

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/233842084>

Introducción a la conservación de las especies

Book · August 2012

CITATIONS

10

READS

4,428

1 author:



[Jose Luis Tellería](#)

Complutense University of Madrid

250 PUBLICATIONS 7,511 CITATIONS

SEE PROFILE

Introducción a la conservación de las especies

Introducción a la conservación de las especies

José Luis Tellería





Tundra Ediciones
Apartado de Correos 4047
46006 Valencia
España
info@tundraediciones.es
www.tundraediciones.es

1ª edición: Agosto 2012

© Tundra Ediciones
© de los textos, figuras y fotografías: José Luis Tellería Jorge
© de otras fotografías: sus autores (pág. 317)
© de la fotografía de portada: Marina Cano
(www.marinacano.net/www.marinacano.net)

Edición: Víctor J. Hernández
Diseño y maquetación: Patricia Méndez

ISBN: 978-84-939890-7-1
Depósito legal: AB-76-2012
Impreso en España

Citación recomendada:

Tellería, J. L. 2012. *Introducción a la conservación de las especies*. Tundra Ediciones, Valencia.

Todos los derechos reservados. Ninguna parte de esta publicación, incluidos textos, tablas, figuras, mapas, fotografías e ilustraciones, puede ser reproducida, almacenada o transmitida en manera alguna ni por ningún medio, ya sea eléctrico, digital, químico, mecánico, óptico, de grabación, fotocopia o de cualquier otro tipo sin permiso previo del editor.

Tellería, José Luis
Introducción a la conservación de las especies / José Luis Tellería. – Valencia : Tundra Ediciones, 2012

ISBN 978-84-939890-7-1

1. Biología-Conservación-Manuales
I. Título

A Rosa, Iñigo y Rosita por aguantarme

Prólogo

La conservación intenta remediar el declive de las especies ante el avance del hombre. Hoy alcanzamos los 7.000 millones de individuos y somos los vertebrados más abundantes entre los de nuestro tamaño. Contamos, además, con un séquito de 50.000 millones de animales domésticos a nuestro servicio (pollos, patos, cerdos, vacas, ovejas...) que son, obviamente, una parte del problema. En esta fase expansiva estamos monopolizando los recursos y alterando los ecosistemas utilizados por muchas otras especies. Este avance tiene, además, algunas peculiaridades que acentúan su impacto sobre la diversidad biológica del planeta. La primera es que somos capaces de acumular y transmitir con rapidez las ideas exitosas. Tal *evolución cultural* es la causa de la creciente capacidad transformadora de nuestras máquinas y de la relativa imposibilidad de los otros organismos para afrontar unos cambios mucho más rápidos que su lenta *evolución biológica*. La segunda es que nuestra expansión fomenta la uniformización de los territorios ocupados. Es decir, propagamos los mismos cultivos, los mismos ganados o las mismas ciudades a lo largo y ancho del planeta en un proceso de homogenización que iniciamos en Asia durante el Neolítico con la aparición de la agricultura, lo propagamos en el siglo XVI al amparo de la expansión europea y hoy se acelera de la mano de nuestro vertiginoso desarrollo tecnológico. En este contexto, la conservación de las especies intenta atenuar los efectos de este empobrecimiento a la espera de tiempos mejores en los que, de la mano de nuestra cantada racionalidad, diseñemos un modelo de desarrollo en el que quepamos todos.

Este libro lo he redactado a partir del material utilizado en mis clases. Aunque este suele ser el cómodo origen de muchos manuales universitarios, reconozco que he pasado por diversas tribulaciones. Al leer una primera versión, recordé que Stephen W. Hawking advertía en su célebre *Historia del tiempo* que cada ecuación incluida en un libro reducía a la mitad el número de sus lectores. Un verano después, al revisar la segunda versión, constaté que había construido un mamotreto ilegible lleno de referencias bibliográficas con las que cargaba sobre el lector la responsabilidad de enterarse mejor de lo que solo insinuaba. Volví para atrás. Y al revisar la tercera versión al año siguiente, me di cuenta de que los capítulos configuraban una desordenada sucesión de pegotes inconexos. Comencé de nuevo.

