el microclima de las laderas y en el flujo y concentración de recursos, bióticos y abióticos. A una mayor resolución, destaca la contribución de la vegetación y de la bioturbación en la generación de estos contrastes espaciales (Fig. 1).

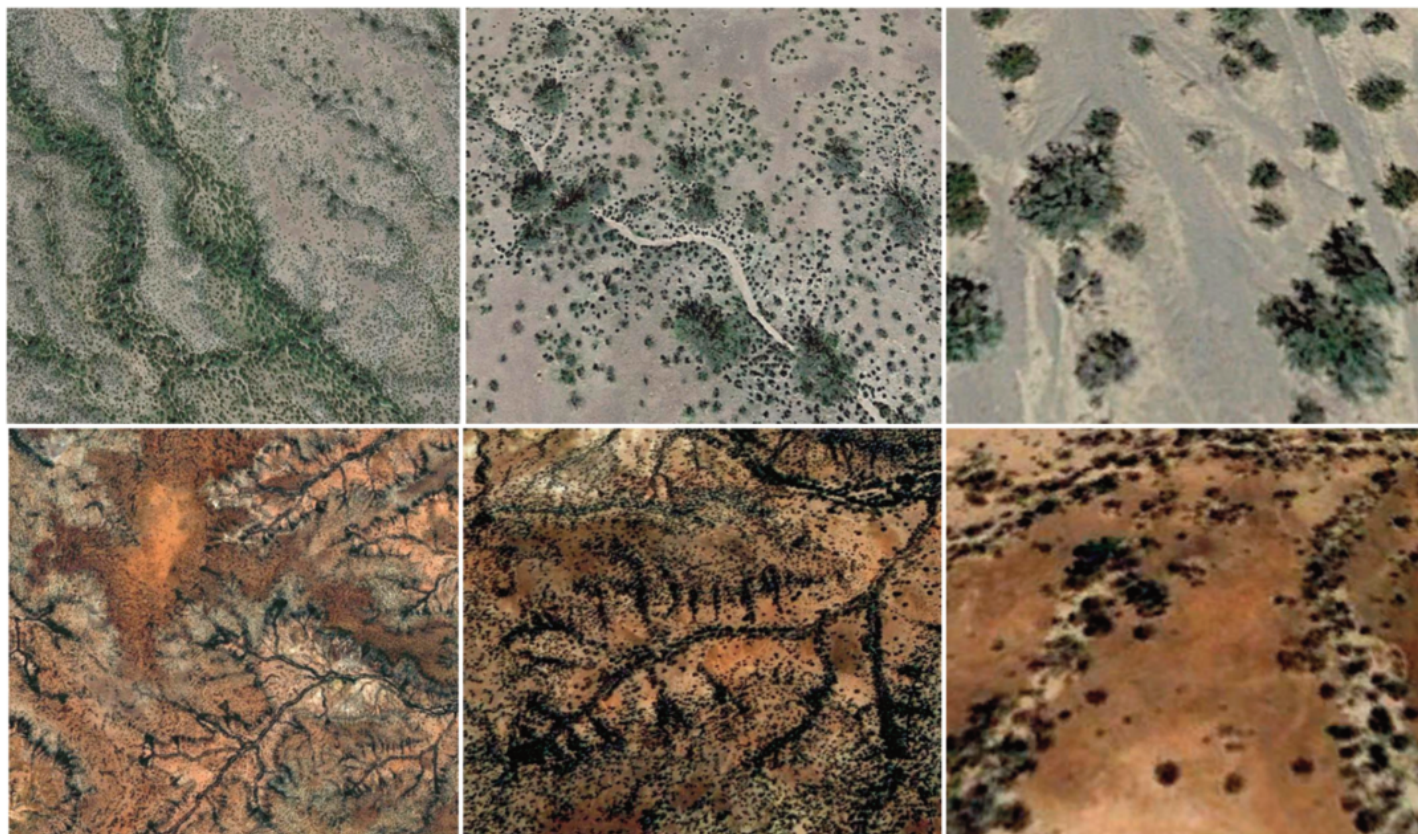


Figura 1. Heterogeneidad y discontinuidad espacial de la biomasa en zonas áridas a distintas escalas. De izquierda a derecha, imágenes con resolución creciente (Fuente de la imagen: Google Earth, Maxar) de la cuenca del río Gila, Arizona, EEUU (arriba) y del condado de Winton, oeste de Queensland, AU (abajo).

Figure 1. Multiscale spatial heterogeneity and discontinuity of biomass in drylands. From left to right images at increasing resolution (Map data: Google Earth, Maxar) of the Gila watershed, Arizona, USA (top) and of the shire of Winton, West Queensland, AU (bottom).

Con el aumento de aridez, la distribución espacial de la cubierta vegetal se hace más discontinua (von Hardenberg et al. 2001) sobre una matriz relativamente conectada de suelo desnudo (Ludwig y Tongway 1995; Aguiar y Sala 1999). Este mosaico de dos fases condiciona, a su vez, los patrones espaciales de humedad del suelo y de microclima en la superficie, tanto por el efecto directo de la vegetación sobre la radiación incidente, la evapotranspiración, la interceptación de lluvia y la captura de la escorrentía (Sánchez y Puigdefábregas 1994; Domingo et al. 2000; Magliano et al. 2019) como por el efecto indirecto sobre la porosidad del suelo y la infiltración (Bochet et al. 1999; Bhark y Small 2003; Mayor et al. 2009). Las mejores condiciones microclimáticas y el aporte de materia orgánica y humedad favorecen la actividad microbiana y la disponibilidad de nutrientes en las manchas de vegetación, por lo que se las considera islas de fertilidad (García-Moya y McKell 1970; Charley y West 1975). Las manchas de vegetación son, además, refugio y hábitat preferente para una gran variedad de fauna edáfica (Meloni et al. 2020), que contribuye al transporte vertical y la transformación de la materia orgánica (Sagi et al. 2019). Por el contrario, los espacios desnudos entre las manchas de vegetación tienden con facilidad al sellado y encostramiento superficial, tienen poca capacidad para la obstrucción de la escorrentía y tasas de infiltración relativamente bajas (Tongway y Hindley 2004), lo que, unido a una mayor exposición a la radiación, limita la humedad del suelo. El resultado es un patrón discontinuo de áreas de mayor actividad biológica repartidas sobre una matriz de menor actividad. Esta representación de los sistemas áridos como un mosaico de dos fases es una simplificación de una realidad más compleja, que puede presentar una mayor variedad de tipos de superficie con importantes diferencias funcionales (e.g., Cortina et al. 2010; Urgeghe et al. 2010). Sin embargo, el mosaico de dos fases captura bien aspectos esenciales del funcionamiento de zonas áridas y sustenta un cuerpo sólido de teorías y modelos que explican la dinámica y la

respuesta de la vegetación de las zonas áridas frente a los cambios en la presión ambiental y las perturbaciones (e.g., Klausmeier 1999; von Hardenberg et al. 2001; Rietkerk et al. 2004; Boer y Puigdefábregas 2005; Kéfi et al. 2007).

La discontinuidad en la disponibilidad de agua y otros recursos también se produce en el tiempo. En su influyente revisión sobre ecosistemas áridos, Noy-Meir (1973) destacaba la irregularidad e imprevisibilidad de las precipitaciones como atributos críticos de estos sistemas, y sentaba las bases para entender la producción primaria y el funcionamiento de los ecosistemas áridos como un modelo basado en pulsos de recarga de humedad y otros recursos en el suelo. La revisión y las perspectivas que se presentan en este artículo se centran en el papel de la heterogeneidad espacial de los ecosistemas áridos, en particular en cómo la conectividad estructural y funcional de espacios y procesos determinan el funcionamiento del sistema, subyacen a las dinámicas de desertificación y pueden manejarse para facilitar la recuperación de zonas áridas degradadas. No obstante, las dimensiones espaciales y temporales de la heterogeneidad de los sistemas áridos interactúan con frecuencia. Por ejemplo, los pulsos de precipitación que generan flujos continuos de agua a lo largo de las ramblas y entre los cursos efímeros o intermitentes y los permanentes modifican temporalmente la conectividad hidrológica, química y biológica de la red de drenaje (Goodrich et al. 2018).

