

Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo

A. Valdés^{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 10 de enero de 2011, aceptado el 21 de febrero de 2011.

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):11-20.

El estudio de la fragmentación de hábitats, y la gestión de los problemas ambientales que este proceso acarrea, requiere conceptualizar el paisaje de forma realista. Esto implica no sólo establecer marcos teóricos que representen la pérdida de especies y el colapso de los procesos ecológicos en los gradientes de fragmentación, sino también representar dichos gradientes ajustados a los paisajes del mundo real y a la heterogeneidad en la capacidad de respuesta de los organismos. En este artículo se repasan, desde una perspectiva histórica, los distintos modelos de paisaje utilizados para el análisis de la fragmentación del hábitat. Estos incluyen el modelo basado en la teoría de biogeografía de islas, el modelo de parche-corredor-matriz, el modelo de paisaje abigarrado y el modelo de paisaje continuo. Se ejemplifica la utilidad de éste último modelo con el caso de *Primula vulgaris* en bosques fragmentados de la cordillera Cantábrica. Finalmente, se discute la aplicabilidad de los diferentes modelos para el estudio de la fragmentación del hábitat.

Palabras clave: cambios en el paisaje, ecología del paisaje, cordillera Cantábrica, *Primula vulgaris*.

Valdés, A. (2011). Landscape models and fragmentation analysis: from island biogeography to the continuum landscape approach. *Ecosistemas* 20(2-3):11-20.

The study of habitat fragmentation, and the management of the environmental problems that it leads to, requires conceptualizing landscapes in a realistic way. This entails not only establishing theoretical frameworks to explain species loss and collapses of ecological processes in fragmentation gradients, but also representing accurately the actual gradients appearing in real-world landscapes and the heterogeneity in the capacity of response of organisms. In this article I review, from an historical perspective, the different landscape models used to analyze habitat fragmentation. These include the model based on island biogeography theory, the patch-corridor-matrix model, the variegated landscape model and the continuum landscape model. I illustrate the utility of the last model with the case of *Primula vulgaris* in the fragmented forests of the Cantabrian Range. Finally, I discuss the applicability of the different models for the study of habitat fragmentation.

Keywords: Cantabrian range, landscape change, landscape ecology, *Primula vulgaris*.

Introducción

La investigación en fragmentación de hábitats es desde hace años uno de los campos más desarrollados dentro de la biología de la conservación (Fazey et al., 2005), ya que este proceso está afectando a la biodiversidad a nivel mundial (Sala et al., 2000). La fragmentación ha sido descrita tradicionalmente como la división progresiva de un hábitat a priori relativamente continuo en un conjunto de fragmentos aislados y de menor tamaño, que quedan embebidos en una matriz de hábitat degradado, cualitativamente muy diferente al original (Saunders et al., 1991). En realidad, es un fenómeno complejo que engloba tres procesos simultáneos e interdependientes de alteración del paisaje, debido a los cuales se incrementa el riesgo de extinción de las poblaciones de los hábitats originales: (1) La continua reducción de la superficie de los fragmentos origina una pérdida de hábitat que puede dar lugar a reducciones directas de los tamaños poblacionales. Esto implica un aumento de la estocasticidad demográfica y ambiental que puede inducir al colapso demográfico (Turner, 1996); (2) La separación progresiva de los fragmentos de hábitat conduce al aislamiento creciente de las poblaciones que albergan, con lo que

disminuye la capacidad de dispersión (Fahrig y Merriam, 1994), y se reducen de forma indirecta los tamaños de población; (3) Los efectos de borde, resultantes del incremento de la relación perímetro/superficie de los fragmentos, consisten en cambios en las condiciones biológicas y físicas en las zonas cercanas a los límites de los fragmentos, y pueden alterar los ciclos de vida de las especies que viven en ellos (Murcia, 1995). Estos tres procesos están interrelacionados, y en general la subdivisión del hábitat y los efectos de borde son mayores en áreas con disponibilidad de hábitat intermedia (Fahrig, 2003).

La complejidad que suponen los cambios en el paisaje debidos a la fragmentación requiere llevar a cabo una modelización realista, que sea capaz de integrar los diferentes procesos y las relaciones existentes entre ellos, junto con la diversidad de esquemas de fragmentación que aparecen en los paisajes del mundo real. Además, hay que tener en cuenta que los diferentes organismos pueden tener respuestas muy distintas frente al proceso de fragmentación, dependiendo de su capacidad para percibir los cambios en el paisaje, que está condicionada por los rasgos particulares de su ciclo vital (Solon, 2005; García, 2011, en este monográfico). En este artículo se repasan los diferentes modelos conceptuales de fragmentación que han sido propuestos hasta el momento, evaluando su capacidad para representar los distintos paisajes fragmentados y las respuestas a la fragmentación de las diferentes especies. Se señalan las ventajas de cada modelo con respecto a los anteriores, y se ejemplifica la utilidad del más reciente con un estudio sobre los efectos de la fragmentación en una planta herbácea forestal.

Modelos conceptuales de paisaje

Modelo de islas

El *modelo de islas* (**Fig. 1A**) está basado en la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), que extrapola el concepto de "insularidad" a todos los hábitats naturales que son disgregados debido a la influencia antrópica. La teoría de biogeografía de islas ha tenido un gran impacto en ecología y biología de la conservación (por ejemplo, para el diseño de reservas, Higgs, 1981), estimulando en gran medida la investigación sobre fragmentación de hábitats.