El resultado lo tiene usted en sus manos. He intentado describir de forma sencilla y ordenada el interés de conservar las especies, los riesgos que las amenazan, la forma de diagnosticarlos y algunas medidas para solucionarlos. Soy

consciente de haber simplificado mucho las cosas, pero ese es el pago de haber pensado más en mis alumnos que en mis colegas. Mi idea es que el libro les sirva para reflexionar y plantear sus preguntas. Menudean los ejemplos pero no se describen las técnicas de estudio ni se proponen ejercicios prácticos que, por su potencial complejidad, debieran realizarse bajo la tutela de un profesor.

También soy consciente de que tratar sobre la conservación de las especies puede ser algo controvertido por tres razones. En primer lugar, porque son entidades difíciles de definir que a veces forman confusas amalgamas de individuos. De hecho, la búsqueda de un concepto universal de especie se ha convertido, en palabras del naturalista Eduard O. Wilson, en el Santo Grial de muchos biólogos. Pero esta dificultad sólo refleja la complejidad de este nivel de integración de la materia viva, no su inexistencia. Usted y yo, el perro del vecino o los álamos del parque somos unos dignos representantes de lo que entendemos por especie. En segundo lugar, porque defender su conservación es, en esencia, una improcedencia científica dado el carácter dinámico de estas entidades. Pero no se trata de fijarlas en el tiempo sino de garantizar su innata tendencia al cambio manteniendo escenarios compatibles con sus derroteros evolutivos. Y, en tercer lugar, porque este “pastoreo de especies” puede parecer trasnochado frente a otros posicionamientos conservacionistas: ¿Por qué no conservamos los procesos ecológicos y dejamos de preocuparnos de plantas y animales? Pero las especies son piezas fundamentales del edificio de la vida cuya protección ha de ser defendida sin complejos. Su desaparición es, además de un clamoroso fracaso de nuestra gestión del planeta, una pérdida de consecuencias imprevisibles.

José Luis Tellería
Navacerrada, Marzo de 2012

Agradecimientos

Luis Santiago Cano, José A. Díaz González-Serrano, Aitor Galarza, Rosa Pérez Gomariz, Javier Pérez-Tris, Pilar Rodríguez, Alfredo Salvador, Francisco Sánchez-Aguado, Tomás Santos y María Teresa Tellería cargaron con la penosa tarea de leer diferentes versiones del manuscrito. Sus opiniones y comentarios —no siempre atendidos por mi parte— fueron de gran ayuda. Mi lealtad personal hacia todos ellos exige aclarar que cualquier error recogido en este libro es de mi exclusiva responsabilidad. Igualmente, José María Hernández de Miguel, Eduardo de Juana, Javier Loidi, Álvaro Ramírez, Francisco Sánchez Aguado y María Teresa Tellería me prestaron algunas de las fotografías y esquemas que ilustran el libro. Víctor J. Hernández, de Tundra Ediciones, aportó valiosas ideas y comentarios durante la edición del libro.

Índice

Retos de la conservación

Capítulo 1. **Biología y conservación.** 17

Introducción. Biología, biodiversidad y conservación. Conservación de especies. Gestión ecosistémica. Papel de la ciencia. Método científico. Problemas en la aplicación del método científico. Manejo adaptativo. Importancia de la teoría.

Capítulo 2. **Conservación de especies: aspectos sociales, económicos y filosóficos.** 29

Introducción. Economía y conservación. Valor de uso. Otros valores. Oportunidades y límites de la evaluación económica. Aspectos éticos. Cambio de valores.

Capítulo 3. **¿Por qué desaparecen las especies?** 39

Introducción. Perturbaciones: el papel de las especies. Perturbaciones humanas: patrones espaciales y temporales. Perturbación local vs. cambio global. Tipología de las perturbaciones. Vulnerabilidad de las especies.