Conectividad ecohidrológica en los ecosistemas y paisajes áridos

Una implicación funcional directa de la heterogeneidad espacial en ecosistemas y paisajes es el flujo de organismos, propágulos, agua, sedimentos, materia orgánica y nutrientes entre y a través de sus unidades espaciales (Lovett et al. 2005). La conectividad es una propiedad emergente de la estructura espacial del paisaje que

captura la medida en que dicha estructura facilita el flujo de organismos y materias. A pesar de ser un concepto con un significado intuitivo, se interpreta de maneras distintas en función del área de conocimiento que lo use (Tabla 1). En el análisis funcional de las zonas áridas, el concepto de conectividad se entiende y usa mayoritariamente desde una perspectiva ecohidrológica y ecogeomorfológica, haciendo referencia al movimiento o redistribución de sustancias (semillas, agua, sedimentos, nutrientes) por algún medio (viento, agua, animales) de un lugar a otro dentro del paisaje (Okin et al. 2015). El que las zonas áridas se caractericen por una cubierta vegetal intrínsecamente fragmentada que se distribuye sobre una matriz relativamente continua de suelo desnudo y el que la escorrentía juegue un papel fundamental en su funcionamiento explicarían la adopción creciente de la perspectiva ecohidrológica sobre la conectividad de los sistemas áridos (Bracken y Croke 2007). A diferencia de la conectividad hidrológica, que se refiere a los flujos de agua y el transporte pasivo de organismos y sustancias asociado a dichos flujos (Tabla 1), el concepto de conectividad ecohidrológica pone el acento en la interacción entre la conectividad hidrológica y la estructura y funcionamiento del ecosistema o paisaje, pudiendo definirse como el grado de conexión (y retroalimentación) espacial de procesos hidrológicos y ecológicos acoplados.

La conectividad estructural es una conectividad potencial y refleja el grado en que áreas similares, con un potencial funcional similar, son adyacentes o están físicamente conectadas (Bracken y Croke 2007); es relativamente fácil de cuantificar mediante índices de contigüidad (McGarigal y Marks 1995) o mediante índices que consideran, además del mosaico del paisaje, la topografía o la

micro-topografía (e.g., Ludwig et al. 2007; Mayor et al. 2008). La conectividad funcional es la conectividad efectiva que se da en el sistema en un momento determinado; depende de la conectividad estructural pero también de la respuesta a dicha estructura del proceso particular que se considera, del tipo de organismo o sustancia que se desplaza y de la energía que sustenta el transporte. Por ejemplo, la conectividad funcional referida a la movilidad de organismos depende de las características biológicas de la especie y de su estado vital, en la medida en que éstas determinan la capacidad de los organismos para desplazarse a través de áreas no habitables (Uezu et al. 2005; Meloni et al. 2020). En el caso del transporte de sustancias y propágulos mediado por la escorrentía, la conectividad funcional es marcadamente direccional por la fuerza de la gravedad y la magnitud del evento de escorrentía determina la conectividad efectiva entre puntos diferentes del paisaje (Cammeraat 2002). Sin embargo, la cuantificación de la conectividad funcional es compleja por lo que suelen utilizarse índices de conectividad estructural de forma subrogada (Tischendorf y Fahrig 2000).

La conectividad estructural del suelo desnudo en la dirección del flujo de escorrentía ha demostrado ser un buen indicador de la función hidrológica y otras funciones ecológicas de zonas áridas (Mayor et al. 2008; Moreno de las Heras et al. 2012). Este indicador muestra una dependencia no lineal inversa de la cobertura de vegetación, que puede ser modulada por el patrón espacial de la misma (Rodríguez et al. 2018), de forma que, a igualdad de cobertura, un patrón espacial más agregado implicaría un mayor potencial para la producción de escorrentía (Urgeghe et al. 2021).

Tabla 1. Términos usados para definir la conectividad espacial en ecología y geociencias.

Table 1. Terms used to define spatial connectivity in Ecology and Earth sciences.

Término	Definición	Referencias
Ecología de paisaje		
Conectividad ecológica o de paisaje	<ul style="list-style-type: none"> Movimiento sin obstáculos de especies y flujo de procesos naturales que sustentan la vida en la Tierra Grado en que el paisaje facilita o impide el movimiento de organismos entre teselas de recursos Relación funcional entre teselas de hábitat resultado de su contagio espacial y del movimiento de los organismos en respuesta a la estructura del paisaje 	<p>CMS 2020</p> <p>Taylor et al. 1993</p> <p>With et al. 1997</p>
Conectividad estructural	<ul style="list-style-type: none"> Contigüidad de hábitat 	Tischendorf y Fahrig 2000
Conectividad funcional	<ul style="list-style-type: none"> Tasa de movimiento de la(s) especie(s) entre teselas de hábitat en el paisaje 	Tischendorf y Fahrig 2000
Geociencias		
Conectividad de paisaje	<ul style="list-style-type: none"> Acoplamiento de formas del terreno (e.g., laderas y cauce) en una cuenca de drenaje Transferencia de energía y materia entre dos compartimentos del paisaje Movimiento de sustancias (semillas, agua, sedimentos, nutrientes) por algún medio (viento, agua, animales) a través de una vía de transporte 	<p>Bracken y Croke 2007</p> <p>Chorley y Kennedy 1971</p> <p>Okin et al. 2015</p>
Conectividad hidrológica	<ul style="list-style-type: none"> Movimiento de agua de una parte a otra del paisaje que genera escorrentía en la cuenca de drenaje Transporte de agua y materias asociadas entre distintos puntos de la superficie o sub-superficiales 	<p>Bracken y Croke 2007</p> <p>Ali y Roy 2009</p>
Conectividad de sedimentos	<ul style="list-style-type: none"> La transferencia de sedimentos y contaminantes asociados a través de la cuenca de drenaje La transferencia de sedimentos de un punto a otro del paisaje y el potencial de una partícula dada para desplazarse por el sistema 	<p>Bracken y Croke 2007</p> <p>Hooke 2003</p>
Conectividad estructural	<ul style="list-style-type: none"> Grado en que las unidades del paisajes son contiguas o están conectadas físicamente 	Bracken y Croke 2007
Conectividad funcional	<ul style="list-style-type: none"> Conexión de áreas productoras de escorrentía que resulta en un flujo continuo de agua 	Turnbull et al. 2008

La morfología de las manchas de vegetación también modula la conectividad estructural del sistema, siendo mayor cuanto mayor sea la proporción de manchas orientadas longitudinalmente a favor de pendiente (Puigdefábregas et al. 1999). La conectividad funcional del suelo desnudo dependerá además de las propiedades de la precipitación (magnitud, intensidad, dinámica temporal) y de la superficie (costra física y biológica, rugosidad, compactación, etc.), cuya interacción determina la probabilidad de generar escorrentía (Cammeraat 2002; Chamizo et al. 2012).

La conectividad hidrológica puede conducir a la exportación de recursos y propágulos hacia otros sistemas o unidades de paisaje, evidenciando la naturaleza multi-escalar de la conectividad. Así, por ejemplo, la conectividad interna de las laderas, entre laderas y cauces, entre tributarios y cauce principal o entre secciones dentro del cauce controlan conjuntamente el transporte de sedimentos en las cuencas hidrográficas (Harvey 2002). Sin embargo, la conectividad ecohidrológica propicia también la redistribución interna de los recursos, que son transportados preferentemente a través de la matriz de suelo desnudo y depositados preferentemente en las manchas existentes de vegetación (Ludwig et al. 2005), generando una peculiar dinámica fuente-sumidero entre las dos fases esenciales del mosaico de los paisajes áridos.

