

El papel de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación

J.M. Herrera^{1,2}

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

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

➤ Recibido el 15 de enero de 2011, aceptado el 5 de abril de 2011.

Herrera, J.M. (2011). El papel de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas* 20(2-3):21-34.

Durante décadas, el estudio de los efectos de la fragmentación de hábitat sobre la biodiversidad ha estado dominado por los principios de la teoría de biogeografía de islas (TBI). Este modelo aplicado a los hábitats terrestres asume que los patrones de ocupación de las especies responden únicamente a las características de los fragmentos y que la matriz (el área donde se encuentran inmersos los fragmentos) es estructuralmente homogénea y ecológicamente neutra. En el presente trabajo, tras hacer una revisión sobre las principales implicaciones que ha tenido esta consideración de la matriz en el desarrollo de teorías ecológicas orientadas a explicar los patrones de ocupación de especies en paisajes fragmentados, discutiré algunos de los trabajos más recientes que aportan evidencia empírica de la influencia de la matriz en la estructura comunitaria dentro y fuera de los fragmentos, así como sobre los procesos ecológicos que se producen en el seno de ecosistemas fragmentados. Por último, en base a las conclusiones de la literatura revisada, propondré algunas directrices que complementan y actualizan las estrategias de conservación orientadas al mantenimiento de la biodiversidad en paisajes fragmentados.

Palabras clave: pérdida de hábitat, procesos ecológicos, biogeografía insular, diseño de reservas

Herrera, J.M. (2011). The role of the matrix in the conservation of biodiversity in fragmented landscapes. From ecological theory to conservation guidelines. *Ecosistemas* 20(2-3):21-34.

During decades, the study of fragmented landscapes has been dominated by the theory of island biogeography (IBT). This paradigm assumes a binary landscape of "habitat" and "non-habitat" where the matrix (the habitat surrounding the native habitat patches of interest) is considered to be uniform, and ecologically neutral. In the present work, I first review the main ecological implications of this interpretation of the matrix on patterns of species occupancy. Second, I highlight the role of the matrix in community structure and ecological processes in fragmented landscapes and underline its importance to enhance our understanding on the functioning of fragmented landscapes. Finally, I will propose conservation guidelines which explicitly incorporate the nature of the matrix in order to improve our ability to conserve species inhabiting human-dominated, fragmented landscapes.

Key words: habitat loss, ecological processes, island biogeography, reserve design

Introducción

La insaciable ocupación del territorio por parte del ser humano está provocando un ritmo jamás conocido de transformación de los sistemas naturales (Lindenmayer y Fischer 2006). Por ejemplo, sólo entre los años 2000 y 2005 se estima que se perdió una media anual de cobertura forestal de 130.000 km², la mayoría con fines ganadero y agrícola y la expansión de zonas urbanas (FAO 2006). No es de extrañar, por tanto, que la pérdida y fragmentación de hábitats estén entre las principales causas de pérdida de biodiversidad a escala planetaria (Baille et al., 2004).

Desde un punto de vista estructural, la fragmentación es un proceso que produce la disgregación de un hábitat continuo en dos o más fragmentos progresivamente empequeñecidos y aislados entre sí por un nuevo hábitat distinto al original denominado matriz (Forman 1995). Tradicionalmente, los paisajes fragmentados fueron descritos como un conjunto de “islas” de hábitat inmersas en un “océano” inhóspito de no-hábitat (Shafer 1990). No en vano, los principios teóricos sobre los que comúnmente se ha asentado el estudio de los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad proceden, en su mayoría, de la teoría de biogeografía de islas (TBI) promulgada por MacArthur y Wilson (1967). La TBI fue desarrollada para explicar la relación entre el área y la cercanía al continente de islas oceánicas, y los patrones de riqueza y diversidad de especies que éstas albergaban. De acuerdo con los principios de la TBI, el número de especies en una isla depende únicamente de su tamaño y grado de aislamiento (medido éste como la distancia entre islas), y representa un equilibrio dinámico entre tasas opuestas de migración y extinción. Islas más grandes y cercanas al continente presentarían un mayor número y diversidad de especies debido a una mayor tasa de colonización y una menor tasa de extinción, y viceversa (MacArthur y Wilson 1967).

Este modelo de islas aplicado a los hábitats terrestres asume por tanto que: (1) las especies responden únicamente a las características de los fragmentos remanentes de hábitat, (2) existe una clara distinción (estructural) entre los fragmentos de hábitat y la matriz, (3) la matriz es estructuralmente homogénea, y (4) no existe flujo de materia ni energía entre los fragmentos y la matriz, y por tanto, ésta última no ejerce ninguna influencia sobre la dinámica interna de los fragmentos. Sin embargo, durante los últimos años numerosos estudios vienen mostrando las limitaciones de la aplicación del modelo de islas sobre paisajes terrestres fragmentados. De hecho, en una excelente revisión llevada a cabo recientemente por Prugh y colaboradores (2008), se muestra que los patrones de ocupación de 785 especies procedentes de los 6 continentes y pertenecientes a distintos taxones (pájaros, mamíferos, invertebrados, reptiles y anfibios) se encuentran escasamente relacionados con el tamaño y grado de aislamiento de los fragmentos de hábitat, a pesar de la existencia de trabajos puntuales donde esto sí ocurre. Así, cada vez con más frecuencia se cuestiona la idoneidad de los principios de la TBI (y en general, la idea de la neutralidad ecológica de la matriz) para predecir la estructura comunitaria en los fragmentos de hábitat resultantes del proceso de fragmentación (Valdés 2011, en este monográfico).

Sin embargo, las limitaciones de la aplicación de los principios de la TBI sobre los paisajes terrestres no deberían sorprendernos dado que incluso en islas oceánicas la asunción de total aislamiento con el ambiente circundante es poco realista. Por ejemplo, Sánchez-Piñero y Polis (2000) analizaron cómo la presencia de aves marinas afectaba a la abundancia y diversidad de un grupo dominante de coleópteros (Tenebrionidae) pertenecientes a diversos grupos tróficos en 25 islas del Golfo de California. Encontraron que las aves marinas (a través de la entrada de nutrientes a las islas principalmente en forma de excrementos y cadáveres), influenciaban enormemente la estructura comunitaria de estos coleópteros, y por tanto suponían un componente central en la dinámica de las islas. En cualquier caso, estas limitaciones se antojan especialmente evidentes en sistemas terrestres donde la matriz puede describirse como un mosaico de hábitats con distinto grado de alteración y destrucción con respecto al hábitat original (McIntyre y Hobbs 1999). De esta manera, dependiendo de su estructura y composición, la matriz podría actuar amortiguando la susceptibilidad de algunas especies hacia características intrínsecas de los fragmentos como el tamaño y grado de aislamiento (Prugh et al. 2008). En este sentido, aquellas especies que son capaces de explotar los recursos de la matriz, o al menos tolerar sus efectos, mantienen poblaciones viables e incluso aumentan en ambientes degradados, con el subsecuente efecto sobre la estructura comunitaria en el interior de los fragmentos de hábitat remanente (Pearson 1993, Jokimäki y Huhta 1996). No obstante, la literatura científica sigue ignorando –en no pocos casos– la influencia de la matriz en la dinámica interna de los fragmentos (Watling y Donelli 2006), dificultando de este modo nuestra capacidad para explicar los mecanismos por los que la fragmentación afecta a la biodiversidad y por tanto el desarrollo de estrategias de conservación acertadas para mitigar sus efectos.