Este modelo considera a los parches de hábitat fragmentado como *islas* embebidas en un *mar* constituido por hábitat inhóspito, denominado generalmente *matriz*. La matriz es considerada como un medio totalmente hostil para todos los organismos. Además, este modelo propone una transición clara y abrupta entre esta matriz y los parches remanentes de hábitat, y supone que las condiciones ambientales previas a la fragmentación son homogéneas, al igual que las existentes dentro de los parches. Esta uniformidad espacial lleva implícita la existencia de una consistencia temporal; es decir, se ignora la existencia de fluctuaciones temporales en las poblaciones que puedan hacer variar su distribución dentro del paisaje fragmentado.

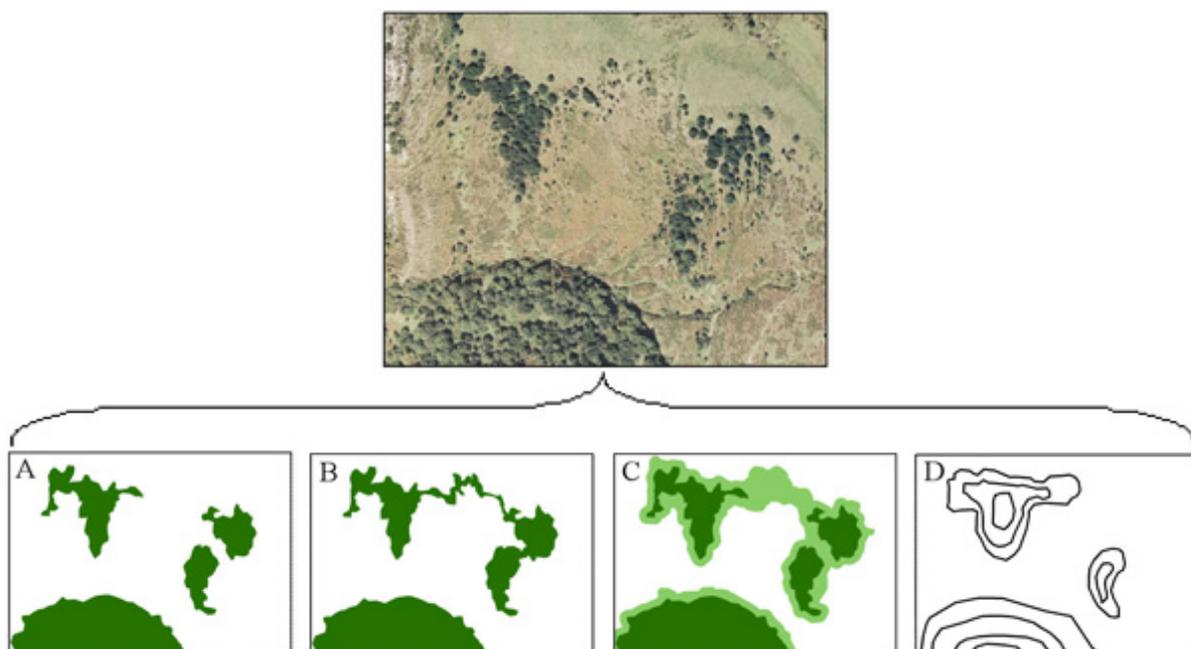


Figura 1. Interpretación de un mismo paisaje fragmentado mediante los cuatro modelos conceptuales de fragmentación existentes: (a) modelo de islas; (b) modelo de parche-matriz-corredor; (c) modelo de paisaje abigarrado; (d) modelo continuo.

Modelo de parche-matriz-corredor

Este modelo (**Fig. 1B**) es en realidad una extensión del *modelo de islas*, ya que incorpora el concepto de corredor a la concepción binaria de “hábitat adecuado” frente a “matriz inhóspita” propuesta por el modelo de islas. Sin embargo, el modelo de *parche-matriz-corredor* no se centra tanto en las diferencias en riqueza de especies, sino sobre todo en la configuración geográfica del paisaje fragmentado. Considera también que puede existir cierta heterogeneidad en la matriz, aunque no se le da gran importancia a este factor.

En este modelo, el paisaje fragmentado se considera compuesto por estos tres elementos discretos. Según Forman (1995), cada punto de un paisaje está situado dentro de un *parche*, de un *corredor* o de la *matriz*. Los parches son áreas de hábitat original que pueden tener diferentes tamaños y formas. Los corredores son elementos lineales de hábitat que conectan parches y pueden variar en longitud y anchura. Los parches y corredores están embebidos en una matriz que puede tener distinta extensión.

Modelo de paisaje abigarrado

En general, la mayoría de los paisajes fragmentados que observamos en el mundo real no se ajustan a la concepción binaria de “hábitat” y “no-hábitat” que proponen los modelos anteriores, en los que las transiciones entre los diferentes elementos del paisaje se definen como abruptas, y la influencia de la matriz es ignorada. Los modelos anteriores asumen también que las comunidades que viven en los fragmentos de hábitat están únicamente influidas por las presiones opuestas de colonización y extinción local, sin tener en cuenta la influencia de la matriz circundante, que puede dar lugar a diversos fenómenos físicos y biológicos asociados con cambios en las condiciones abióticas y bióticas en las zonas periféricas de los fragmentos (“efectos de borde”; Murcia, 1995). Los efectos de borde muestran una clara relación con la pérdida de hábitat, e introducen nuevos factores a tener en cuenta al analizar un paisaje fragmentado, como la forma del fragmento (formas más irregulares implican una mayor relación perímetro/área y por tanto la influencia del borde será más acusada; Ewers y Didham, 2007). La propia naturaleza de la matriz también es ignorada por los modelos anteriores, que suponen que las consecuencias de la fragmentación son independientes del tipo de matriz (urbana, agrícola, etc.) que rodea a los fragmentos. Sin embargo, los diferentes tipos de matriz ofrecen distinta resistencia a la dispersión de los organismos (Ricketts, 2001; Tischendorf y Fahrig, 2000), determinando el grado de aislamiento efectivo de los fragmentos de hábitat, que no depende sólo de la distancia existente entre ellos, sino también de la resistencia o permeabilidad de la matriz a la dispersión de los organismos (Herrera, 2011, en este monográfico).