Dinámicas fuente-sumidero y retroalimentación de la heterogeneidad

Los conceptos de fuente y sumidero se han incorporado a la descripción de una gran variedad de dinámicas biológicas, ecológicas y geoambientales. Respectivamente, se definen como compartimentos exportadores e importadores netos de entidades bióticas o abióticas (Loreau et al. 2013). En el contexto de los ecosistemas áridos, cabría esperar un flujo de organismos, propágulos y recursos desde la vegetación al suelo desnudo circundante en respuesta a un gradiente de mayor a menor disponibilidad. La dispersión de semillas, el crecimiento vegetativo en horizontal y la mejora de la estructura del suelo circundante (Pugnaire et al. 1996; Navarro-Cano et al. 2015) contribuyen a este tipo de flujos. Sin embargo, las características de los sistemas áridos determinan una dinámica fuente-sumidero particular desde las áreas de suelo desnudo, productoras de escorrentía y donde el viento tiene un mayor poder erosivo y de transporte, hacia las zonas vegetadas (Ludwig et al. 2005). Dándose así la circunstancia de que espacios relativamente más secos y pobres en recursos actúan como fuente y espacios más ricos y húmedos actúan como sumideros de agua y recursos (Lavee et al. 1998). Esta dinámica afecta también a la dispersión de semillas, ya que las semillas caídas en áreas de suelo desnudo quedan muy expuestas al poder de transporte de la escorrentía y el viento (García-Fayos et al. 1995). Esta dispersión secundaria, combinada con la alta capacidad de la vegetación para atrapar semillas, resulta en una suerte de dispersión de mancha a mancha de vegetación (Bochet 2015).

Una redistribución fuente-sumidero de este tipo refuerza la heterogeneidad espacial del sistema y de multitud de funciones, tales como la producción de biomasa o el reciclado de carbono y nutrientes, de forma que estructura y función se retroalimentan. Numerosos modelos desarrollados para explicar la génesis de patrones espaciales regulares, generalmente en el principio activación-inhibición invocado por Turing (1952), asumen este tipo de dinámica en la que recursos (fundamentalmente, agua) disponibles en los espacios de suelo desnudo se transportan hacia los núcleos de vegetación, ya sea por la actividad de las raíces o por flujo o difusión pasiva superficial o sub-superficial (e.g., Klausmeier 1999; Couteron y Lejeune 2001; von Hardenberg et al. 2001). Con independencia de que se trate de patrones regulares o irregulares, el que los ecosistemas áridos se organicen espacialmente en un mosaico de zonas vegetadas y de espacios desnudos de vegetación parece maximizar la explotación de los escasos recursos disponibles, ya que conduce a una mayor productividad de la que, a igualdad de precipitación anual, generaría una distribución espacial homogénea de la vegetación (Aguar and Sala 1999) y confiere mayor estabili-

dad frente a oscilaciones en la disponibilidad de recursos (Rietkerk y van de Koppel 2008).

La conectividad hidrológica de la matriz de suelo desnudo y la dinámica fuente-sumidero representan dos caras del flujo horizontal de recursos que, aunque están estrechamente interrelacionadas y funcionan de forma acoplada, sustentan dos procesos de retroalimentación de distinto signo que se expresan a distinta escala (Fig. 2). Por un lado, el aumento o la reducción de la cobertura vegetal determina cambios en la conectividad del suelo desnudo y, por tanto, en el potencial de pérdida/conservación global de recursos del sistema, lo que puede desencadenar un proceso de retroalimentación positiva (ya sea de pérdida o de ganancia) entre vegetación y recursos (King et al. 2012; Mayor et al. 2013). Por otro lado, los cambios en la conectividad también determinan el potencial de transferencia de recursos hacia las manchas de vegetación y pueden desencadenar un proceso de retroalimentación negativa en el que una ganancia de recursos que se traduce en crecimiento reduce el área fuente que proporciona la entrada extra de recursos (Mayor et al. 2019). La interacción de estos dos procesos de retroalimentación sugiere la existencia de un óptimo de cobertura y patrón vegetal que maximiza la captura y el uso de recursos por las manchas de vegetación para las condiciones ambientales y estructura biótica particulares de cada sistema (Aguar and Sala 1999; Puigdefábregas et al. 1999; Urgeghe et al. 2010).

La estructura espacial de la vegetación es, en cualquier caso, dinámica. La inercia y el refuerzo de un cierto patrón por los procesos fuente-sumidero se contrarrestan por la muerte de las plantas que contribuyen a la mancha de vegetación y por la colonización de los espacios desnudos, facilitado por la mejora de las propiedades del suelo en la vecindad de las manchas y por la acumulación de sedimentos finos y ricos en nutrientes aguas arriba o cara al viento de las mismas. El resultado es el recambio o desplazamiento paulatino de las manchas de vegetación (Sánchez y Puigdefábregas 1994; Deblauwe et al. 2012) que contribuye a cierta homogeneización de las propiedades del suelo. La tensión entre los procesos que diluyen y los que refuerzan el patrón determina el grado de contraste entre las dos fases del mosaico, lo que se ha propuesto como indicador del estado funcional del ecosistema (Puigdefábregas et al. 1999).

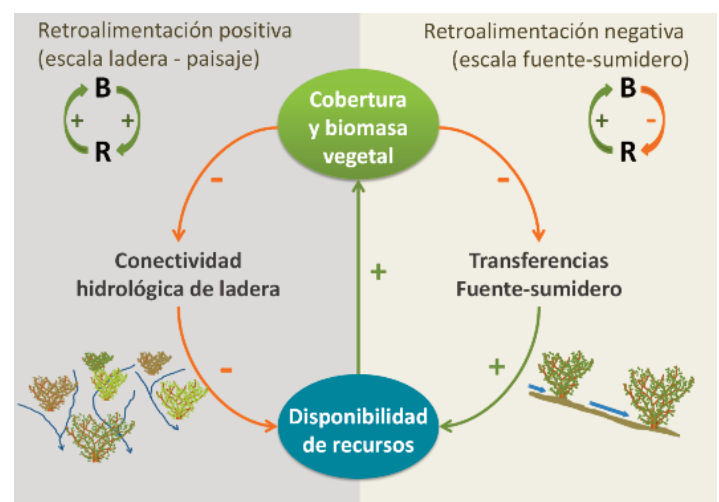


Figura 2. Retroalimentación ecohidrológica entre la cantidad de vegetación y la disponibilidad de recursos mediada por la conectividad hidrológica a la escala de ladera (retroalimentación positiva, izquierda) y a la escala de las unidades fuente-sumidero constituidas por cada mancha de vegetación y su área de drenaje de suelo desnudo (retroalimentación negativa, derecha). R y B representan recursos y biomasa, respectivamente.

Figure 2. Ecohydrological feedbacks between vegetation amount and resource availability mediated by the hydrological connectivity at the hillslope-landscape scale (positive feedback, left) and at the source-sink unit scale consisting of each vegetation patch and its drainage bare-soil area (local negative feedback, right). R and B represent resources and biomass, respectively.

Conectividad y desertificación

La desertificación, o degradación de las tierras áridas, implica comúnmente una pérdida persistente de productividad biológica y otros servicios ecosistémicos, resultado de una explotación no sostenible de recursos por presiones de naturaleza biofísica o socioeconómica (MEA 2005; Verstraete et al. 2009). La medida en la que los cambios en la estructura del paisaje median en esa pérdida se explica bien mediante el concepto de conectividad ecohidrológica (Ludwig y Tongway 1995; Turnbull et al. 2008). El foco sobre la conectividad se justifica por su relación no lineal con la cobertura vegetal, de forma que captura mejor que ésta última la sinergia de los múltiples impactos que causa una reducción de la cubierta vegetal (e.g., reducción de la capacidad de infiltración y aumento de la erosión del suelo; aumento de la velocidad, energía erosiva y capacidad de transporte de sedimentos de la escorrentía) y la respuesta no lineal del sistema a la reducción en la cobertura vegetal (Davenport et al. 1998; Okin et al. 2009; Moreno-de las Heras et al. 2012). La conectividad de paisaje manifiesta respuestas de tipo umbral en la medida que una pérdida o ganancia mínima de cierto tipo de hábitat alrededor de una proporción umbral crítica puede suponer la conexión o desconexión global de dicho tipo de hábitat en el paisaje de referencia. En este sentido, se han propuesto índices de conectividad basados en el concepto de percolación (e.g., Gardner et al. 1987). Sin embargo, en el contexto de la degradación de zonas áridas, las dinámicas de tipo umbral no se fundamentan necesariamente en el concepto de percolación sino en la existencia de valores críticos de cubierta vegetal por debajo de los cuales se intensifica notablemente la producción de escorrentía y la erosión, de tal forma que las entradas de recursos al sistema y el crecimiento de la vegetación no pueden compensar las pérdidas y el sistema pasa a un estado degradado acorde con la nueva disponibilidad de recursos (MEA 2005; Mayor et al. 2013; Saco et al. 2020). Merece la pena destacar que, dada la relación no lineal inversa de la conectividad del suelo desnudo y la cobertura vegetal (Rodríguez et al. 2018), un pequeño aumento de la proporción de suelo desnudo en un sistema con valores altos de cubierta vegetal apenas modificará la conectividad ecohidrológica, mientras que un cambio similar en condiciones de baja cobertura vegetal puede suponer un aumento substancial de la conectividad (Fig. 3), lo que explicaría un cambio acusado del comportamiento hidrológico sin necesidad de invocar valores críticos específicos para los que no siempre se puede encontrar una justificación biofísica clara.