En este trabajo expondré algunas de las principales teorías ecológicas derivadas de la TBI –y en consecuencia sin una consideración explícita de las propiedades de la matriz–, orientadas a describir los patrones de ocupación de especies en paisajes fragmentados.. Posteriormente, haré una revisión de algunos trabajos recientes que aportan evidencia empírica de la influencia de la matriz sobre la estructura comunitaria dentro y fuera de los fragmentos remanentes, sin olvidar el consecuente efecto sobre determinados procesos ecológicos como las redes de interacciones entre especies. Por último, en base a las conclusiones de la literatura científica revisada, propondré algunas directrices que complementan y actualizan las estrategias de conservación orientadas al mantenimiento de la biodiversidad en paisajes fragmentados, incorporando explícitamente las características estructurales de la matriz.

Implicaciones teórico-prácticas de la ausencia de consideración de la estructura de la matriz en paisajes terrestres fragmentados

La consideración de la matriz como un ambiente ecológicamente neutro ha sentado las bases de numerosas teorías ecológicas orientadas a explicar la estructura comunitaria en el interior de los fragmentos, así como de criterios adecuados para su conservación. Entre las principales, cabe destacar la hipótesis del muestreo, los umbrales de extinción relacionados con la pérdida de hábitat, la dinámica de metapoblaciones, los corredores biológicos y el diseño de áreas protegidas.

La hipótesis del muestreo o de anidamiento

La hipótesis del muestreo se basa en la predicción de que al fragmentar un área concreta, las especies que encontramos en los parches resultantes pueden considerarse una *muestra* de las existentes en el área original (**Fig. 1**; Santos y Tellería 2006; Tellería et al., 2011, en este monográfico). Este patrón *anidado* se produce debido a que a medida que el hábitat se fragmenta, las especies se extinguen siguiendo un orden que está principalmente determinado por su abundancia y vulnerabilidad frente a las perturbaciones (Ulrich et al. 2009). De esta manera, las especies más abundantes y menos sensibles a la fragmentación del hábitat serán las que con mayor probabilidad aparezcan en la mayoría de los fragmentos, y viceversa. En la **Figura 1**, por ejemplo, se muestra como la especie 1 aparece en todos los fragmentos representados mientras que la especie 4 aparece única y exclusivamente en los fragmentos de mayor tamaño, sugiriendo por tanto que la especie 1 es menos sensible a los efectos derivados de la fragmentación. Este planteamiento tiene importantes implicaciones en conservación ya que asume que la superficie total de hábitat disponible en una región no determina por sí sola su capacidad para retener una determinada comunidad de especies (Santos y Tellería 2006). Así, un fragmento de determinado tamaño albergará un mayor número de especies que la suma de un conjunto de fragmentos de menor tamaño debido a que estos últimos poseerán únicamente aquellas especies capaces de soportar ese contexto de fragmentación.

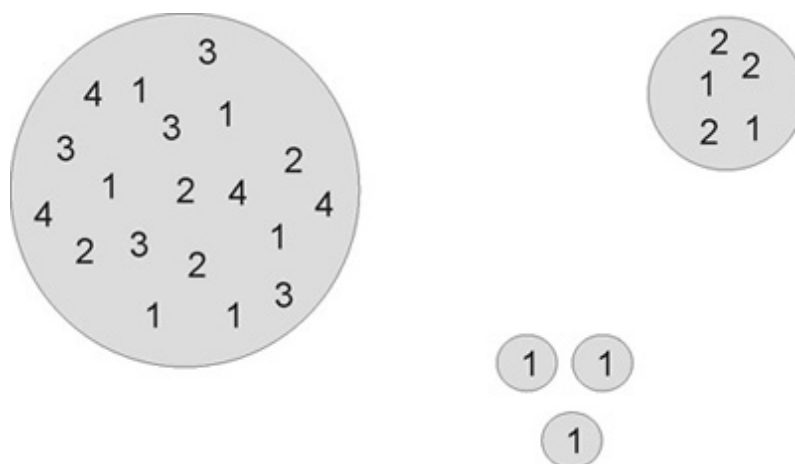


Figura 1. Caso hipotético de distribución de especies en fragmentos sujetos a distinto grado de perturbación (tamaño del fragmento). Nótese el patrón anidado en la distribución de especies a lo largo del gradiente de perturbación, por el que las especies presentes en los fragmentos de menor tamaño están siempre presentes en los de mayor tamaño.

Umbral de extinción

La destrucción de un determinado hábitat en un paisaje conlleva la pérdida de poblaciones de organismos que dependen de ese hábitat. La teoría de los umbrales de extinción se basa en que para una determinada especie, a partir de un determinado grado de perturbación –como por ejemplo la disminución de la cantidad de hábitat disponible o el incremento del grado de aislamiento–, la tasa de mortalidad supera la tasa de natalidad, provocando su extinción (**Fig. 2**).

El umbral de extinción puede variar enormemente entre especies. Así, a partir del orden en el que éstas desaparecen puede establecerse un índice de vulnerabilidad para cada una de ellas (Fahrig 2002). Características como la capacidad de movimiento o de adaptación al nuevo escenario de heterogeneidad creado tras el proceso de fragmentación, son tremendamente importantes a la hora de definir el umbral de extinción de una especie. De este modo, no existe un umbral de extinción común a todas las especies, sino que por el contrario, depende por completo de la identidad de aquella considerada en cada caso. Como consecuencia, tradicionalmente se ha sugerido que los fragmentos destinados a su conservación deben ser lo suficientemente grandes para estar por encima del umbral de extinción del mayor número de especies posibles y así garantizar su conservación a medio/largo plazo. La teoría de los umbrales de extinción, como la hipótesis del muestreo descrita arriba, se basan por tanto exclusivamente en el tamaño del fragmento y en su grado de aislamiento como principales determinantes de la probabilidad de aparición, así como del riesgo de extinción de las especies.