El modelo de *paisaje abigarrado* (variegated landscape, *sensu* McIntyre y Barrett, 1992; **Fig. 1C**) propone que el paisaje fragmentado está formado por un mosaico de hábitats que representan distintos grados de modificación con respecto a la situación original, generando gradientes de adecuación de hábitat. Por lo tanto, la matriz puede presentar distinto grado de permeabilidad para los diferentes organismos; es decir, puede no representar una barrera, sino ser utilizada en mayor o menor grado dependiendo de la especie considerada y la escala a la que dicha especie utilice el ambiente. Este modelo tiene en cuenta también pequeños elementos de hábitat, como árboles aislados en el caso de paisajes forestales fragmentados (Fischer y Lindenmayer, 2002), que serían probablemente incluidos dentro de la matriz en los modelos de islas y parche-matriz-corredor, y que podrían servir como “piedras de paso” para facilitar el movimiento de los organismos dentro del paisaje, incrementando la permeabilidad de la matriz. En relación a las limitaciones a la hora de que el modelo de paisaje represente la percepción de distintas especies, McIntyre y Barrett (1992) propusieron identificar grupos de especies con requerimientos de hábitat comunes, como alternativa intermedia entre considerar la respuesta a la fragmentación de toda la comunidad o de cada una de las especies por separado. Más tarde, McIntyre y Hobbs (1999) propusieron un marco conceptual en el que se incorpora una componente temporal a los cambios en el paisaje, distinguiéndose cuatro estados secuenciales situados a lo largo de un continuo de destrucción del hábitat: intacto, abigarrado, fragmentado y relicto (**Fig. 2**). Estos estados se combinan luego con gradientes de modificación del hábitat remanente, que dependen también en cierta medida del grado de destrucción del hábitat (generalmente, en los hábitats fragmentados y relictos el grado de modificación interna del hábitat remanente es mayor que en los intactos y abigarrados). Estos autores dan un primer paso en la visión del paisaje como un continuo de destrucción y degradación del hábitat original. También sugieren que la interpretación del paisaje que realizan las diferentes especies puede ser muy diferente del punto de vista humano; por ejemplo, un paisaje que nosotros visualizamos como fragmentado puede ser percibido como relativamente continuo por especies con mucha movilidad o capacidad de dispersión.