Una respuesta eco-hidro-geomorfológica no lineal a la reducción de la cubierta vegetal es coherente con el marco teórico de la desertificación, que ha adoptado la no linealidad causa-efecto como fundamento epistemológico (Reynolds et al. 2011). La desertificación implica, además, un cambio significativo de estado y un cierto grado de persistencia o estabilidad del estado degradado, al menos a una escala temporal de unas pocas generaciones, aún en el caso de que cese o se reduzca la presión causante de la degradación (D'Odorico et al. 2013). Desde esta perspectiva, la desertificación responde a un modelo de cambio de régimen, de transición entre estados estables, con dinámicas que pueden manifestar histéresis y bi-estabilidad (Scheffer y Carpenter 2003). Las transiciones entre estados alternativos estables requieren procesos con una fuerte retroalimentación positiva (Rietkerk y van de Koppel 1997). Por el contrario, la retroalimentación negativa (es decir, con efectos recíprocos que difieren en el signo) contribuye a estabilizar las variables de estado alrededor de los puntos de equilibrio (Lenton 2013). Si las perturbaciones o el estrés continuado reducen la cubierta vegetal en un paisaje árido, el cambio asociado en la conectividad del suelo desnudo puede desencadenar una retroalimentación positiva que conduzca a la degradación (Mayor et al. 2013), pero puede reforzar también el proceso de retroalimentación negativa asociado a la dinámica fuente-sumidero por el que el crecimiento de las manchas de vegetación reduce la conectividad de suelo desnudo (Fig. 2). De acuerdo con este marco conceptual, la interacción de los dos bucles de retroalimentación condicionaría la probabilidad de cambios de régimen en el ecosistema, que aumentaría cuanto mayor sea la fortaleza de la

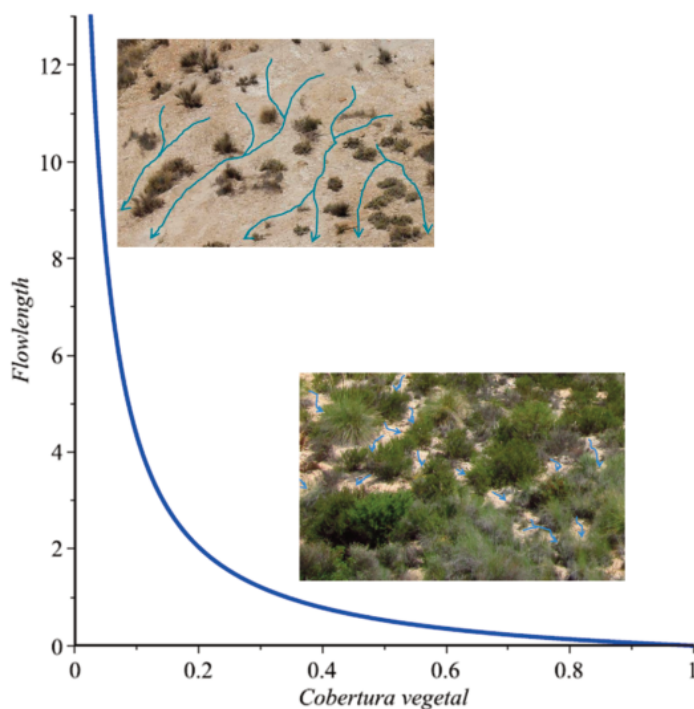


Figura 3. Valor esperado para el índice de conectividad Flowlength en función de la cobertura vegetal para una parcela de pendiente constante (adaptado de Rodríguez et al., 2018), e imágenes de un paisaje disfuncional con alta conectividad y fugas de recursos y un paisaje de baja conectividad conservador de recursos.

Figure 3. Expected value of the connectivity index Flowlength as function of vegetation cover, for a constant slope plot (adapted from Rodríguez et al. 2018), and images of a high-connectivity dysfunctional leaky landscape and a low-connectivity resource conserving landscape.

retroalimentación positiva respecto a la negativa (Mayor et al. 2019). Un avariedad de factores puede afectar de forma diferencial los dos tipos de retroalimentación. Por ejemplo, un cambio climático que lleve a un aumento de la concentración de las precipitaciones en el tiempo, con una mayor contribución de lluvias de gran volumen o intensidad, aumentaría la producción y la longitud de los flujos de escorrentía (e.g., Mayor et al. 2008), así como una saturación rápida de la capacidad sumidero de las manchas de vegetación, a partir de la cual el flujo de agua superficial alimentaría esencialmente la pérdida de recursos y, de este modo, la retroalimentación positiva global y la probabilidad de degradación. De forma similar, en sistemas con suelos muy erosionables, proclives a la formación de regueros, se pueden promover cambios en la microtopografía que hagan que la escorrentía circunvale las manchas de vegetación (Saco et al. 2020), disminuyendo las entradas de recursos a las mismas, y reforzando así la retroalimentación positiva de pérdida de recursos y vegetación frente a la capacidad de control ejercida por la retroalimentación negativa.

A pesar de que la cobertura vegetal es uno de los mejores indicadores del estado funcional de los ecosistemas áridos, su respuesta a un estrés creciente no suele anticipar posibles cambios bruscos en el estado del sistema (Berdugo et al. 2017). La conectividad ecohidrológica ha demostrado ser un buen indicador de la función hidrológica de los ecosistemas áridos y de los cambios ecohidrológicos asociados a la desertificación (Mayor et al. 2013; Stewart et al. 2014). Recientemente, se han propuesto indicadores basados en la conectividad que capturan un aumento adicional en la agregación del suelo desnudo (añadido al que cabría esperar de la simple pérdida de cobertura vegetal) anticipando los saltos bruscos a un estado degradado (Rodríguez et al. 2018). Estos indicadores tienen un fundamento mecanicista, permiten separar el papel de la cobertura y el de la estructura espacial de la vegetación y son aplicables a cualquier tipo de patrón de vegetación (i.e., regular o irregular), propiedades que no se dan conjuntamente en otros indicadores de alerta temprana (Génin et al. 2018).

Gestión de la conectividad para controlar la degradación y fomentar la recuperación de zonas áridas degradadas

El papel de la conectividad ecohidrológica en el funcionamiento de los ecosistemas y paisajes áridos justifica la importancia de su control en la gestión del territorio y en la restauración de zonas degradadas. La manipulación de la conectividad ecohidrológica es común en la práctica agrícola desde antiguo (Beckers et al. 2013). Las plantaciones en terrazas, los subsolados en líneas de contorno y el uso de microcuencas en la restauración forestal son prácticas importadas de la agricultura que atienden al papel de la conectividad hidrológica, pero, en general, la manipulación o el aprovechamiento intencionado de la conectividad ecohidrológica en la gestión y restauración de zonas áridas naturales o seminaturales es limitado y está aún por explotar (Bainbridge 2007; Valdecantos et al. 2014; Stavi et al. 2020).

Considerando el componente ecohidrológico de la desertificación, una conectividad disfuncional sería aquella en la que el flujo de recursos asociado a la conectividad del suelo desnudo a escala de ladera o paisaje no puede ser absorbido por el efecto sumidero de la vegetación y la productividad asociada al mismo. Las actuaciones para el control de la degradación o la restauración del sistema degradado irían, por tanto, encaminadas a interrumpir la conectividad global del suelo desnudo (por ejemplo, creando nuevos sumideros), fomentar la dinámica fuente-sumidero o potenciar la capacidad de sumidero de las manchas de vegetación. Es decir, las actuaciones buscarían fortalecer la retroalimentación ecohidrológica negativa a escala de mancha con respecto a la retroalimentación positiva global del sistema (Mayor et al. 2019).