Capítulo 4. **Pérdida de especies.** 57

Introducción. La variedad de especies. Problemas de conocimiento. Desaparición de especies: dificultades de evaluación. Efectos de la escala temporal y espacial de análisis. Desaparición de poblaciones. Una comparación con el pasado.

Las especies en conservación

Capítulo 5. **Las especies como unidades de gestión.** 73

Introducción. Planteamientos evolutivos. Conceptos de especies. Diferenciación y convergencia. Importancia conservacionista de la singularidad filogenética. La Taxonomía aplicada a la conservación. Aproximación práctica. Gestión de poblaciones.

Capítulo 6. **Las especies y su ambiente.** 87

Introducción. Concepto de nicho. El nicho como un hiperespacio. Concepto de hábitat. Calidad de hábitat. Cambios espaciales. Cambios temporales.

Capítulo 7. **Las comunidades de especies.** 95

Introducción. Concepto de comunidad. Concepto operacional y funcional. Concepto tipológico. Estructura de las comunidades. Riqueza regional y local. Cambios temporales en la estructura de las comunidades. Problemas en el uso de la riqueza.

Capítulo 8. Papel ecológico de las especies...... 107
Introducción. Conservación ecosistémica. Resiliencia. Aproximación específica. ¿Son necesarias todas las especies? Papel ecológico de las especies. Especies clave, dominantes y redundantes. Dificultades en la evaluación de la redundancia funcional de las especies. Redes ecológicas. Pérdida de especies: sus efectos.

Capítulo 9. Las especies como instrumentos para la conservación. 121
Introducción. Las especies como indicadoras. Criterios de selección. Aspectos metodológicos. Aproximaciones multi-específicas. Especies sombrilla. Especies bandera.

Diagnóstico de los problemas

Capítulo 10. Gestión del territorio. 133
Introducción. Principios de precaución y prevención. Delimitación espacial. Interés y apremio conservacionista. Clasificación internacional de las áreas importantes para la conservación. Los puntos calientes de la biodiversidad. Las ecorregiones. Conservación del territorio. Planes de conservación de especies.

Capítulo 11. Prevención: Seguimiento de especies. 145
Introducción. Escasez de información. Seguimiento: ideas generales. Estudio de la abundancia. Exactitud y precisión. Muestreo estratificado. El seguimiento como experimento. Seguimiento integrado. Análisis de viabilidad poblacional.

Capítulo 12. Explotación de las poblaciones. 159
Introducción. Crecimiento logístico. Tasas de crecimiento. Capacidad de carga. Como evitar la sobreexplotación. Seguimiento y manejo adaptativo. Gestión de la capacidad de carga.

Capítulo 13. Calidad del hábitat. 169
Introducción. Estudio del hábitat. Modelos. Estructura de los modelos e incertidumbre científica. Diseño experimental. Experimentos manipulativos. Experimentos observacionales. Estudio de disponibilidad vs. uso. Análisis multivariante. Test de hipótesis y validación de modelos. Aproximaciones teóricas: los índices de adecuación del hábitat.

Capítulo 14. Pérdida y fragmentación del hábitat. 185
Introducción. Patrones en el hábitat fragmentado. Pérdida de especies. Efecto de la densidad ecológica. Efecto de borde. Importancia de la ubicación de los fragmentos. Efecto de la cobertura regional de hábitat.

Capítulo 15. Interferencias con el proceso evolutivo. 199
Introducción. Respuestas evolutivas. Hibridación. Pérdida de variabilidad genética. Efecto de la reducción numérica. Deriva genética. Tamaño efectivo. Endogamia.

Algunas soluciones

Capítulo 16. **Áreas protegidas.** 215

Introducción. Selección de áreas protegidas. Tamaño y número. Conservación de poblaciones. Pérdida de especies. Problemas de gestión. Corredores.

Capítulo 17. **Atenuación del impacto de la urbanización y las infraestructuras.** 227

Introducción. Aproximación preventiva. Evaluación del impacto ambiental. Expansión urbana. Embalses. Carreteras y ferrocarriles. Tendidos eléctricos. Plantas de producción de energía eólica.