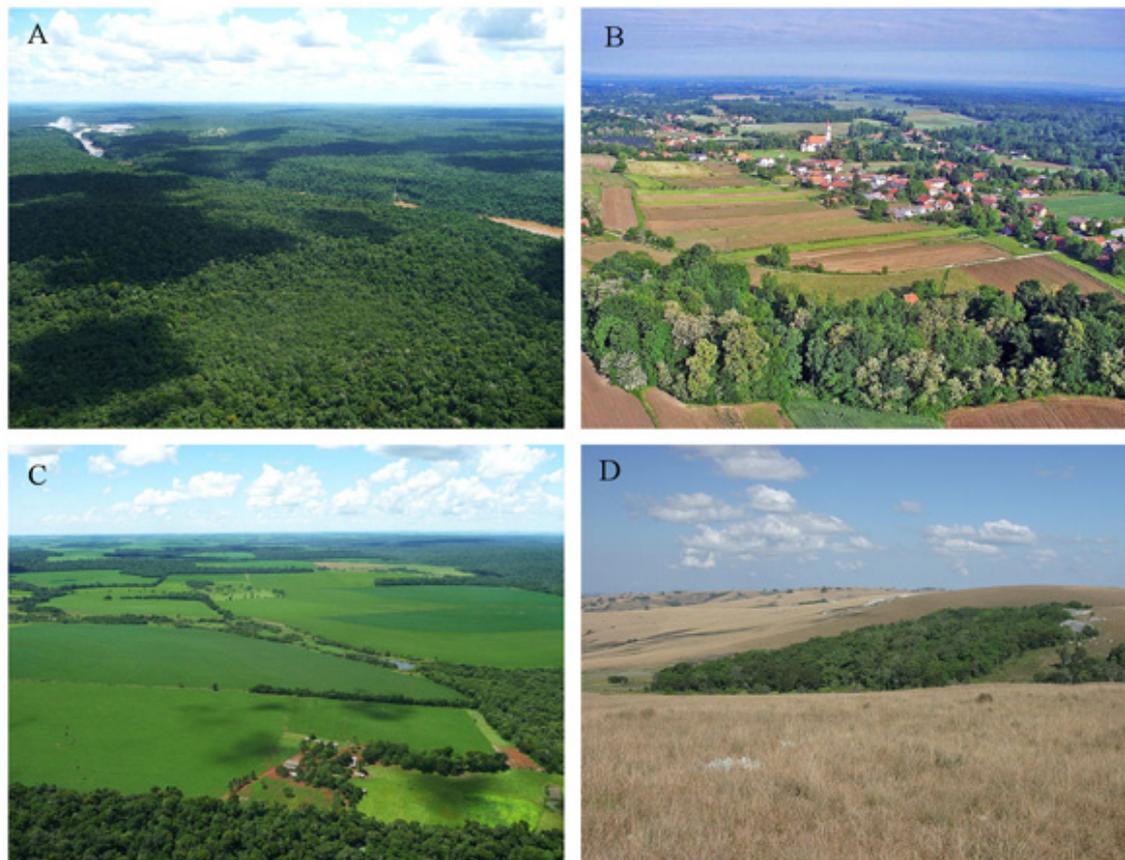


Figura 2. Ejemplos de los cuatro estados de alteración del paisaje descritos por (McIntyre y Hobbs, 1999): (a) selva intacta cerca de las cataratas del Iguazú, Argentina; (b) paisaje abigarrado con bosques y campos de cultivo en Razkrižje, Eslovenia; (c) bosques fragmentados para plantaciones en Brasil; (d) parche relicto de bosque montano en la meseta de Nyika, Malawi. (a) y (c): fotografías de dominio público. (b): Vojko Prah. (d): Dr. Thomas Wagner, Environmental and Agricultural Consulting and Research, bajo licencia CC-BY-SA 3.0 Unported.

Modelo de paisaje continuo

Todos los modelos anteriores asumen implícitamente que una misma clasificación de los patrones paisajísticos puede ser válida para todas las especies, pero es bien sabido que muchos organismos no perciben el paisaje de la misma forma (Lindenmayer et al., 2003). El modelo de continuo temporal y espacial propuesto por McIntyre y Hobbs (1999) propone la existencia de diferencias entre grupos de especies en cuanto a requerimientos de hábitat. Sin embargo, la definición de los gradientes de paisaje y de los estados de destrucción del hábitat se sigue haciendo en último término desde el punto de vista humano, basándose en los patrones físicos del paisaje, y sin tener en cuenta los procesos que generan las distribuciones reales de los organismos o los rasgos específicos que influyen en la percepción del paisaje por distintos organismos. En este sentido, existe la necesidad de considerar la visión que cada especie tiene del paisaje fragmentado y de integrar en los modelos conceptuales rasgos del ciclo de vida de los organismos que puedan determinar esta percepción.

Recientemente, el modelo de paisaje continuo (*Continua* and *Umwelt*, Manning et al., 2004b; modelo continuo, Fischer y Lindenmayer, 2006, **Fig. 1D**) ha sido propuesto para paliar estas deficiencias. Fischer y colaboradores (2004) habían resaltado previamente la utilidad de conceptualizar el paisaje por medio de una superposición de mapas de contornos que representarían la adecuación del hábitat para cada especie en concreto, teniendo en cuenta las diferentes escalas espaciales de percepción y respuesta al paisaje fragmentado. Este modelo engloba la definición del continuo paisajístico presentada por McIntyre y Hobbs (1999), pero incorpora también el concepto de *Umwelt* (von Uexküll, 1926). El *Umwelt* se refiere a la percepción y respuesta individual de cada especie, no sólo frente al gradiente continuo de hábitat sino también frente a otros gradientes de factores ambientales que influyen en procesos biológicos, y tiene en cuenta la escala espacial y temporal de percepción de cada organismo. Así, además de los gradientes de hábitat, Fischer y Lindenmayer (2006) consideran en concreto los gradientes de alimento, refugio, espacio y condiciones climáticas, ya que estos factores están estrechamente ligados a procesos ecológicos, y por lo tanto deberían estar relacionados con los patrones de distribución de las especies. Las variables respuesta utilizadas en los modelos estadísticos basados en este modelo conceptual están generalmente relacionadas con la especie individual, más que con la riqueza de especies de la comunidad, como ocurría en los anteriores modelos.

Aplicación del modelo de paisaje continuo al estudio de la respuesta a la fragmentación de *Primula vulgaris* en la cordillera Cantábrica

Para estudiar la respuesta de la planta forestal perenne *Primula vulgaris* al proceso de fragmentación del bosque en la cordillera Cantábrica, utilizamos una aproximación basada en el modelo de paisaje continuo (Valdés y García, 2009). Esta conceptualización nos permitió evaluar el efecto de los distintos procesos asociados a la fragmentación, junto con otros factores que representan la percepción que la planta tiene del paisaje (gradientes topográficos y restricciones a la dispersión), en la presencia, la abundancia y la estructura demográfica de la especie. La elección de esta especie fue debida a que en general, las plantas perennes tienen requerimientos de hábitat específicos (Dupré y Ehrlén, 2002), son susceptibles a la pérdida de hábitat y a los efectos de borde (Jules y Rathcke, 1999; Honnay et al., 2002), y tienen una dispersión muy restringida incluso dentro del hábitat forestal (Honnay et al., 2005). Por lo tanto, es esperable que la fragmentación les afecte de forma negativa.