En sus trabajos pioneros sobre el control de la conectividad del suelo desnudo como técnica de restauración de zonas áridas degradadas, David Tongway y John Ludwig mostraron que la simple creación de obstáculos al viento y a la escorrentía mediante ramas apiladas sobre el suelo mejoraba las condiciones microclimáticas e incrementaba la capacidad de infiltración, la actividad biológica, las poblaciones de fauna del suelo y el carbono y nitrógeno del suelo protegido por las ramas, promoviendo el establecimiento de herbáceas perennes y, en general, restableciendo manchas de vegetación funcionales (Ludwig y Tongway 1996; Tongway y Ludwig 1996). Otros trabajos posteriores han confirmado el potencial de la creación artificial de sumideros a partir de ramas, restos orgánicos, o estructuras artificiales como técnica de restauración de bajo coste para zonas áridas (Fick et al. 2016; Kimiti et al. 2017). Estas estructuras pueden, además, facilitar la entrada de especies de interés dispersadas por especies frugívoras que utilizan las pilas de ramas como percha (Castillo-Escrivà et al. 2019). Una función sumidero eficaz requiere, además de la obstrucción de la escorrentía o el viento, que se aumente la capacidad del suelo para absorber los recursos aportados (Urgeghe et al. 2021). La vegetación introducida, o que colonice espontáneamente los sumideros creados artificialmente, tiene el potencial de mejorar la estructura del suelo, pero este papel de las plantas como “ingenieras del ecosistema” requiere tiempo. De ahí las técnicas de revegetación de medios áridos que incorporan la creación de pequeñas trincheras, microcuencas o estructuras que fomenten la infiltración de agua en profundidad (Valdecantos et al. 2014; Kimiti et al. 2017) para potenciar la función sumidero en las fases iniciales de la actuación. Paralelamente, puede potenciarse el flujo fuente-sumidero con la ayuda de pequeñas láminas impermeables aguas arriba de los hoyos de plantación (Fuentes et al. 2017).

Para el control de la conectividad ecohidrológica mediante revegetación, es recomendable el uso de especies cuyos rasgos funcionales favorezcan la captura y el uso de los recursos transportados por la escorrentía. Por ejemplo, muchas gramíneas perennes con un modelo de crecimiento en macolla y las especies leñosas con una arquitectura aérea densa en contacto con la superficie del suelo son muy efectivas en la captura de escorrentía (Bochet et al. 1999; Mayor et al. 2009). Sin embargo, las entradas

de escorrentía sólo se traducen en crecimiento de la vegetación cuando el aumento en la humedad del suelo alcance la profundidad donde se sitúa el grueso del sistema radical de las plantas. Las especies de enraizamiento superficial, como gramíneas o arbustos pequeños, podrían hacer un uso eficiente de los flujos fuente-sumidero en el caso de aportes de escorrentía poco cuantiosos que humedezcan el horizonte edáfico superficial (Pockman y Small 2010), mientras que las mayores beneficiarias de eventos de escorrentía de cierta magnitud serían las especies leñosas con sistemas radicales relativamente profundos, las cuales pueden contribuir, a su vez, a llevar el agua infiltrada a mayor profundidad (Whitford y Duval 2020). El aumento de la intensidad de las lluvias proyectado para zonas áridas (IPCC 2014) podría resultar, por tanto, en una ventaja competitiva para las especies leñosas de enraizamiento profundo, siempre que esta escorrentía pueda ser capturada de forma efectiva en superficie, ya sea por la capa de hojarasca, las partes bajas del dosel o plantas de otras especies con las que coexistan en la mancha de vegetación. En este sentido, revegetar con especies “ingenieras” y “nodrizas”, con gran potencial para mejorar la estructura y fertilidad del suelo y facilitar el establecimiento de otras especies (Pugnaire et al. 1996; Maestre et al. 2003), o crear manchas que combinen especies con rasgos ecohidrológicos contrastados pueden ser soluciones de éxito en medios áridos.

En relación a la creación de sumideros como técnica de restauración, es relevante conocer cuáles serían los tamaños de mancha y la proporción y distribución espacial de fuentes y sumideros más eficaces. La evidencia experimental sugiere que los patrones espaciales de grano fino (mayor densidad de manchas pequeñas) son más eficientes que los patrones de textura más gruesa (baja densidad de manchas grandes) en el control de la redistribución de agua y sedimentos y su conservación en el sistema (Puigdefábregas 2005; Bautista et al. 2007). Sin embargo, las manchas de vegetación pequeñas tienen una capacidad limitada para capturar flujos de escorrentía, que pueden fácilmente circunvalarlas, y para incrementar la capacidad del suelo bajo su dosel para actuar de sumidero de recursos (Tongway y Hindley 2004). Svejcar et al. (2015) determinaron que las manchas con tamaños intermedios (20-60 cm de diámetro mayor) de la gramínea perenne *Bouteloua eriopoda* eran las más eficaces en traducir recursos en reproducción. Usando un modelo espacialmente explícito, Berghuis et al. (2020) encontraron también una relación unimodal entre el tamaño de sumideros artificiales distribuidos de forma regular sobre una ladera de suelo desnudo y la biomasa vegetal promovida por esta acción. El crecimiento y el estado general de las plantas en una mancha de vegetación dependen positivamente del tamaño de su área fuente (Urgeghe y Bautista 2015), pero esta relación tiende a un valor máximo cuando se satura la capacidad sumidero de la mancha (Smanis et al. 2021), abundando en la idea de una proporción óptima de fuentes y sumideros (Puigdefábregas et al. 1999). Algunos trabajos con modelos muestran, sin embargo, que coberturas iniciales de sumideros muy bajas puede ser suficiente para desencadenar el restablecimiento de una cubierta vegetal discontinua en el ecosistema (Mayor et al. 2019; Berghuis et al. 2020).

En resumen, actuaciones con un coste relativamente bajo aplicadas en las laderas, que refuercen o creen nuevas áreas sumidero, con un patrón espacial que imite los patrones naturales funcionales o que, en su defecto, siga patrones regulares que maximicen el aprovechamiento de los flujos de escorrentía (e.g., patrones al tresbolillo, de líneas discontinuas escalonadas, etc.), y que refuercen los procesos de retroalimentación local asociados a las dinámicas fuente-sumidero, pueden contribuir a la funcionalidad del paisaje y limitar los daños aguas abajo por inundaciones y exportación de sedimentos (Fig. 4), posiblemente en mayor medida que las actuaciones en barrancos y cauces o basadas en grandes infraestructuras (Stavi et al. 2020). No obstante, el potencial de la modificación de la conectividad ecohidrológica para el control de la degradación de zonas áridas o su restauración se extiende también a la escala de cuenca y a la distribución de usos en el territorio.