Capítulo 18. **Control de las especies invasoras.** 243

Introducción. Exóticas vs. invasoras. Una visión general de las especies invasoras. Vulnerabilidad a las invasiones. Prevención. Programa de control. Seguimiento del proceso.

Capítulo 19. **Conservación *ex situ* y reintroducciones.** 259

*Introducción. Conservación *ex situ*. Cría en cautividad: ideas básicas. Reintroducciones y reforzamientos.*

Capítulo 20. **Restauración.** 275

Introducción. Ecología de la restauración. Sucesión ecológica y perturbaciones. Manejo de sucesiones: estado deseado. Ensamblaje del sistema restaurado. Consideraciones espaciales: diseño de paisajes. Gestión de hábitat. Perspectiva evolutiva.

Bibliografía 287

Índice temático 305

Retos de la conservación



Caracol arborícola de O'ahu
(*Achatinella abbreviata*)

*La desaparición de las especies nos plantea un doble reto:
informarnos de lo que ocurre y asumir la responsabilidad
de intentar evitarlo.*

*Sin esta base, es posible que no comprendamos la importancia
del trabajo conservacionista.*

Capítulo 1. Biología y conservación

La idea de que la humanidad tiene una responsabilidad ante el conjunto de la naturaleza es un concepto ético que parece haber surgido sorprendentemente tarde.

Ernst Mayr (1997). Así es la biología.
Debate, Barcelona

Introducción

La preocupación por el impacto del hombre sobre la naturaleza no es algo nuevo aunque, como señalaba Ernst Mayr, uno de los padres de la moderna biología evolutiva, sí lo sea nuestra asunción de responsabilidades. Sin embargo, conviene recordar que esta toma de conciencia ha ido madurando durante los últimos 200 años. Ya en el siglo XVIII, Thomas Malthus y David Ricardo discrepaban sobre las consecuencias sociales de la previsible reducción de los recursos que sustentaban a una población humana en continuo crecimiento. Y a finales del siglo XIX empezó a manifestarse la moderna preocupación por la conservación de las especies y otras manifestaciones de un mundo natural que iniciaban un retroceso ya perceptible para los observadores más avezados. En esta época se establecieron los primeros parques nacionales (Yellowstone en 1876, Yosemite en 1890) y se constituyeron las primeras organizaciones conservacionistas (Sierra Club de California en 1892, Fauna y Flora Internacional del Reino Unido en 1903).

A mediados del siglo XX, tras el desarrollo industrial y agrícola posterior a la Segunda Guerra Mundial, se acentuó la preocupación por nuestro modelo de crecimiento. Era un momento de expansión demográfica, uso creciente de los recursos y progresiva alteración ambiental. Fue entonces cuando se detectó el carácter planetario de la contaminación por insecticidas organoclorados y los riesgos de su acumulación en las cadenas tróficas. Este es el origen del conocido alegato conservacionista de Raquel Carson en su *Primavera Silenciosa* (1962), un título que recordaba la desaparición de las aves por efecto de la contaminación. Para muchos, este libro marca el inicio del moderno movimiento conservacionista. También en esos años se publicó el polémico Informe Meadows (Meadows *et al.* 1972) que recuperaba los planteamientos maltusianos reforzándolos con nuevos análisis de los costes sociales y ambientales del modelo de crecimiento dominante.

En 1972 se celebró en Estocolmo la primera Conferencia de las Naciones Unidas sobre Medio Ambiente Humano. Allí se sentaron las bases del Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA), impulsor de muchos acuerdos internacionales que han sustentado desde entonces los esfuerzos dirigidos a la conservación de las especies (tabla 1.1).

Tabla 1.1. *Algunos convenios internacionales útiles para la conservación de las especies. La firma de estos convenios implica su incorporación a las legislaciones de cada estado y constituyen la base legal de la acción conservacionista.*

Convención sobre los Humedales, conocido como Convenio Ramsar por haberse aprobado en la ciudad iraní del mismo nombre en 1971. Tiene como objetivo fundamental la conservación y el uso racional de los humedales (www.ramsar.org).