El estudio se realizó en la Sierra de Peña Mayor (cordillera Cantábrica), una zona que ha sido deforestada desde tiempos históricos (García et al., 2005) y en la que actualmente encontramos bosques altamente fragmentados, con dominancia de una matriz de pastos (75 % de cobertura), formando un paisaje de tipo abigarrado (según McIntyre y Hobbs, 1999). Consideramos una superficie de 100 ha, que dividimos en 400 unidades de muestreo (cuadrados de 50x50 m), y construimos un Sistema de Información Geográfica (SIG) en el que incorporamos capas con la digitalización de la cobertura forestal y de la cobertura de *P. vulgaris*, además de un Modelo Digital de Elevaciones (MDE). Para cada unidad de muestreo, obtuvimos tres variables descriptoras del proceso de fragmentación: a) el porcentaje de cobertura forestal (como medida de disponibilidad de hábitat y medida inversa de pérdida de hábitat), b) el número de rodales forestales (como medida de la subdivisión del hábitat), y c) la longitud de perímetro de bosque (como medida de la cantidad de borde). Obtuvimos también variables topográficas para cada unidad de muestreo (elevación, pendiente y orientación). La presencia o ausencia de *P. vulgaris* fue determinada en cada unidad de muestreo, y su abundancia estimada mediante el porcentaje de cobertura de la especie. Además, calculamos su cobertura en el entorno formado por los 8 cuadrados que rodean a cada unidad de muestreo, y la utilizamos como medida de la abundancia de fuentes de semillas adyacentes; una respuesta positiva de la presencia o abundancia de *P. vulgaris* a esta variable nos indicaría la existencia de restricciones a la dispersión (Svenning, 2001; Svenning y Skov, 2002). Por último, en las unidades con presencia de la especie realizamos un muestreo aleatorio de 100 individuos que se clasificaron como juveniles, adultos vegetativos o adultos reproductores basándose en diferencias de tamaño, presencia de elementos reproductores y otros atributos biológicos. Como medida de la estructura demográfica, obtuvimos la proporción de juveniles relativa al total de individuos muestreados (Brys et al., 2003). Mediante modelos de regresión múltiple, evaluamos la respuesta de la presencia, abundancia y estructura demográfica de *P. vulgaris* a las características del paisaje (variables de fragmentación y topográficas) y a las restricciones a la dispersión (cobertura en el entorno). Utilizamos una regresión logística en el caso de la presencia, y regresiones lineales en el caso de la abundancia y estructura demográfica.

Los resultados de los análisis indicaron que la presencia de la especie se incrementa con la disponibilidad de hábitat forestal y, en menor medida, disminuye cuanto mayor es el número de parches forestales (es decir, cuanto más subdividido está el hábitat). Esto nos indica que la especie responde sobre todo a la pérdida, pero también a la subdivisión del hábitat a escala de paisaje, independientemente de la pérdida de hábitat. Estos efectos fueron más acusados con la presencia de la especie que con su abundancia o estructura demográfica, que quizás estén más influidas por otros factores ambientales que actúan a una escala espacial más fina. El efecto de la cobertura de la especie en el entorno fue positivo y, al menos en el caso de la presencia, similar en importancia al de las variables de fragmentación. Por eso, a pesar del fuerte efecto ejercido por la cantidad de hábitat, la especie no ocupa todo el hábitat disponible, ya que hay zonas de alta cobertura forestal en las que no está presente. Esto puede deberse a que no es capaz de alcanzar todo el hábitat remanente, dada su limitación a la dispersión. Sin embargo, también puede ocurrir que algunos sectores de paisaje, a pesar de poder ser colonizados, sean inadecuados para la persistencia de la especie, y que su establecimiento se vea limitado en estas zonas debido a la baja calidad del hábitat. La presencia de estas limitaciones al establecimiento se pone de manifiesto mediante el efecto positivo de la pendiente topográfica en la presencia de la especie: las áreas más escarpadas pueden representar sitios más "seguros" para la planta, por ejemplo, debido a que son de difícil acceso para los herbívoros. Este desajuste entre la distribución de la especie y la distribución del hábitat fragmentado se refleja en la **Figura 3**, donde se representa, en forma de gradiente, la probabilidad de presencia que predice el modelo de regresión logística para el área muestreada, superpuesta a la distribución de la cobertura forestal. La probabilidad de presencia se calcula a partir de la ecuación extraída del modelo logístico, en la que están incluidas todas las variables con un efecto significativo sobre la presencia. Este patrón, donde la distribución predicha de la especie coincide sólo parcialmente con la de su hábitat, es una consecuencia directa de la aplicación del modelo de paisaje continuo, mediante el cual la distribución se explica en base a otros factores, además de las características del paisaje fragmentado. En este caso, la ausencia de la planta de muchas zonas potencialmente adecuadas en cuanto a cantidad de hábitat (**Fig. 3**) se debe a características propias del *Umwelt* de esta especie, representado por su limitada capacidad de dispersión y por su dependencia de características topográficas. Las zonas de cobertura elevada y baja probabilidad de presencia de la especie en la **Figura 3** corresponderán con zonas donde la especie no ha sido capaz de dispersarse, o bien donde el hábitat es de baja calidad debido a sus características topográficas.