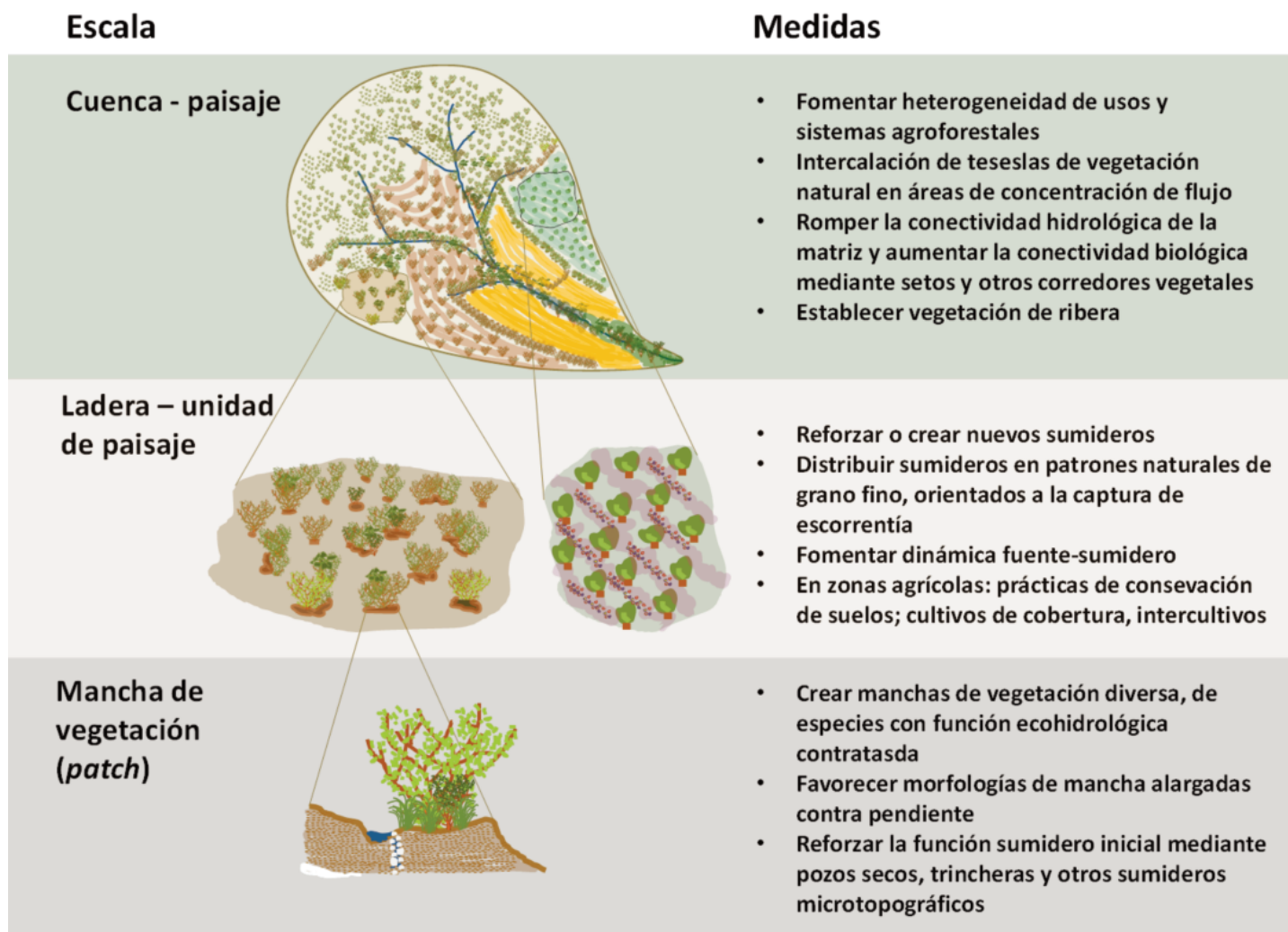


Figura 4. Medidas de gestión de la conectividad ecohidrológica a distintas escalas orientadas al control de la degradación y la restauración de zonas degradadas en ecosistemas y paisajes áridos.

Figure 4. Measures for the management of ecohydrological connectivity aimed at controlling degradation and restoring degraded areas at multiple scales in arid ecosystems and landscapes.

Una gran parte del flujo de agua y sedimentos en las cuencas de zonas áridas se concentra en rutas muy localizadas (Marchamalo et al. 2016). La revegetación de zonas estratégicas a lo largo de dichas rutas se propone como una opción más sostenible y rica en beneficios que la construcción de estructuras artificiales. Dependiendo de la unidad de paisaje que se trate y de su estado de degradación serían recomendables diferentes estructuras vegetales y diferentes especies y grupos funcionales de plantas (Hooke y Sandercock 2012). El objetivo de estas acciones no sería la completa interrupción de la conectividad de sedimentos, que tendría efectos contraproducentes (Fryirs et al. 2007), sino la restauración de una conectividad funcional desde una situación de degradación.

La conectividad ecohidrológica y de paisaje, y el riesgo asociado de degradación, también dependen en gran medida de la distribución espacial de los usos del suelo. Frente a una presión creciente, como la derivada del cambio climático, una intensificación del uso del suelo o una combinación de ambas, una menor conectividad espacial de los usos del suelo, especialmente la de los usos más intensivos, puede reducir el riesgo de colapso del sistema (Van Nes y Scheffer 2005; Zurlini et al. 2014). La intercalación estratégica de teselas con vegetación natural o con un nivel de explotación reducido, como áreas o cinturones forestales, prados, setos, vegetación de ribera y humedales, en un paisaje eminentemente agrícola, así como la transformación de cultivos y pastos en sistemas agroforestales y el uso de cultivos de cobertura y de intercultivos contribuirían a reducir el riesgo de degradación

mediado por la conectividad hidrológica o por la propagación espacial de factores de presión (Sun et al. 2007). Paralelamente, se contribuiría a la conservación de paisajes culturales y la provisión de una mayor variedad de servicios ecosistémicos (Rey Benayas y Bullock 2012). Más aún, la interrupción de la conectividad hidrológica de la matriz del paisaje puede, a su vez, crear corredores y teselas de hábitat que aumenten la permeabilidad de la matriz para una gran variedad de especies (Nopper et al. 2017), facilitando su conservación y adaptación al cambio climático (Krosby et al. 2010). Combinar, por tanto, los enfoques biológicos y ecohidrológicos en la gestión de la conectividad para combatir la degradación de medios áridos y mejorar su resiliencia frente al cambio climático tiene un enorme potencial.

La transformación de los ecosistemas y paisajes áridos degradados o en riesgo de desertificación en sistemas funcionales que maximicen la conservación de recursos, faciliten la conservación de la biodiversidad y las respuestas adaptativas al cambio climático y que proporcionen un beneficio económico sostenible es el gran reto al que se enfrentan las regiones áridas del planeta, un reto al que puede contribuir una buena gestión de la conectividad.