Convenio sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), firmado en Washington en 1973. Su objetivo es la cooperación internacional para la regulación del comercio de las especies y sus partes (www.cites.org).

Convenio sobre la Conservación de las Especies Migratorias de Animales Silvestres, firmado en Bonn en 1979. Pretende que los estados adquieran el compromiso de proteger las especies de fauna silvestre en sus migraciones (www.cms.int/).

Convenio sobre la Conservación de la Vida Silvestre y del Medio Natural de Europa, firmado en Berna en 1979. Tiene como objeto garantizar la conservación de la flora y de la fauna silvestres y de sus hábitats naturales (<http://www.coe.int/>).

Convenio sobre la Diversidad Biológica, firmado en Río de Janeiro en 1992 para proteger la diversidad biológica y fomentar su uso sostenible y el reparto justo de sus beneficios (www.cbd.int).

Directiva 92/43/CEE relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres de Europa, adoptada en 1992. Se complementa con la Directiva 2009/147/CE relativa a la conservación de las aves, dado que la red de reservas creadas al amparo de ambas directivas conformarán la red europea de conservación Natura 2000 (http://ec.europa.eu/environment/nature/index_en.htm).

En 1992 se celebró en Río de Janeiro la Conferencia de las Naciones Unidas sobre Medio Ambiente y Desarrollo donde se estableció el Convenio sobre Diversidad Biológica. En él se introdujeron nuevos conceptos y obligaciones al propugnarse la conservación de la *diversidad biológica* (variedad de genes, especies y ecosistemas), el uso sostenible de sus componentes y el reparto justo y equitativo de sus beneficios. Se abrió así una nueva etapa en la conservación del planeta caracterizada por una creciente implicación de los agentes sociales. De

esta forma, por lo menos formalmente, la conservación dejaba de ser un tema que solo preocupaba a científicos y conservacionistas.

La actual inquietud por la pérdida de especies forma parte de este panorama. Hoy nos preguntamos si esta destrucción puede reducir los *servicios ambientales* de los que dependemos (tabla 1.2), una preocupación que no difiere mucho de la creciente intranquilidad por la disponibilidad de otros recursos en un planeta finito donde nuestra población sigue creciendo (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). En septiembre de 2000 se celebró la Cumbre del Milenio de la ONU donde se marcaron una serie de objetivos de mejora de la gestión social y ambiental de nuestro planeta. El objetivo 7 buscaba garantizar su sostenibilidad marcándose metas y plazos (hoy incumplidos) para reducir la pérdida de diversidad (Butchard *et al.* 2010).

Tabla 1.2. Algunos servicios prestados por las especies en los ecosistemas (Millennium Ecosystem Assessment, 2003).

Servicios básicos: producción primaria, ciclo de nutrientes, formación de suelos.

Productos: alimento, madera, combustibles, fibras, productos químicos, recursos genéticos.

Regulación ambiental: regulación climática, regulación de plagas y enfermedades, regulación hídrica, purificación del agua, purificación del aire.

Servicios culturales: servicios espirituales, turismo, educación, herencia cultural, información científica.

Biología, biodiversidad y conservación

En las tres últimas décadas, en consonancia con el auge de la preocupación conservacionista, la Biología y otras disciplinas afines han elaborado un aceptable cuerpo de conocimientos dirigidos a paliar la actual crisis de *biodiversidad* (apócope de *diversidad biológica*). Aunque la biodiversidad tiene muchas acepciones (Gaston 1995), puede definirse como la *diversidad de la vida en todas sus formas y niveles de organización*. Esta incluye la variedad de animales, plantas, hongos, bacterias y otros microorganismos así como los diferentes niveles de integración de la materia viva (genes, poblaciones, ecosistemas). Además de esta *biodiversidad estructural*, es importante reconocer la importancia de la *biodiversidad funcional* (Franklin 1988). Es decir, la variedad de *procesos ecológicos y evolutivos* que garantizan la supervivencia de los seres vivos (Noss y Cooperrider 1994).