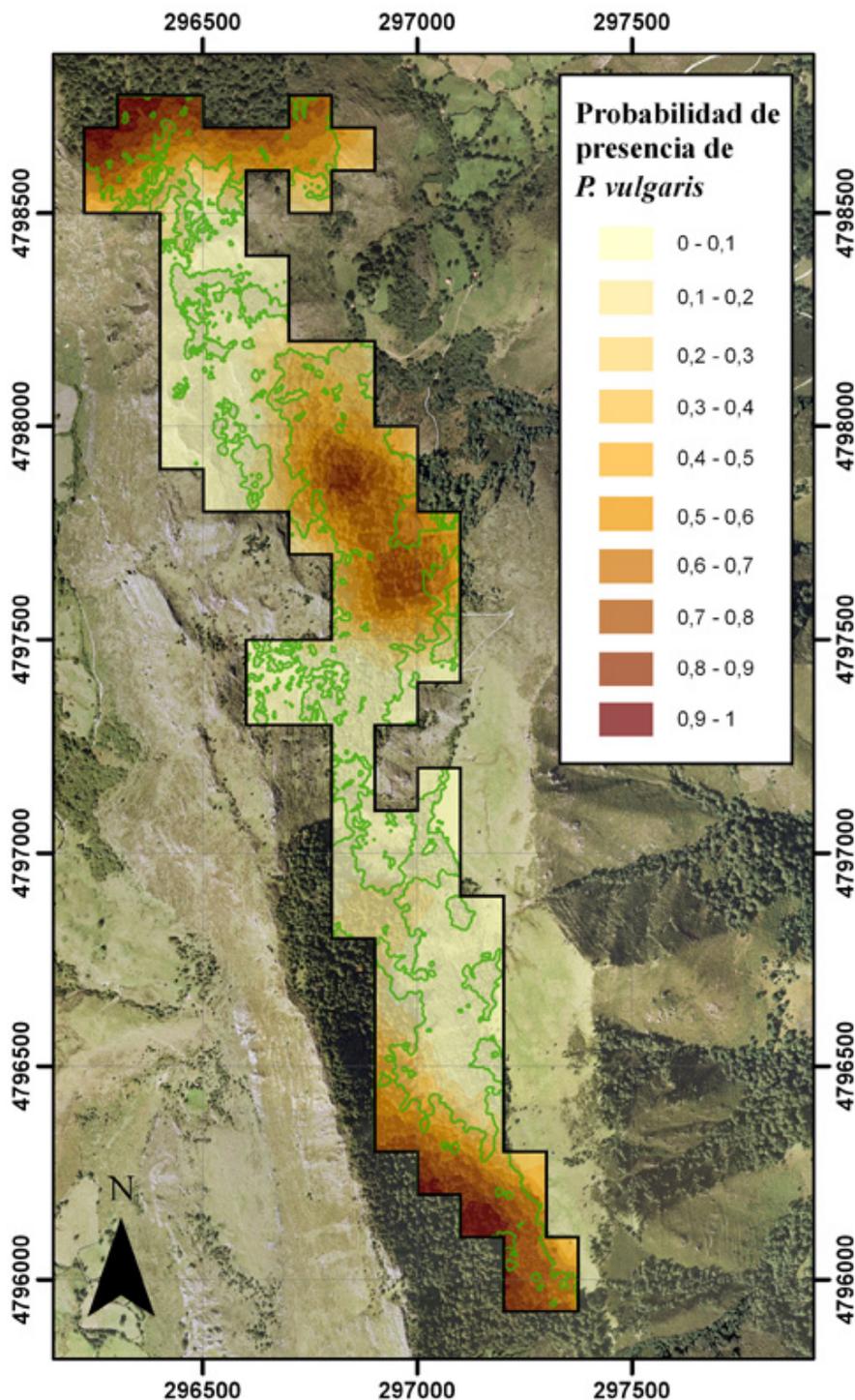


Figura 3. Ortofotografía de la zona de estudio y modelo de predicción de presencia de *Primula vulgaris*. El área de muestreo (100 ha) aparece delimitada en negro. El gradiente de color representa la probabilidad de presencia de *P. vulgaris* extraída mediante una regresión logística. La cobertura forestal dentro del área de muestreo está delimitada en verde (modificado de Valdés y García, 2009).

La utilización del modelo de paisaje continuo en este estudio supone ventajas frente a otros modelos que sólo tienen en cuenta patrones de paisaje para explicar la respuesta de los organismos a la fragmentación del hábitat, y que nos ofrecerían solamente una visión parcial de la respuesta de *P. vulgaris* ante los cambios paisajísticos. Además, consideramos que este marco conceptual puede ser adecuado para estudiar la respuesta de otras especies de plantas forestales ante el proceso de fragmentación, ya que todas ellas comparten características de su ciclo biológico (sobre todo en cuanto a la limitada capacidad de dispersión) y tienen similares requerimientos de hábitat (Honnay et al., 2005).

Utilidad de los diferentes modelos y generalización en la aplicación del modelo continuo como base conceptual en los estudios de fragmentación

Los diferentes modelos conceptuales anteriormente expuestos se han aplicado para estudiar una gran variedad de paisajes fragmentados. Sin embargo, el enfoque de estos estudios ha sido diferente según el modelo utilizado, y la cantidad de trabajos que lo aplican es menor cuanto más recientemente se ha propuesto el modelo. El *modelo de islas* ha sido aplicado (implícita o explícitamente) en gran cantidad de estudios observacionales, y en la mayoría de los estudios experimentales sobre fragmentación (revisados en Debinski y Holt, 2000). En muchos casos se han comparado fragmentos de distintos tamaños y/o distinto grado de aislamiento en cuanto a riqueza de especies (Stouffer y Bierregaard, 1995), abundancia de individuos (Collins et al., 2009), estructura demográfica (Bruna y Kress, 2002), interacciones interespecíficas (Goverde et al., 2002), reclutamiento (Cordeiro y Howe, 2001), etc. No obstante, la investigación actual en fragmentación tiende a ir más allá de este modelo (Laurance, 2008). El *modelo de parche-matriz-corredor* se ha utilizado en numerosos estudios centrados en el papel de los corredores biológicos (ver revisión de Haddad y Tewksbury, 2006) y de varios trabajos donde se investiga el papel de los setos como corredores (revisados en Davies y Pullin, 2007). El *modelo de paisaje abigarrado* ha sido la base de muchos trabajos que han resaltado la importancia de la matriz (Manning et al., 2004a; Fischer et al., 2005) y sus características (Rodewald, 2003; Watson et al., 2005; Umetsu y Pardini, 2007), así como de otros elementos del paisaje, como árboles aislados (Manning et al., 2004a), aspectos que fueron básicamente ignorados por los modelos anteriores. El *modelo de paisaje continuo* ha sido aún poco utilizado. Los estudios que lo han aplicado (e.g. González-Varo et al., 2008; Lees y Peres, 2008; Deconchat et al., 2009; González Varo, 2010) se han centrado sobre todo en la evaluación de la respuesta de la distribución y abundancia de aves frente a entornos fragmentados. Sin embargo, este modelo tiene un elevado potencial para ser aplicado en el estudio de los efectos del proceso de fragmentación en otros tipos de organismos.