Contribución de los autores

Susana Bautista: Conceptualización, Análisis de la literatura y Redacción. Ángeles G Mayor: Conceptualización, Análisis de la literatura y Redacción.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto DRYEX2 (CGL2017-89804-R), financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Ali, G.A., Roy, A.G. 2009. Revisiting hydrologic sampling strategies for an accurate assessment of hydrologic connectivity in humid temperate systems. *Geography Compass* 3: 350-74.
- Bainbridge, D.A. 2007. A guide for desert and dryland restoration: new hope for arid lands. Island Press. Washington, DC, Estados Unidos.
- Bautista, S., Mayor, A.G., Bourakhouadar, J., Bellot, J. 2007. Plant spatial pattern predicts hillslope runoff and erosion in a semiarid Mediterranean landscape. *Ecosystems* 10(6): 987-998.
- Beckers, B., Berking, J., Schütt, B. 2013. Ancient water harvesting methods in the drylands of the Mediterranean and Western Asia. *eTopoi Journal for Ancient Studies* 2: 145-164.
- Berdugo, M., Kéfi, S., Soliveres, S., Maestre, F.T. 2017. Plant spatial patterns identify alternative ecosystem multifunctionality states in global drylands. *Nature Ecology and Evolution* 1: 0003.
- Berghuis, P.M.J., Mayor, A.G., Rietkerk, M., Baudena, M. 2020. More is not necessarily better: The role of cover and spatial organization of resource sinks in the restoration of patchy drylands. *Journal of Arid Environment* 183: 104282.
- Bhark, E.W., Small, E.E. 2003. Association between plant canopies and the spatial patterns of infiltration in shrubland and grassland of the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Ecosystems* 6: 185-196.
- Bochet, E. 2015. The fate of seeds in the soil: a review of the influence of overland flow on seed removal and its consequences for the vegetation of arid and semiarid patchy ecosystems. *Soil* 1: 131-146.
- Bochet, E., Rubio, J.L., Poesen, J. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena* 38(1): 23-44.
- Boer, M., Puigdefábregas, J. 2005. Effects of spatially structured vegetation patterns on hillslope erosion in a semiarid Mediterranean environment: a simulation study. *Earth Surface Processes and Landforms* 30: 149-167.
- Bracken, L.J., Croke, J. 2007. The concept of hydrological connectivity and its contribution to understanding runoff-dominated geomorphic systems. *Hydrological Processes* 21: 1749-1763.
- Cammeraat, L.H. 2002. A review of two strongly contrasting geomorphological systems within the context of scale. *Earth Surface Processes and Landforms* 27: 1201-1222.
- Castillo-Escrivà, A., López-Iborra, G.M., Cortina, J., Tormo, J. 2019. The use of branch piles to assist in the restoration of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology* 27: 102-108.
- Chamizo, S., Cantón, Y., Rodríguez-Caballero, E., Domingo, F., Escudero, A. 2012. Runoff at contrasting scales in a semiarid ecosystem: A complex balance between biological soil crust features and rainfall characteristics. *Journal of Hydrology* 452-453: 130-138.
- Charley, J.L., West, N.E. 1975. Plant-induced soil chemical patterns in some shrub-dominated semi-desert ecosystems of Utah. *Journal of Ecology* 63: 945-963.
- Chorley, R.J., Kennedy, B.A. 1971. *Physical Geography: A Systems Approach*. Prentice-Hall International, London, Reino Unido.
- CMS 2020. *Improving ways of addressing connectivity in the conservation of migratory species*. Resolution 12.26 (REV.COP13), Gandhinagar, India. UNEP/CMS/COP13/CRP 26.4.4. Disponible en: https://www.cms.int/sites/default/files/document/cms_cop13_crp26.4.4_addressing-connectivity-in-conservation-of-migratory-species_e_0.docx [Accedido 15 de abril de 2021].
- Cortina, J., Martín, N., Maestre, F.T., Bautista, S. 2010. Disturbance of the biological soil crusts and performance of *Stipa tenacissima* in a semiarid Mediterranean steppe. *Plant and Soil* 334: 311-322.
- Couteron, P., Lejeune, O. 2001. Periodic spotted patterns in semi-arid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology* 89: 616-628.
- D'Odorico, P., Bhattachan, A., Davis, K.F., Ravi, S., Runyan, C.W. 2013. Global desertification: Drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources* 51: 326-344.
- Davenport, D.W., Breshears, D.D., Wilcox, B.P., Allen, C.D. 1998. Viewpoint: sustainability of piñon-juniper ecosystems - a unifying perspective of soil erosion thresholds. *Journal of Range Management* 51: 231-240.
- Deblauwe, V., Couteron, P., Bogaert, J., Barbier, N. 2012. Determinants and dynamics of banded vegetation pattern migration in arid climates. *Ecological Monographs* 82 (1): 3-21.
- Domingo, F., Villagarcía, L., Brenner, A.J., Puigdefábregas, J. 2000. Measuring and modelling the radiation balance of a heterogeneous shrubland. *Plant, Cell and the Environment* 23: 27-38.
- Fick, S.E., Decker, C., Duniway, M.C., Miller, M.E. 2016. Small-scale barriers mitigate desertification processes and enhance plant recruitment in a degraded semi-arid grassland. *Ecosphere* 7(6): e01354.
- Fryirs, K.A., Brierley, G.J., Preston, N.J., Kasai, M. 2007. Buffers, barriers and blankets: The (dis)connectivity of catchment-scale sediment cascades. *Catena* 70: 49-67.
- Fuentes, D., Smanis, A., Valdecantos, A. 2017. Recreating sink areas on semiarid degraded slopes by restoration. *Land Degradation and Development* 28: 1005-1015.
- García-Fayos, P., Cerdà, A., Recatalá, T.M., Calvo A. 1995. Seed population dynamics on badland slopes in SE Spain. *Journal of Vegetation Science* 6: 691-696.
- García-Moya, E., McKell, C.M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- Gardner, R.H., Milne, B.T., Turner, M.G., O'Neill, R.V., 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology* 1: 19-28.
- Génin, A., Majumder, S., Sankaran, S., Danet, A., Guttal, V., Schneider, F.D., Kéfi, S. 2018. Monitoring ecosystem degradation using spatial data and the r package spatial warnings. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 2067-2075.
- Goodrich, D.C., Kepner, W.G., Levick, L.R., Wigginton, P.J.Jr. 2018. Southwestern intermittent and ephemeral stream connectivity. *Journal of the American Water Resources Association (JAWRA)* 17-0074-P: 1-23.
- Harvey, A.M. 2002. Effective timescales of coupling within fluvial systems. *Geomorphology* 44: 175-201.
- Hooke, J.M. 2003. Coarse sediment connectivity in river channel systems: a conceptual framework and methodology. *Geomorphology* 56: 79-94.
- Hooke, J.M., Sandercock, P. 2012. Use of vegetation to combat desertification and land degradation: Recommendations and guidelines for spatial strategies in Mediterranean lands. *Landscape and Urban Planning* 107(4): 389-400.
- IPCC 2014. *Climate Change 2014: Synthesis report*. En Pachauri, R.K., Meyer, L.A. (eds.) *Contribution of Work Groups I, II, III to Fifth Assessment Report Intergovernmental Panel on Climate Change*. Core Write Team. Ginebra, Suiza.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., van Baalen, M., Loreau, M. 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71: 367-79.
- Kimiti, D.W., Riginos, C., Belnap, J. 2017. Low-cost grass restoration using erosion barriers in a degraded African rangeland. *Restoration Ecology* 25: 376-84.
- King, E.G., Franz, T.E., Caylor, K.K. 2012. Ecohydrological interactions in a degraded two-phase mosaic dryland: Implications for regime shifts, resilience, and restoration. *Ecohydrology* 5:733.
- Klausmeier, C.A. 1999. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *Science* 284(5421): 1826-1828.
- Krosby, M., Tewksbury, J., Haddad, N.M., Hoekstra, J. 2010. Ecological connectivity for a changing climate. *Conservation Biology* 24(6): 1686-1689.
- Lavee, H., Imeson, A.C., Sarah, P. 1998. The impact of climate change on geomorphology and desertification along a Mediterranean-arid transect. *Land Degradation and Development* 9: 407-422.
- Lenton, T.M. 2013. Environmental tipping points. *Annual Review of Environment and Resources* 38:1-29.
- Loreau, M., Daufresne, T., Gonzalez, A., Gravel, D., Guichard, F., Leroux, S.J., Loeuille, N., et al. 2013. Unifying sources and sinks in ecology and Earth sciences. *Biological Reviews* 88: 365-379.
- Lovett, G.M., Jones, C.G., Turner, M.G., Weathers, K.C. eds. 2005. *Ecosystem function in heterogeneous landscapes*. Springer-Verlag, New York, Estados Unidos.