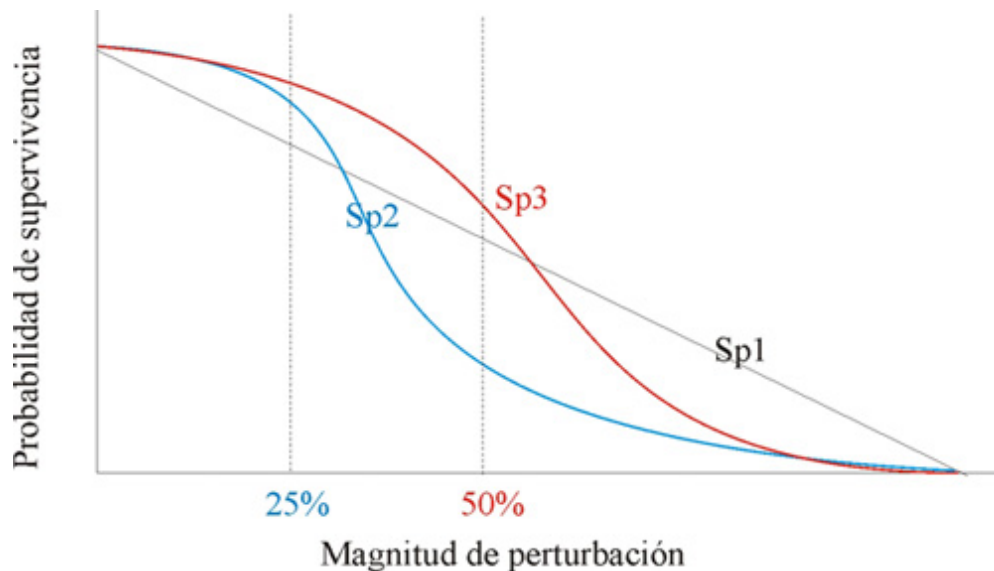


Figura 2. Representación hipotética de la probabilidad de supervivencia (estimada como el resultado del balance entre la tasa de mortalidad y natalidad) a lo largo de un gradiente de perturbación, en este caso la disminución progresiva del tamaño del fragmento, en tres especies. La especie 1 (Sp1) no muestra un umbral de extinción claro ya que su respuesta es constante a lo largo de todo el gradiente de perturbación. Por el contrario, en las especies 2 y 3 (Sp2 y Sp3), la probabilidad de supervivencia decrece drásticamente a partir de un 25 y 50% en la magnitud de perturbación, respectivamente.

Corredores

La teoría de los corredores no proviene de la aplicación directa de la TBI a los paisajes terrestres, sino más bien puede considerarse una extensión de la misma. Los corredores fueron incorporados a los paisajes terrestres por primera vez por Forman (1995) en su modelo *parche-corredor-matriz*. Según Forman (1995) los paisajes pueden describirse como un mosaico donde cualquier punto en el espacio corresponde a un parche de hábitat, a un corredor o a la matriz. Según este modelo, los corredores son estructuras lineales constituidas por un tipo de hábitat diferente del que lo rodea, y que proporciona conexión física entre dos o más fragmentos (Forman 1995). Los corredores pueden considerarse como un tipo de hábitat que atraviesa la matriz con funciones básicamente de conexión biológica (flujo de organismos; e.g. Haas 1995) y ecológica (flujo de procesos ecológicos; Tewksbury et al. 2002). Por tanto, los corredores actúan atenuando los efectos de la fragmentación sobre la conectividad paisajística, permitiendo el flujo de organismos y procesos entre los fragmentos de hábitat que conecta.

Aunque la consideración teórica y práctica de los corredores está bastante extendida, su carácter especie-específico mantiene un largo debate entre la comunidad científica acerca de su efectividad (Beier y Noss 1998). Además, su incorporación en el desarrollo de estrategias de conservación ha sido tradicionalmente discutida debido a que pueden afectar igualmente el movimiento de especies invasoras, o incluso aumentar la probabilidad de transmisión de enfermedades hacia el interior de los fragmentos que conectan.

Metapoblaciones

A consecuencia del proceso de fragmentación, poblaciones de especies que anteriormente formaban un continuo en el paisaje quedan subdivididas en un conjunto de poblaciones de tamaño variable, componiendo lo que se conoce con el nombre de metapoblación (Hanski et al. 1996, Hanski y Simberloff 1997). Así, una metapoblación puede definirse como un conjunto de poblaciones que interactúan por medio de la migración de individuos entre ellas (Hanski y Simberloff 1997). Las metapoblaciones quedan definidas por una serie de características: (1) debe existir un área o un hábitat favorable bien diferenciado del área circundante, donde viven las especies (2) las poblaciones en la mayoría de los fragmentos deben estar en riesgo de extinción en algún momento y (3) debe existir un flujo de individuos entre las distintas poblaciones que componen la metapoblación. Sin embargo, a pesar de estas características comunes, existen varios tipos de metapoblación, variando desde el modelo directamente extraído de la TBI, "modelo isla-continente", hasta el modelo clásico (**Fig. 3**). En el modelo isla-continente, existe un gran núcleo poblacional con un número relativamente estable de individuos y que hace las veces de *fuentes*, y un número variable de poblaciones de menor tamaño que actúan como *sumideros* de individuos procedentes del continente. Según este modelo, la probabilidad de extinción en las poblaciones satélite es siempre mayor que en el continente. No obstante, a pesar de que se produzcan extinciones temporales, las poblaciones satélite pueden ser

recolonizadas por individuos procedentes del continente una vez las condiciones vuelven a ser favorables. Un segundo tipo es el modelo mixto, donde las distintas poblaciones o fragmentos que componen la metapoblación son de tamaño variable, no existiendo una diferenciación clara de tamaño entre continente y satélites, y además puede existir un flujo de organismos entre todas las poblaciones. Finalmente existe un modelo clásico donde las poblaciones son todas del mismo tamaño y existe flujo entre todas las unidades que componen la metapoblación.

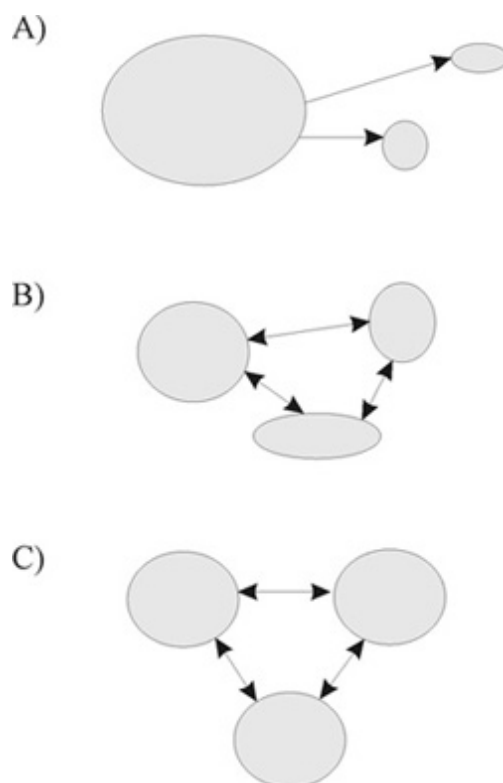


Figura 3. Modelos de metapoblaciones. En **A)** modelo de isla-continente con una población núcleo de tamaño mucho mayor al resto de poblaciones satélites y con una tasa de extinción constante. En **B)** modelo mixto con fragmentos de distinto tamaño y donde ya aparece un flujo de organismos entre las distintas poblaciones que componen la metapoblación. En **C)** el modelo clásico donde todas las poblaciones son de forma y tamaño similar.

Aunque bastante extendido, cada vez con más frecuencia se debate la idoneidad de describir la dinámica de las especies en paisajes fragmentados como verdaderas metapoblaciones, incluso para poblaciones de plantas (e.g. Murphy y Lovett-Doust 2004). Esto se debe a que existe una gran variabilidad en cómo los organismos responden a la estructura de la matriz entre fragmentos, variando desde especies que encuentran en ella un hábitat infranqueable hasta aquellas que pueden atravesarla sin ninguna restricción tal y como encontraron Sarre et al. (1995) en algunas especies de salamanguetas en el oeste de Australia.