El modelo de islas, el modelo de parche-matriz-corredor y el modelo de paisaje abigarrado se agrupan generalmente bajo el término *modelos basados en patrones*. El modelo de paisaje continuo, por el contrario es un *modelo basado en procesos* que pueden afectar a cada especie diferencialmente. Los modelos basados en patrones tratan de reducir la complejidad que supondría analizar la respuesta de cada especie por separado. Aunque es necesario cierto grado de simplificación de la realidad para llevar a cabo estudios en paisajes fragmentados, en algunos casos este tipo de modelos consideran patrones ecológicos demasiado sencillos, suponiendo que ciertos parches (definidos como "hábitat" desde el punto de vista humano) son adecuados para todas las especies que coexisten en un paisaje. Estos modelos pueden mejorarse evaluando la respuesta de grupos concretos de especies de acuerdo con su utilización del paisaje modificado: en hábitats forestales fragmentados se ha hablado frecuentemente de "especies de interior de bosque", "especies de borde" y "especies generalistas" (Urbina-Cardona et al., 2006); o bien se han clasificado los parches de hábitat en "fuentes", que proporcionan dispersantes y "sumideros", donde la mortalidad supera a la reproducción (Pulliam et al., 1992).

El modelo de paisaje continuo no está basado en patrones de paisaje, sino en los procesos que dan lugar a las distribuciones de especies concretas. Sin embargo, llevar a cabo la evaluación de los efectos concretos de la fragmentación en todas y cada una de las especies existentes en un paisaje es, en la mayor parte de los casos, inabarcable. Una manera de llevar a cabo cierta generalización es agrupar especies diferentes que representen respuestas comunes a gradientes ambientales, y analizar así la distribución de "grupos" de especies. Por ejemplo, se puede evaluar la respuesta a la fragmentación de grupos de especies con requerimientos de hábitat similares, como pájaros forestales (McGarigal y McComb, 1995), o con los mismos requerimientos tróficos, como insectos del suelo (Golden y Crist, 2000). Así, definiríamos una especie de "*Umwelt* multiespecífico", que constituiría la percepción y respuesta conjunta de cada uno de estos grupos funcionales de especies frente a los diferentes gradientes ambientales.

Recientemente se ha debatido en varias ocasiones sobre la utilidad de ambos tipos de modelos (Lindenmayer y Fischer, 2006; Fischer y Lindenmayer, 2007; Price et al., 2009). Estos autores coinciden en que ambas aproximaciones son útiles y complementarias, y que la elección de una u otra depende de varios factores, entre ellos el paisaje estudiado, la especie a considerar, la escala espacial y los objetivos del estudio. Sin embargo, desde un punto de vista sintético, hay que destacar la capacidad integradora del modelo continuo, que permite evaluar la distribución de una especie considerando el efecto de los distintos procesos que la determinan, teniendo en cuenta tanto variables externas (gradientes de fragmentación y otros factores ambientales), como internas (rasgos del propio ciclo de vida de la especie). Esto nos proporciona una visión más completa de la respuesta de la especie frente al paisaje que la que nos darían los modelos basados únicamente en patrones. El punto débil de este modelo, que es su dificultad de aplicación, puede solucionarse considerando como objeto de estudio a un grupo de especies, en vez de a cada especie por separado. Por ejemplo, como se mencionó anteriormente, nuestro estudio con *P. vulgaris* podría generalizarse para el grupo de plantas forestales perennes. De esta manera, si nos interesa incluir a todas las especies de un paisaje en nuestro estudio, la aplicación del modelo es más factible, ya que podemos definir una serie de grupos de los que estudiaremos su respuesta, en vez de centrarnos en todas y cada una de las especies que viven en ese paisaje. Por lo tanto, este modelo constituye una base conceptual sólida sobre la que desarrollar estudios de fragmentación, ya sean a escala de especie, de grupo de especies, o de una comunidad completa, y en mi opinión debería sustituir a las aproximaciones puramente basadas en patrones físicos, que nos proporcionan una visión sesgada de la realidad.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado con una beca FPU (MICINN-Fondo Social Europeo) y con los proyectos CGL2008-1275/BOS (MICINN) e IB08-039 (PCTI-FICYT). Daniel García, Efrén Vigón y Daniel Martínez realizaron valiosos comentarios sobre versiones previas del manuscrito.