- Ludwig, J.A., Tongway, D.J. 1995. Spatial organisation of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology* 10: 51-63.
- Ludwig, J.A., Tongway, D.J. 1996. Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. II. Restoring vegetation patches. *Restoration Ecology* 4: 398-406.
- Ludwig, J., Wilcox, B.P., Breshears, D.D., Tongway, D.J., Imeson, A.C. 2005. Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology* 86: 288-97.
- Ludwig, J.A., Bastin, G.N., Chewings, V.H., Eager, R.W., Liedloff, A.C. 2007. Leakiness: A new index for monitoring the health of arid and semiarid landscapes using remotely sensed vegetation cover and elevation data. *Ecological Indicators* 7: 442-454.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., Bladé, C., Bellot, J., Vallejo, R. 2003. Bases ecológicas para la restauración de los espartales semiáridos degradados. *Revista Ecosistemas* 12 (1). <https://revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/333>
- Magliano, P.N., Whitworth-Hulse, J.I., Baldi, G. 2019. Interception, throughfall and stemflow partition in drylands: Global synthesis and meta-analysis. *Journal of Hydrology* 568: 638-645.
- Marchamalo, M., Hooke, J.M., Sandercock, P.J. 2016. Flow and sediment connectivity in semi-arid landscapes in SE Spain: Patterns and controls. *Land Degradation and Development* 27: 1032-1044.
- McGarigal, K., Marks, B.J. 1995. FRAGSTATS: *Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, OR, Estados Unidos.
- Mayor, A.G., Bautista, S., Small, E.E., Dixon, M., Bellot, J. 2008. Measurement of the connectivity of runoff source areas as determined by vegetation pattern and topography: a tool for assessing potential water and soil losses in drylands. *Water Resources Research* 44: 1-13.
- Mayor A.G., Bautista, S., Bellot, J. 2009. Factors and interactions controlling infiltration, runoff, and soil loss at the microscale in a patchy Mediterranean semiarid landscape. *Earth Surface Processes and Landforms* 34: 1702-1711.
- Mayor A.G., Kéfi, S., Bautista, S., Rodríguez, F., Carteni, F., Rietkerk, M. 2013. Feedbacks between vegetation pattern and resource loss dramatically decrease ecosystem resilience and restoration potential in a simple dryland model. *Landscape Ecology* 28: 931-942.
- Mayor, A.G., Bautista, S., Rodríguez, F., Kéfi, S. 2019. Connectivity-mediated ecohydrological feedbacks and regime shifts in drylands. *Ecosystems* 22: 1497-1511.
- MEA, Millennium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Desertification Synthesis*. World Resource Institute, Washington DC.
- Meloni, F., Civieta, B.F., Zaragoza, J.A., Moraza, M.L., Bautista, S. 2020. Vegetation pattern modulates ground arthropod diversity in semi-arid Mediterranean steppes. *Insects* 11(1): 59.
- Moreno de las Heras, M., Saco, P.M., Willgoose, G.R., Tongway, D. 2012. Variations in hydrological connectivity of Australian semiarid landscapes indicate abrupt changes in rainfall-use efficiency of vegetation. *Journal of Geophysical Research* 117: G03009.
- Navarro-Cano, J.A., Verdú, M., García, C. Goberna, M. 2015. What nurse shrubs can do for barren soils: rapid productivity shifts associated with a 40 years ontogenetic gradient. *Plant and Soil* 388: 197-209.
- Nopper, J., Lauströer, B., Rödel, M.-O., Ganzhorn, J.U. 2017. A structurally enriched agricultural landscape maintains high reptile diversity in sub-arid south-western Madagascar. *Journal of Applied Ecology* 54 (2): 480-488.
- Noy Meir, I. 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 195-214.
- Okin, G.S., Parsons, A.J., Wainwright, J., Herrick, J.E., Bestelmeyer, B.T., Peters, D.C., Fredrickson, E.L. 2009. Do changes in connectivity explain desertification? *BioScience* 59: 237-44.
- Okin, G.S., Moreno de Las Heras, M., Saco, P.M., Throop, H.L., Vivoni, E.R., Parsons, A.J., et al. 2015. Connectivity in dryland landscapes: shifting concepts of spatial interactions. *Frontiers in Ecology and Environment* 13: 20-27.
- Pockman, W.T., Small, E.E. 2010. The influence of spatial patterns of soil moisture on the grass and shrub responses to a summer rainstorm in a Chihuahuan desert ecotone. *Ecosystems* 13: 511-525.
- Puigdefábregas, J. 2005. The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Earth Surface Processes and Landforms* 30: 133-147.
- Puigdefábregas, J., Sole, A., Gutierrez, L., Del Barrio, G., Boer, M. 1999. Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in Southeast Spain. *Earth Science Reviews* 48: 39-70.
- Pugnaire, F.I., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S.C., Incoll, L.D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Rey Benayas, J.M., Bullock, J.M. 2012. Restoration of biodiversity and ecosystem services on agricultural land. *Ecosystems* 15: 883-889.
- Reynolds, J.F., Grainger, A., Stafford-Smith, D.M., Bastin, G., Garcia-Barrios, L., Fernández, R.J., Janssen, M.A., et al. 2011. Scientific concepts for an integrated analysis of desertification. *Land Degradation and Development* 22: 166-183.
- Rietkerk, M., van de Koppel, J. 1997. Alternative stable states and threshold effects in semi-arid grazing systems. *Oikos* 79: 69-76.
- Rietkerk, M., van de Koppel, J. 2008. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 23(3): 169-175.
- Rietkerk, M., Dekker, S.C., De Ruiter, P.C., van de Koppel, J. 2004. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305: 1926-1929.
- Rodríguez, F., Mayor A.G., Rietkerk, M., Bautista, S. 2018. A null model for assessing the cover-independent role of bare soil connectivity as indicator of dryland functioning and dynamics. *Ecological Indicators* 94: 512-19.
- Saco, P.M., Rodríguez, J.F., Moreno de las Heras, M., Keesstra, S., Azadi, S., Sandi, S., Baartman, J., et al. 2020. Using hydrological connectivity to detect transitions and degradation thresholds: Applications to dryland systems. *Catena* 186: 104354
- Sagi, N., Grünzweig, J. M., Hawlena, D. 2019. Burrowing detritivores regulate nutrient cycling in a desert ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286: 20191647.
- Sánchez, G., Puigdefábregas, J. 1994. Interaction between plant growth and sediment movement in semi-arid slopes. *Geomorphology* 9: 243-260.
- Scheffer, M., Carpenter, S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 648-656.
- Smanis, A., David Fuentes, D., Fuente, P., Valdecantos, A. 2021. How far surface water fluxes determine restoration success in Mediterranean degraded areas? Implications for dryland precision restoration. *Journal of Arid Environments* 187: 104445.
- Stavi, I., Siad, S.M., Kyriazopoulos, A.P., Halbac-Cotoara-Zamfir, R. 2020. Water runoff harvesting systems for restoration of degraded rangelands: A review of challenges and opportunities. *Journal of Environmental Management* 255: 109823.
- Stewart, J., Parsons, A.J., Wainwright, J., Okin, G.S., Bestelmeyer, B.T., Fredrickson, E.L., Schlesinger, W.H. 2014. Modeling emergent patterns of dynamic desert ecosystems. *Ecological Monographs* 84: 373-410.
- Sun, D., Dawson, R., Li, H., Wei, R., Li, B. 2007. A landscape connectivity index for assessing desertification: a case study of Minqin County, China. *Landscape Ecology* 22: 532-543.
- Svejcar, L.N., Bestelmeyer, B.T., Duniway, M.C., James, D.K. 2015. Scale-dependent feedbacks between patch size and plant reproduction in desert grassland. *Ecosystems* 18:146-53.
- Tongway, D.J., Ludwig, J.A. 1996. Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. I. Restoring productive soil patches. *Restoration Ecology* 4: 388-397.
- Tongway, D.J., Hindley, N., 2004. *Landscape Function Analysis: Procedures for Monitoring and Assessing Landscapes*. CSIRO Publishing, Brisbane, Australia.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-73.
- Tischendorf, L. Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90: 7-19.
- Turing, A.M. 1952. The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 237(641): 37-72.
- Turnbull, L., Wainwright, J., Brazier, R.E. 2008. A conceptual framework for understanding semi-arid land degradation: ecohydrological interactions across multiple space and time scales. *Ecohydrology* 1: 23-34
- Uezu, A., Metzger, J.P., Vielliard, J.M.E. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic forest bird species. *Biological Conservation* 123: 507-519.
- UNEP 1992. *World Atlas of Desertification*. Edward Arnold, London, Reino Unido.

- Urgeghe, A.M., Bautista, S. 2015. Size and connectivity of upslope runoff-source areas modulate the performance of woody plants in Mediterranean drylands. *Ecohydrology* 8:1292-303.
- Urgeghe, A.M., Breshears, D.D., Martens, S.N., Beeson, P.C. 2010. Redistribution of runoff among vegetation patch types: on ecohydrological optimality of herbaceous capture of run-on. *Rangeland Ecology and Management* 63: 497-504.
- Urgeghe, A.M., Mayor, A.G., Turrión, D., Rodríguez, F., Bautista, S. 2021. Disentangling the independent effects of vegetation cover and pattern on runoff and sediment yield in dryland systems – Uncovering processes through mimicked plant patches. *Journal of Arid Environment* 193: 104585.
- Valdecantos, A., Fuentes, D., Smanis, A., Llovet, J., Morcillo, L., Bautista, S. 2014. Effectiveness of low cost planting techniques for improving water availability to *Olea europaea* seedlings in degraded drylands. *Restoration Ecology* 22(3): 327-335.
- Van Nes, E.H., Scheffer, M., 2005. Implications of spatial heterogeneity for cata-strophic regime shifts in ecosystems. *Ecology* 86, 1797-1807.
- Verstraete, M.M., Scholes, R.J., Smith, M.S. 2009. Climate and desertification: looking at an old problem through new lenses. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 421-28.
- von Hardenberg, J., Meron, E., Shachak, M., Zarmi, Y. 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters* 87: 198101.
- Whitford, W.G., Duval, B. 2020. *Ecology of Desert Systems*, 2^a ed. Academic Press, San Diego, California.
- With, K.A., Gardner, R.H., Turner, M.G. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151-169.
- Zurlini, G., Jones, K.B., Riitters, K.H., Li, B-L., Petrosillo, I. 2014. Early warning signals of regime shifts from cross-scale connectivity of land-cover patterns. *Ecological Indicators* 45: 549-560