Diseño de reservas y áreas protegidas

Lejos de quedarse en una mera cuestión teórica, las consideraciones anteriormente señaladas han marcado las directrices del desarrollo de estrategias encaminadas a la conservación de la biodiversidad en hábitats fragmentados. Un ejemplo claro son las directrices para el diseño de reservas o áreas protegidas, las cuales se derivan en su mayoría de los principios que subyacen a la teoría de biogeografía insular de MacArthur y Wilson (1967) y algunos de los cuales se muestran en la **Figura 4.**

Los principios de diseño de reservas están principalmente orientados al establecimiento de un tamaño de fragmento óptimo, la reducción de los llamados efectos de borde (aquellos efectos deletéreos derivados del aumento del contacto relativo entre la matriz y el hábitat original), así como hacia la minimización del aislamiento espacial entre las distintas unidades que componen las áreas protegidas (Shafer 1997). Sin embargo, todas estas estrategias están exclusivamente basadas en la gestión de las propiedades de los fragmentos como el tamaño, número, forma y grado de aislamiento (medido este último como la distancia lineal entre fragmentos), ignorando por completo el efecto potencial del área más allá de los fragmentos remanentes de hábitat, es decir, de la matriz.

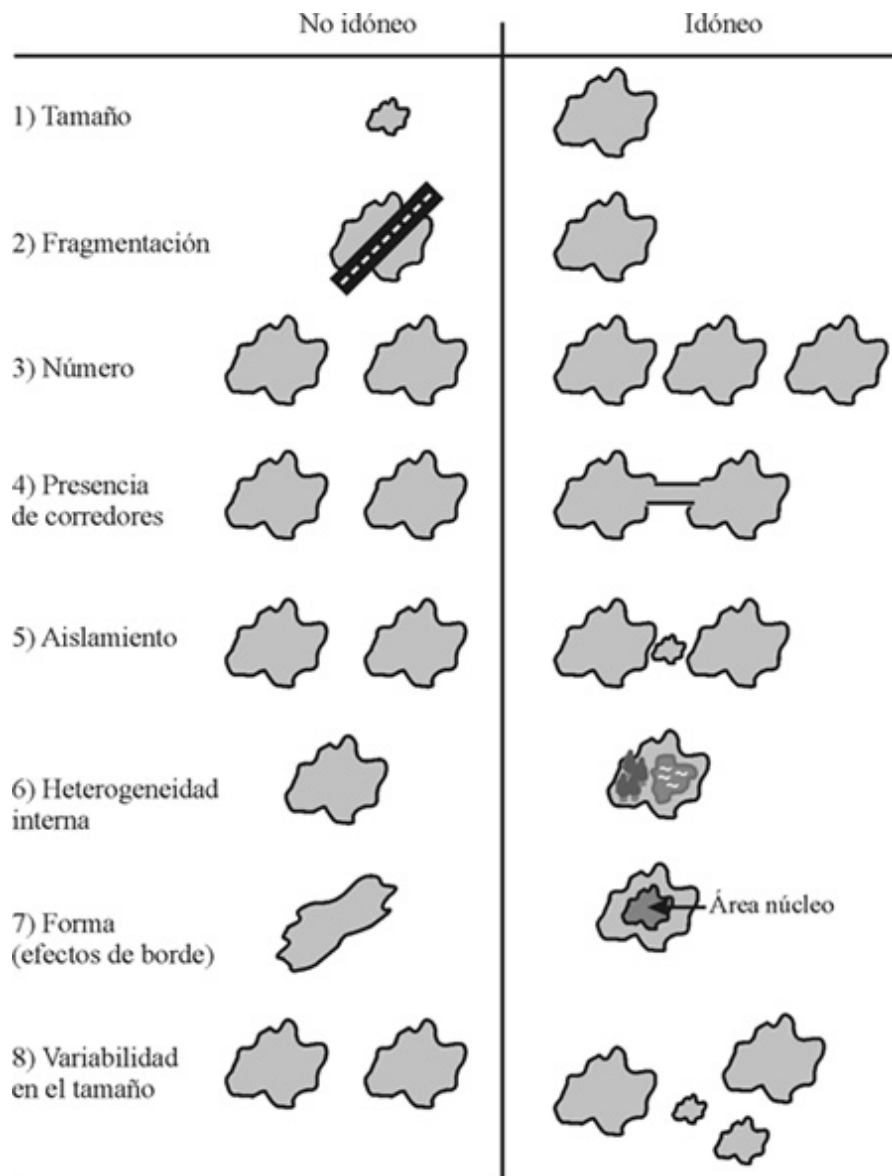


Figura 4. Principales estrategias para el diseño de reservas. En todos los casos, la matriz es considerada como estructuralmente homogénea y ecológicamente neutra. La estructura de la comunidad en el interior de los fragmentos está por tanto únicamente determinada por propiedades como el tamaño y la distribución espacial de los fragmentos remanentes, así como por la presencia de corredores. Dibujado a partir de Primack y Ross (2002).

La matriz y la heterogeneidad del paisaje

Al contrario que las islas oceánicas, los fragmentos de hábitat resultantes del proceso de fragmentación rara vez se encuentran rodeados por una matriz homogénea, inhóspita, y por tanto, ecológicamente neutra. Casos extremos son matrices altamente modificadas como las áreas urbanas o explotaciones intensivas de cultivos. Sin embargo, incluso en estos casos, la matriz puede soportar poblaciones de especies nativas (**Fig. 5**). Así, la consideración de la matriz como un hábitat homogéneo ignora la gran heterogeneidad que este componente presenta en la realidad (McIntyre y Hobbs 1999). De hecho, la matriz en los paisajes fragmentados puede considerarse como un mosaico de hábitats con distinto grado de alteración y destrucción con respecto al hábitat original. Este reconocimiento de un gradiente continuo de degradación más que una disyuntiva entre hábitats idóneos o no idóneos, posee importantes repercusiones para el estudio de distribución de las especies en paisajes fragmentados. Una de ellas es que no sólo importa la cobertura de hábitat. Otros recursos vitales para las especies, como comida, protección, condicionantes climáticos, etc., consecuentemente también variarán de forma continua (Manning et al. 2004; Fischer y Lindenmayer 2006; Valdés, 2011, en este monográfico). De este modo, algunas especies más que percibir "islas de hábitat" pueden percibir un hábitat continuo.

En esta sección expondré de qué manera la matriz puede aportar un hábitat idóneo para las especies, su capacidad de modular el contexto de los fragmentos de hábitat remanente y el grado de conectividad paisajística, y con ello sugeriré su contribución al relajamiento de las propiedades inherentes a los fragmentos como el tamaño, forma y grado de aislamiento.