El nacimiento y expansión de esta *biología de la conservación* (un término acuñado en California hace 30 años) fue el resultado de la integración de diferentes aproximaciones (Caughley 1994, Heywood e Iriondo 2003). Por un lado, estaban los naturalistas y gestores implicados en la lucha contra el deterioro ambiental y la desaparición de las especies. Por otro, estaban los ecólogos, practicantes de una disciplina que ya en los años 60 era considerada subversiva por criticar el modelo de desarrollo dominante. Los libros de Jean Dorst (*Antes que la naturaleza muera*, 1964) y David Ehrenfeld (*Conservación y Biología*, 1970) son dos buenos testimonios del compromiso ético, diversidad temática y madurez conceptual con los que estos profesionales afrontaban hace cuatro décadas los problemas de la destrucción de la naturaleza. A estos actores se les sumaron otros investigadores que, tradicionalmente ajenos al campo de la conservación, relacionaron los cambios ambientales generados por el hombre con las dificultades de las especies para afrontarlos mediante los mecanismos evolutivos (cuadro 1.1). La obras de Otto Frankel, Michel Soulé y Bruce Wilcox en 1980-81 (*Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective* y *Conservation and evolution*) son clave para comprender el sentido de la incorporación de estas ideas al mundo de la conservación.

Conservación de especies

La consideración de los *procesos evolutivos* promovida por Frankel, Soulé o Wilcox enriqueció aquellas aproximaciones conservacionistas centradas en la protección de las especies. Según estos planteamientos, las poblaciones que las componen pueden ser consideradas entidades centrales en la acción conservacionista. Su protección garantiza, además del necesario mantenimiento de los sistemas ecológicos en los que se integran, la salvaguardia de su acervo genético. Lo atractivo de este enfoque es su capacidad integradora, su interés por conservar conjuntamente los procesos ecológicos y evolutivos (*biodiversidad funcional*) como forma de proteger los diferentes niveles en los que se organiza la *biodiversidad estructural* (genética, específica, ecosistémica). Como es lógico, la gestión conservacionista de las especies pasa por integrar estas aproximaciones en la administración de los sistemas ecológicos, un campo en el que también se han dado cambios importantes.



Giraffa camelopardalis reticulata



Giraffa camelopardalis rothschildi



Giraffa camelopardalis tippelskirchi

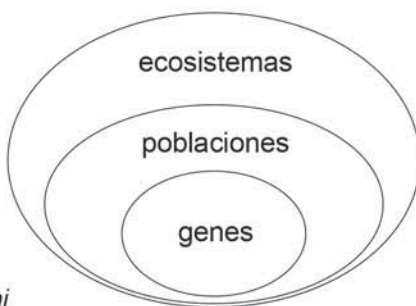


Figura 1.1. *Conservación de especies.* Las jirafas han sido tradicionalmente agrupadas en una única especie (*Giraffa camelopardalis*) que, a su vez, se subdivide en una serie de poblaciones, consideradas razas o subespecies, que ocupan diferentes zonas de África. Su conservación implica la protección de sus poblaciones en los sistemas ecológicos (o *ecosistemas*) que las mantienen.

Cuadro 1.1. Conservación de las especies: importancia de los procesos ecológicos y evolutivos.

Los *genes* son las unidades de la herencia. Cada individuo tiene un particular patrimonio genético (*genotipo*) que determina, junto con los efectos del ambiente y otros procesos, sus rasgos anatómicos, fisiológicos, etc. (*fenotipo*). En una población, no todos los individuos tienen el mismo genotipo. Esto implica que su desigual comportamiento puede dar lugar a diferencias en su funcionamiento dentro de los sistemas ecológicos donde se integran (Hughes *et al.* 2008). Además, al ser diferentes pueden estar desigualmente preparados para afrontar determinados retos, como los efectos de la sequía o la búsqueda de pareja. Esto hace que algunos se reproduzcan mejor que otros aumentando la frecuencia de sus genes en sus poblaciones. Estos cambios, junto con el efecto de otros mecanismos (como la *mutación*), son la base genética de la *evolución*. Esta suele dar lugar a poblaciones diferenciadas, adaptadas a las condiciones ambientales de cada lugar y momento (figura 1.1), que conforman la *riqueza poblacional* de las especies (Luck *et al.* 2003). Estas se convierten así en piezas dinámicas de los ecosistemas. Los problemas de conservación surgen cuando el hombre produce cambios tan drásticos y vertiginosos que muchas poblaciones desaparecen por carecer de individuos adaptados a las nuevas condiciones. La conservación de las especies intenta mantener la diversidad de procesos ecológicos y evolutivos que garanticen su supervivencia, lo que implica asumir su carácter dinámico y el de los escenarios en los que viven (Moritz 2002).