Referencias

- Bruna, E.M., Kress, W.J. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology* 16:1256-1266.
- Brys, R., Jacquemyn, H., Endels, P., Hermy, M., De Blust, G. 2003. The relationship between reproductive success and demographic structure in remnant populations of *Primula veris*. *Acta Oecologica* 24:247-253.
- Collins, C.D., Holt, R.D., Foster, B.L. 2009. Patch size effects on plant species decline in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 90:2577-2588.
- Cordeiro, N.J., Howe, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15:1733-1741.
- Davies, Z.G., Pullin, A.S. 2007. Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landscape Ecology* 22:333-351.
- Debinski, D.M., Holt, R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14:342-355.
- Deconchat, M., Brockerhoff, E.G., Barbaro, L. 2009. Effects of surrounding landscape composition on the conservation value of native and exotic habitats for native forest birds. *Forest Ecology and Management* 258:S196-S204.
- Dupré, C., Ehrlén, J. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90:796-805.
- Ewers, R.M., Didham, R.K. 2007. The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology* 21:926-936.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fahrig, L., Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.
- Fazey, I., Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2005. What do conservation biologists publish? *Biological Conservation* 124:63-73.
- Fischer, J., Fazey, I., Briese, R., Lindenmayer, D.B. 2005. Making the matrix matter: challenges in Australian grazing landscapes. *Biodiversity and Conservation* 14:561-578.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2002. The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. *Biodiversity and Conservation* 11:833-849.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112:473-480.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Fazey, I. 2004. Appreciating ecological complexity: habitat contours as a conceptual landscape model. *Conservation Biology* 18:1245-1253.

- Forman, R.T.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.
- García, D., Quevedo, M., Obeso, J. R., Abajo, A. 2005. Fragmentation patterns and protection of montane forests in the Cantabrian range (NW Spain). *Forest Ecology and Management* 208:9-43.
- Golden, D.M., Crist, T. O. 2000. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos* 90:525-538.
- González Varo, J.P. 2010. Fragmentation, habitat composition and the dispersal/predation balance in interactions between the Mediterranean myrtle and avian frugivores. *Ecography* 33:185-197.
- González-Varo, J.P., López-Bao, J., Guitián, J. 2008. Presence and abundance of the Eurasian nuthatch *Sitta europaea* in relation to the size, isolation and the intensity of management of chestnut woodlands in the NW Iberian Peninsula. *Landscape Ecology* 23:79-89.
- Goverde, M., Schweizer, K. Baur, B., Erhardt, A. 2002. Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behaviour: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grasslands. *Biological Conservation* 104:293-299.
- Haddad, N.M., Tewksbury, J.J. 2006. Impacts of corridors on populations and communities. En: Crooks, K., Sanjayan, M.), (eds.). *Connectivity Conservation*, pp. 390-415. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Herrera, J.M. 2011. La importancia de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas* 20(2-3):21-35.
- Higgs, A.J. 1981. Island biogeography theory and nature reserve design. *Journal of Biogeography* 8:117-124.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermy, M. 2002. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* 5:525-530.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermy, M. 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166:723-736.
- Jules, E.S., Rathcke, B.J. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology* 13:784-793.
- Laurance, W.F. 2008. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation* 141:1731-1744.
- Lees, A.C., Peres, C.A. 2008. Avian life-history determinants of local extinction risk in a hyper-fragmented neotropical forest landscape. *Animal Conservation* 11:128-137.
- Lindenmayer, D.B., Fischer, J. 2006. *Habitat fragmentation and landscape change. An ecological and conservation synthesis*. Island press, Washington, USA.
- Lindenmayer, D.B., McIntyre, S., Fischer, J. 2003. Birds in eucalypt and pine forests: landscape alteration and its implications for research models of faunal habitat use. *Biological Conservation* 110:45-53.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Manning, A.D., Lindenmayer, D.B., Barry, S.C. 2004a. The conservation implications of bird reproduction in the agricultural 'matrix': a case study of the vulnerable superb parrot of south-eastern Australia. *Biological Conservation* 120:363-374.
- Manning, A.D., Lindenmayer, D.B., Nix, H.A. 2004b. Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104:621-628.

- McGarigal, K., McComb, W.C. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs* 65:235-260.
- McIntyre, S., Barrett, G.W. 1992. Habitat variegation, an alternative to fragmentation. *Conservation Biology* 6:146-147.
- McIntyre, S., Hobbs, R.J. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13:1282-1292.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
- Price, B., McAlpine, C.A., Kutt, A.S., Phinn, S.R., Pullar, D.V., Ludwig, J.A. 2009. Continuum or discrete patch landscape models for savanna birds? Towards a pluralistic approach. *Ecography* 32:745-756.
- Pulliam, H.R., Dunning Jr, J.B., Liu, J. 1992. Population dynamics in complex landscapes: a case study. *Ecological Applications* 2:165-177.
- Ricketts, T.H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158:87-99.
- Rodewald, A.D. 2003. The importance of land uses within the landscape matrix. *Wildlife Society Bulletin* 31:586-592.
- Sala, O.E., et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Solon, J. 2005. Incorporating geographical (biophysical) principles in studies of landscape systems. En: Wiens J.A., Moss M R. (eds.). *Issues and perspectives in landscape ecology*, pp. 11-20. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Stouffer, P.C., Bierregaard Jr, R.O. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76:2429-2445.
- Svenning, J.-C. 2001. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17:97-113.
- Svenning, J.-C., Skov, F. 2002. Mesoscale distribution of understory plants in temperate forest (Kalø, Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology* 160:169-185.
- Tischendorf, L., Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33:200-209.
- Umetsu, F., Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22:517-530.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M., Reynoso, V.H. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132:61-75.
- Valdés, A., García, D. 2009. Applying a continuous landscape approach to evaluate plant response to fragmentation: *Primula vulgaris* in the Cantabrian mountains. *Applied Vegetation Science* 12:504-515.
- von Uexküll, J. 1926. *Theoretical biology*. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co. Ltd., UK.
- Watson, J.E.M., Whittaker, R.J., Freudenberger, D. 2005. Bird community responses to habitat fragmentation: how consistent are they across landscapes? *Journal of Biogeography* 32:1353-1370.