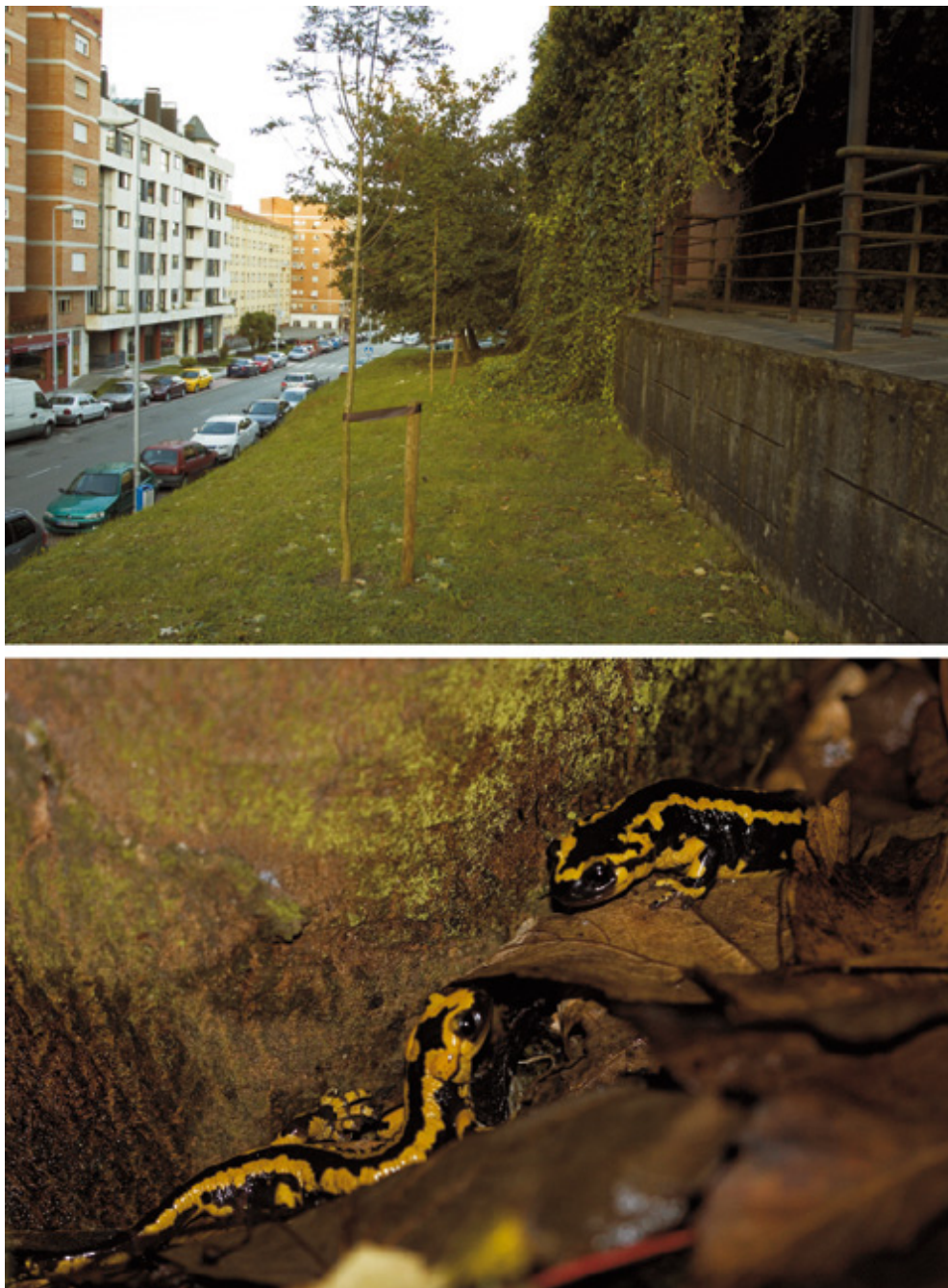


Figura 5. Algunas especies como *Salamandra salamandra* subsp. *bernardezi* pueden sobrevivir en el interior de matrices altamente alteradas. Esta población, con algo más de 300 individuos marcados, sobrevive entre los muros de la Facultad de Biología en Oviedo (Asturias), rodeada por múltiples carreteras en pleno centro de la ciudad (D. Álvarez y A. González Nicieza, datos no publicados). Actuaciones tan simples como favorecer la presencia de oquedades y la translocación de individuos para aumentar el intercambio genético entre distintas poblaciones garantizarían la supervivencia de esta especie a largo plazo. Fotos David Álvarez.

La matriz ofrece hábitat para las especies

La literatura científica se encuentra repleta de estudios donde se muestra como la matriz proporciona un hábitat adecuado para las especies (e.g. Gascon et al. 1999, Antongiovanni y Metzger 2005, Oliver et al. 2006, Ranganathan et al. 2008). En este sentido, es sabido que aquellas especies que son capaces de explotar algunos de los recursos presentes en la matriz

mantienen poblaciones viables e incluso aumentan en ambientes degradados. De hecho, las especies más vulnerables a la degradación del hábitat son aquellas que no toleran cambios en la estructura y/o composición de su hábitat, y que rara vez usan la matriz (Gascon et al. 1999, Antongiovanni y Metzger 2005, Sekercioglu et al. 2007). Por ejemplo, Sekercioglu y colaboradores (2007), investigaron los patrones de uso de hábitat, movimiento, forrajeo y anidamiento de tres especies de aves, *Catharus aurantirostris*, *Tangara icterocephala* y *Turdus assimilis*, en tierras de cultivo de Costa Rica. Las tres especies hicieron un importante uso de las zonas agrícolas tanto para la alimentación como para la reproducción, especialmente de los árboles aislados presentes, donde pasaban entre un 69-85% del tiempo de forrajeo a pesar de que éstos únicamente suponían un 11% de la superficie. Además, el éxito reproductivo de al menos *C. aurantirostris* y *T. icterocephala* fue similar en las zonas agrícolas y en los fragmentos remanentes de bosque nativo. Similares resultados han sido encontrados para otras muchas especies de vertebrados (Gascon et al. 1999, Lumsden y Bennett 2004, Ranganathan et al. 2008), pero también invertebrados (Dunn 2000, Oliver et al. 2006). Estos descubrimientos demuestran que las especies no restringen su distribución a parches de hábitat no alterados y que, lejos de ser un hábitat totalmente inhóspito, la matriz puede actuar como un importante refugio para las especies. La efectividad de la matriz como hábitat dependerá, no obstante, de la interacción entre las características estructurales de ésta y los requerimientos ecológicos de las distintas especies (e.g. Antongiovanni y Metzger 2005). En términos generales, cuanto menor sea el contraste estructural entre la matriz y el hábitat nativo, más propicias serán las condiciones para albergar especies en su interior (Fig. 6; Stouffer y Bierregaard 1995, Gascon et al. 1999, Antongiovanni y Metzger 2005).

La utilización de la matriz por determinadas especies consecuentemente conlleva el mantenimiento de los procesos ecológicos en los que éstas se encuentran implicados (e.g. Tschardt et al. 2008). Así, la matriz de hábitat se comporta como un elemento del paisaje capaz de conservar importantes procesos ecológicos que garantizan el funcionamiento, la supervivencia, y en definitiva el mantenimiento a largo plazo de los sistemas naturales. En el trabajo de Sekercioglu y colaboradores (2007) citado anteriormente, el uso continuado de la matriz por parte de *T. icterocephala* y *T. assimilis*, dos especies eminentemente frugívoras, permite la conservación y el mantenimiento del proceso de dispersión de semillas de numerosas especies de plantas que dependen de la presencia de estas aves para ese proceso.

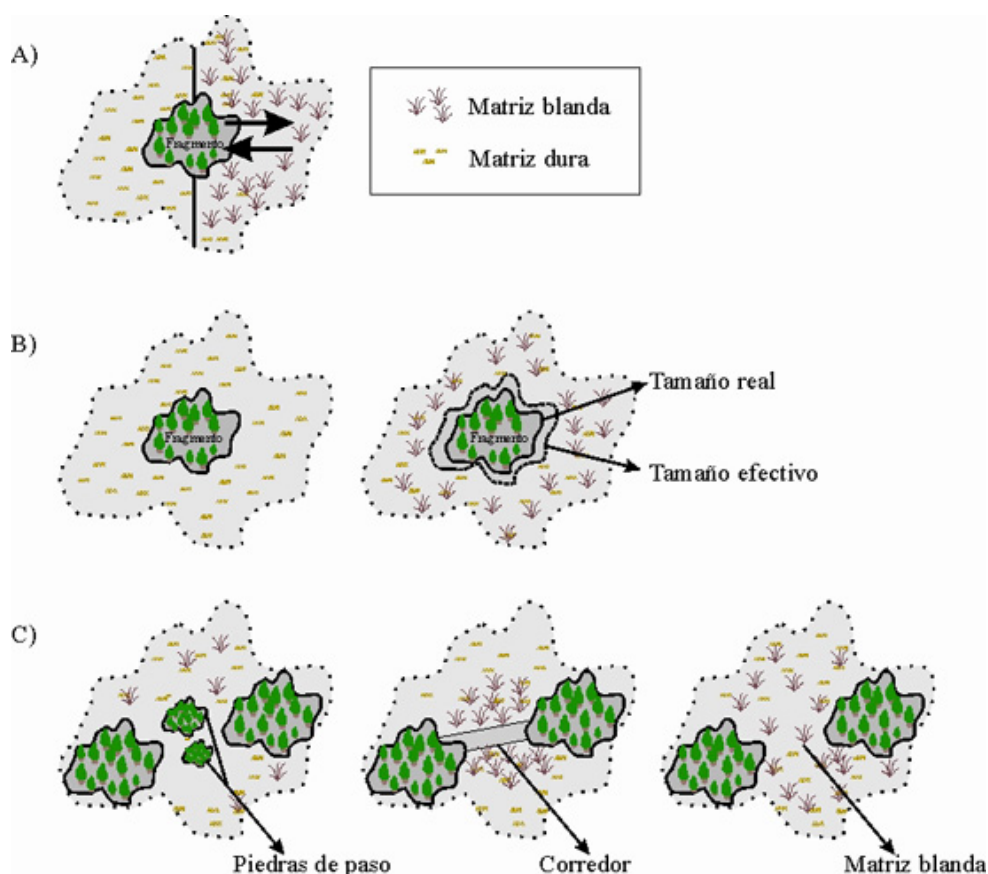


Figura 6. Efecto de la matriz como (A) recurso para las especies, (B) contexto ecológico y (C) modulador de la conectividad entre fragmentos. Notar como en (A) matrices duras pueden no ser utilizadas por las especies nativas propias de los fragmentos. En (B), matrices blandas aumentan el tamaño efectivo de los fragmentos al reducir, por ejemplo, los efectos de borde. La presencia de pequeños fragmentos y una matriz blanda rodeando a los corredores y entre fragmentos, relajan el grado de aislamiento aumentando la conectividad entre fragmentos (C).

La matriz influencia el contexto de los fragmentos

La matriz circundante a los fragmentos de hábitat puede tener un importante efecto sobre su dinámica interna (Williams et al. 2006). Tal y como se ha comentado anteriormente, la matriz puede aportar recursos que pueden ser utilizados por algunas especies en mayor o menor medida, complementando así los recursos presentes en el hábitat nativo remanente (sensu Dunning et al. 1992). Además, la matriz puede atenuar los efectos deletéreos derivados de la fragmentación, como los efectos de borde (**Fig. 6**). Con todo ello, la composición de especies en un determinado fragmento varía en función la estructura y configuración de la matriz circundante (**Fig. 6**). Por ejemplo, Sisk y colaboradores (1997) encontraron que la composición de especies de aves presentes en fragmentos de bosques de quercíneas (*Quercus* spp.) de unas 3 ha en la costa central de California (EEUU), era diferente dependiendo de si estos fragmentos estaban rodeados por pastizales o por matorral arbustivo. Similares resultados fueron encontrados por Martin y colaboradores (2006) en Australia, quienes hallaron una composición diferente de aves en bosques ribereños en función del tipo de uso del hábitat circundante (ver también Martínez et al., 2011, en este monográfico).

Otro importante efecto de la matriz sobre la estructura de la comunidad viene a través de la incorporación de especies generalistas al conjunto de especies presentes en el interior de los fragmentos remanentes. Por ejemplo, Ås (1999), tras analizar la composición de hormigas en fragmentos forestales en Suecia, encontró que los fragmentos de menor tamaño contenían una alta diversidad de especies (más de la esperada por el tamaño que poseían) aunque esta diversidad estaba principalmente compuesta por especies que eran capaces de explotar la matriz y no por especies estrictamente forestales.

Pero el efecto de la matriz –esta vez aportando un contexto ecológico a los fragmentos remanentes de bosque–, no se restringe a su influencia sobre la distribución de las especies, sino que puede igualmente influenciar el resultado de determinados procesos ecológicos. Por ejemplo, en un trabajo reciente, Herrera y colaboradores (2010) compararon las magnitudes de frugivoría y depredación de semillas en fragmentos de bosque secundario de la cordillera Cantábrica, los cuales diferían en las características estructurales de la matriz circundante: fragmentos completamente rodeados por pastizales y fragmentos conectados a una extensión continua de bosque maduro principalmente compuesto por hayas. Estos autores encuentran que, probablemente debido a la diferente percepción del paisaje de los organismos interactores (aves y roedores, respectivamente), la estructura de la matriz adyacente afectó a la magnitud promedio de depredación, y no a la magnitud de frugivoría, aunque en un solo año de estudio. De este modo, los autores recogen una serie de consideraciones importantes a la hora de explicar la influencia del contexto de los fragmentos sobre las especies y sobre el resultado de los procesos ecológicos en los cuales éstas se encuentran implicadas: (1) la dependencia del contexto de los fragmentos es especie-específica (i.e., no todas las especies se ven igualmente influenciadas), (2) el efecto del contexto puede ser temporalmente inconsistente y (3) la matriz puede tener un efecto *negativo* (en el ejemplo citado, favoreciendo a los depredadores y así a interacciones que impiden la regeneración de especies de plantas a través de la pérdida de semillas disponibles para el reclutamiento; Herrera et al. 2010).

La matriz afecta a la conectividad del paisaje

Además de constituir un hábitat para determinadas especies y proporcionar un contexto ecológico, la matriz puede modular el grado de aislamiento de los fragmentos. Esto se debe a que la estructura de la matriz puede actuar facilitando o impidiendo el movimiento de los organismos a través de paisaje. Por ejemplo, Ricketts (2001) analizó los patrones de movimiento de 6 especies de mariposas en un paisaje mixto principalmente compuesto por fragmentos de bosque y hábitats de pradera en Colorado, EEUU. Usando la técnica de captura-recaptura, analizó la probabilidad de dispersión de estas especies entre hábitats de pradera separados por dos tipos de hábitat forestal: bosques de sauces (*Salix* spp.) y bosques de coníferas (*Picea engelmanni*). Encontró que en al menos 4 de las 6 especies estudiadas, los bosques de coníferas ofrecían entre 3 y 12 veces más resistencia que los bosques de sauces. Sin embargo, para las restantes especies no hubo diferencias significativas entre los dos tipos de hábitat, sugiriendo que el efecto de la estructura de la matriz sobre la conectividad del paisaje puede ser diferente incluso entre especies muy cercanas y de habilidades dispersivas parecidas.

Otros estudios muestran como la conectividad paisajística puede verse afectada, no a través de la estructura de la propia matriz, sino a través de la cantidad de hábitat nativo original en un área concreta. Por ejemplo, Joly et al. (2001) encontró que la presencia de tres especies de tritones (*Lissotriton helveticus*, *Mesotriton alpestris*, *Triturus cristatus*) en tierras agrícolas en el sureste de Francia, estuvo positiva y significativamente relacionada con la abundancia de pequeñas charcas y sectores sin cultivar en un área de 50 ha alrededor de los estanques donde éstas aparecían. Resulta más que probable que la presencia y abundancia de ambas estructuras actuarían como piedras de paso a través del paisaje agrícola facilitando los eventos de dispersión y colonización entre los distintos estanques.

Esta relación entre la conectividad del paisaje y la presencia de hábitat original en sectores alrededor de los fragmentos de hábitat (en este caso, los estanques), sugiere que los corredores lineales y estrechos podrían no ser efectivos (o al menos suficientes) para todas las especies. De hecho, Baum y colaboradores (2004) analizaron como la estructura de la matriz es capaz de aumentar la efectividad de los corredores a la hora de modular los eventos de dispersión de organismos entre fragmentos de hábitat.

La estructura de la matriz puede, de igual forma, influenciar el grado de conectividad para que determinados procesos ecológicos puedan sucederse a través de los paisajes degradados. Por ejemplo, durante dos años Herrera y García (2009) evaluaron el papel de árboles aislados de espino albar, *Crataegus monogyna*, como puntos de deposición de semillas dispersadas por aves (mirlos y zorzales; *Turdus* spp.) en bosques secundarios de la cordillera Cantábrica. Encontraron que los árboles dispersos en el interior de la matriz no forestal (principalmente pastos destinados al ganado) eran ampliamente utilizados por los frugívoros, especialmente en épocas de escasez de recursos para las aves. Como consecuencia, los árboles aislados acumularon una importante cantidad de semillas bajo su dosel, la cual fue incluso equivalente a la encontrada bajo árboles localizados en el interior del bosque en al menos uno de los dos años estudiados (Herrera y García 2009). De este modo, los árboles aislados actúan como piedras de paso favoreciendo el movimiento de las aves entre fragmentos de bosque remanentes, pero también del proceso de dispersión de semillas (Herrera y García 2009).

La matriz y el mantenimiento de la Biodiversidad en paisajes fragmentados. Algunas directrices para el desarrollo de estrategias de conservación

Dado que la exclusiva consideración de las características de los fragmentos de hábitat en el desarrollo de estrategias de conservación puede resultar errónea –o al menos insuficiente–, la inclusión de las características estructurales de la matriz, es decir, del área en el que se encuentran inmersos los fragmentos de hábitat nativo, resulta crucial. A continuación, en base a los resultados de la literatura revisada anteriormente, y por orden de importancia, expondré una serie de estrategias que complementan los criterios tradicionalmente aplicados en Biología de la Conservación orientados al mantenimiento de la biodiversidad en paisajes terrestres fragmentados.

Estrategia 1. Priorizar la conservación y el mantenimiento de parches grandes y estructuralmente complejos.

En condiciones similares de estructura de la matriz, parches de gran tamaño y con gran heterogeneidad interna soportan una mayor diversidad de especies nativas y una mayor resistencia hacia las perturbaciones. El mantenimiento de estos parches es especialmente importante en paisajes donde las especies presentes sean muy dependientes del hábitat original y así poco tolerantes a las nuevas condiciones impuestas por la matriz.

Estrategia 2. Aumentar la calidad de los fragmentos.

La calidad de los fragmentos en sí misma puede afectar a la supervivencia a largo plazo de las especies. Así, la presencia de recursos críticos como es la disponibilidad de refugios en forma de oquedades en los árboles para ciertas especies de aves, es también un factor que los gestores deben tener en cuenta en la aplicación de estrategias de conservación.

Estrategia 3. Mantener la complejidad estructural del área circundante a los fragmentos.

La estructura y configuración del área que rodea a los parches puede modular fuertemente la dinámica interna de los fragmentos. Cuanto más parecida sea la estructura de la matriz a la del fragmento, mayor será la efectividad a la hora de reducir los efectos de borde, el mantenimiento de especies nativas en el interior de los fragmentos y menor el riesgo de extinción (Williams et al. 2006).

Estrategia 4. Mantener la complejidad estructural de la matriz a escala de paisaje.

La diversidad de elementos paisajísticos con distinta estructura y configuración, más que matrices estructuralmente homogéneas, favorecen la diversidad de hábitats potenciales para las especies. Por ejemplo, en terrenos agrícolas es recomendable la coexistencia de distintos usos del suelo con remanentes de hábitat nativo original que faciliten el movimiento de los organismos a través del paisaje y así la viabilidad de las poblaciones de especies más sensibles y raras, a medio y largo plazo.

Estrategia 5. Conservar y mantener parches de pequeño tamaño y otros elementos como *piedras de paso*.

Aunque la conservación de parches de gran tamaño es prioritario (ver estrategia 1), los parches de pequeño tamaño e incluso elementos discretos como los árboles aislados en el interior de la matriz, influyen de forma importante la conectividad

global del paisaje para las especies. Los parches de pequeño tamaño aportan no sólo recursos alternativos y hábitat, sino también lugares de reposo durante el periodo dispersivo. Así, estratégicamente localizadas, estas estructuras pueden servir a modo de “stepping stones” o piedras de paso entre fragmentos de mayor tamaño para especies y procesos ecológicos (Fischer y Lindenmayer 2002).

Estrategia 6. Complementar la acción de los corredores con las propiedades de la matriz.

Si bien los corredores son importantes conectores ecológicos entre dos o más fragmentos de hábitat, esta función puede ser aumentada por la estructura de la matriz adyacente en ambos lados (Baum et al. 2004). Cuanto mayor sea la similitud estructural entre el corredor y la matriz, mayor será la efectividad de los corredores ecológicos.

Estrategia 7. Considerar no sólo la cantidad, sino también la configuración espacial de los fragmentos remanentes.

En condiciones similares de estructura de la matriz, el patrón espacial de los fragmentos influencia enormemente la probabilidad de dispersión y recolonización entre fragmentos. Además, la configuración espacial puede ser incluso más importante que la cantidad de hábitat remanente a la hora de explicar respuestas biológicas (Herrera et al. 2011). Por tanto, la configuración, y no sólo la cantidad de hábitat remanente deben ser consideradas en el desarrollo de estrategias de conservación.

Estrategia 8. Valorar el componente temporal de la matriz.

Si bien las características de la matriz son importantes, es importante considerar que sus propiedades no permanecen constantes en el tiempo. Debido a que la matriz es principalmente de origen antrópico, el uso del territorio por parte del ser humano puede variar con el tiempo con la subsecuente influencia sobre las características estructurales de determinados sectores del paisaje. Algunos ejemplos de estos cambios son el abandono de cultivos o talas de cultivos forestales. Además, de forma natural, la matriz puede variar su calidad de un año a otro en relación a la presencia de recursos críticos para las especies como en el caso de la variación interanual en la producción de frutos de las plantas para los frugívoros.

Estrategia 9. Seleccionar una escala de actuación adecuada.

Las especies difieren en la escala espacial a la que perciben el paisaje y por tanto no existe una única escala de actuación adecuada para el conjunto de las especies presentes en una comunidad (García, 2011, en este monográfico). Así, los gestores deben determinar la escala adecuada de actuación para proteger determinadas especies, así como los procesos ecológicos en los que se encuentran implicadas.

Agradecimientos

Agradezco a Daniel García su invitación para participar en este monográfico. Este manuscrito está dedicado a mi padre, Manuel Herrera, quien me enseñó que hay cosas en la naturaleza que no aparecen en los libros, pero sobre todo, por contagiarme su pasión por ella.

Referencias

- Antogiovanni, M., Metzger, J.P. 2005. Influence of matrix habitat on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122:441-451.
- Ås, S. 1999. Invasion of matrix species in small habitat patches. *Conservation Ecology* 3:1-15.
- Baille, J., Hilton-Taylor, C., Stuart, S.N. 2004. *IUCN Red List of Threatened Species: A Global Assessment*. International Union for Conservation of Nature, Cambridge, UK.
- Baum K.A., Haynes, K.J., Dilleuth, F.P. Cronin, J.T. 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:2671-2676.
- Beier, P., Noss R.F. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 6:1241-1252.
- Dunn, R.R. 2000. Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation* 95:317-321.

- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169-175.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* 12:346-53.
- Fischer, J. Lindenmayer, D.B. 2002. The conservation value of small habitat patches: two case studies on birds from southeastern Australia. *Biological Conservation* 106:129-136.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112:473-480.
- Forman, R.T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10:133-142.
- García, D. 2011. Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. *Ecosistemas* 20(2-3):1-11.
- Gascon, C., et al. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229.
- Haas, C.A. 1995. Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape. *Conservation Biology* 9:845-854.
- Hanski, I., Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. En: Hanski, I. Simberloff, D., (eds.). *Metapopulation Biology*, pp. 5-26. Academic Press, San Diego, CA.
- Hanski, I., Moilanen, A., Gyllenberg, M. 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist* 147:527-541.
- Herrera, J.M., García D. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149-158.
- Herrera, J.M., García, D., Morales, J.M. 2010. Adjacency arrangement effects on plant-frugivore and plant-predator interactions in a fragmented landscape. *Landscape Ecology* 26:125-135.
- Herrera, J.M., García, D., Martínez, D., Valdés, A. 2011. Regional vs. local effects of habitat loss and fragmentation on two plant-animal interactions. *Ecography* 34:606-615.
- Jokimaki, J., Huhta, E. 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: a multi-scale approach. *Ornis Fennica* 73:97-113.
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A., Grolet, O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15:239-248.
- Lindenmayer, D.B, Fischer, J. 2006. *Habitat fragmentation and landscape change*. Island Press, Washington D.C. USA.
- Lumsden, L.F., Bennett, A.F. 2004. Scattered trees in rural landscapes: foraging habitat for insectivorous bats in south-eastern Australia. *Biological Conservation* 122:205-222.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Manning, A.D., Lindenmayer, D.B. Nix, H.A. 2004. Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104:621-628.
- Martin, T.G., McIntyre, S., Catterall, C.P., Possingham, H.P. 2006. Is landscape context important for riparian conservation? Birds in grassy woodland. *Biological Conservation* 127:201-214.
- Martínez, I., Belinchón, R., Otálora, M.A.G., Aragón, G., Prieto, M., Escudero, A. 2011. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la región Mediterránea. *Ecosistemas* 20(2-3):54-68.

- McIntyre, S., Hobbs, R.J. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13:282-1292.
- Murphy, H.T, Lovett-Doust, M.J. 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos* 105:3-14.
- Oliver, I., Pearce, S., Greenslade, P.J.M., Britton, D.R. 2006. Contribution of paddock trees to the conservation of terrestrial invertebrate biodiversity within grazed native pastures. *Austral Ecology* 31:1-12.
- Pearson, S. M. 1993. The spatial extent and relative influence of landscape-level factors on wintering bird populations. *Landscape Ecology* 8:3-18.
- Primack, R.B., Ross, J. 2002. *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA.
- Prugh, L.R. Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S. 2008. Effect of habitat area and isolation on animal fragmented populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:20770-20775.
- Ranganathan, J., Daniels, R.J., Chandran, M.D. Ehrlich, P.R., Daily, G.C. 2008. Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:17852-17854.
- Ricketts, T.H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158:87-99.
- Sánchez-Pinero, F. Polis, G.A. 2000. Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology* 81:3117-3132.
- Santos, T., Tellería J.L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15:3-12.
- Sarre, S. Smith, G.T., Meyers, J.A. 1995. Persistence of two species of gecko (*Oedura reticulata* and *Gehyra variegata*) in remnant habitat. *Biological Conservation* 71:25-33.
- Sekercioglu, C.H, Loarie, S.R., Brenes, F.O., Ehrlich, P.R., Daily, G.C. 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology* 21:482-494.
- Shafer, C.L. 1990. *Nature reserves: Island theory and conservation practice*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Shafer, C.L. 1997. Terrestrial nature reserve design at the urban/rural interface. En: Schwartz, M.W. (ed.), *Conservation in Highly Fragmented Landscapes*, pp. 345–378. Chapman and Hall, NewYork, USA.
- Sisk, T.D., Haddad, N.M., Ehrlich, P.L. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* 7:1170-1180.
- Stouffer, P.C., Bierregaard R.O. Jr. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76:2429-2445.
- Tellería, J.L., Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Santos, T. 2011. Fragmentación de hábitat y biodiversidad en las mesetas ibéricas: una perspectiva a largo plazo. *Ecosistemas* 20(2-3):79-91.
- Tewksbury, J.T., Levey, D.J., Haddad, N.M., Sargent, S., Orrock, J.L., Weldon, A., Danielson, B.J., Brinkerhoff, J., Damschen, E.I., Townsend, P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:12923-12926.
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T.V., Sodhi, N.S., Hoehn, P., Tylianakis, J.M. 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology* 89:944-951.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., Gotelli, N.J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118:3-17.

Valdés, A. 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas* 20(2-3):11-21.

Watling, J.I., Donnelly, M.A. 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology* 20:1016-1025.

Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McCarthy, M.A., McDonnell, M.A. 2006. Local extinction of grassland plants: the landscape matrix is more important than patch attributes. *Ecology* 87:3000-3006.