Gestión ecosistémica

La idea de que los sistemas ecológicos son entidades estables y previsibles ha ido cambiando hacia planteamientos más dinámicos o impredecibles. Ha surgido el *paradigma del desequilibrio* como alternativa a la idea de que son entidades estables y predecibles que pueden gestionarse mediante una administración técnica de su funcionamiento (Pickett *et al.* 1992). Nace así la *gestión ecosistémica* (Grumbine 1994; Holling y Meffe 1995), una estrategia dirigida a manejar interactivamente la estructura y funcionamiento de los sistemas ecológicos de acuerdo con sus particulares tendencias de cambio, vulnerabilidad a las perturbaciones y capacidad homeostática. Además, esta estrategia de gestión del mundo natural considera los aspectos económicos y sociológicos relacionados con las necesidades humanas. Propone que, dado que somos los principales causantes y damnificados del deterioro ambiental, no es serio ni científico ignorar nuestro papel como causa y solución de los problemas que estamos generando. Y es en este contexto multidisciplinario donde transcurren hoy las actividades dirigidas a la conservación de la naturaleza en general y de las especies en particular (cuadro 1.2).

Cuadro 1.2. Gestión ecosistémica de las especies: aspectos sociales y económicos de la conservación de los peces de interés comercial.

La FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura) promueve una *gestión ecosistémica* de las pesquerías (figura 1.2). Trata de cambiar la visión tradicional de las interacciones entre pescadores y peces donde, en el mejor de los casos, solo se considera el impacto de la pesca sobre las poblaciones explotadas y sus capturas. Para ello, intenta que se reconozca el papel de otros procesos ecológicos (clima, nutrientes, sustratos, contaminación...) que determinan *la capacidad de carga* (K) de los caladeros. Es decir, el tamaño de las poblaciones que pueden mantenerse en equilibrio con el ambiente. También proclama que la pesca no solo ejerce un impacto sobre las poblaciones comerciales de peces sino que afecta a otros segmentos de la biodiversidad (destrucción de hábitats, impacto sobre las especies no comerciales, etc.). Para abordar estos problemas en un contexto de creciente preocupación por la conservación (nuevos valores sociales), la FAO recomienda promover mayores cotas de responsabilidad entre los pescadores y el desarrollo de medidas legislativas y políticas dirigidas a controlarlas. Estas promueven la colaboración entre los gestores y pescadores que, sin renunciar a sus intereses, han de aportar una información veraz sobre sus actividades (capturas, impacto, etc.). La conservación de los peces de interés pesquero no puede realizarse sin contemplar todo este complejo entramado de interacciones.

Papel de la ciencia

La aceptación de las dificultades para gestionar los procesos naturales mediante reglas simples o estereotipadas ha reforzado el papel de los científicos en un campo tradicionalmente dominado por los gestores. Parece razonable pensar, por ejemplo, que la conservación de las especies ha de oscilar entre el diagnóstico de los problemas y las respuestas para solucionarlos. Ambos son aspectos complementarios e igualmente necesarios, pues es tan impropio sacar conclusiones sobre las causas del declive de una especie sin aplicarlas a su conservación como tomar decisiones de manejo sin saber lo que está ocurriendo. Sin embargo, es frecuente que haya una gran incomunicación entre científicos y gestores que reste eficacia a los recursos adscritos a la gestión conservacionista. Por eso, es importante reflexionar sobre el papel de los científicos en el campo de la conservación de las especies.

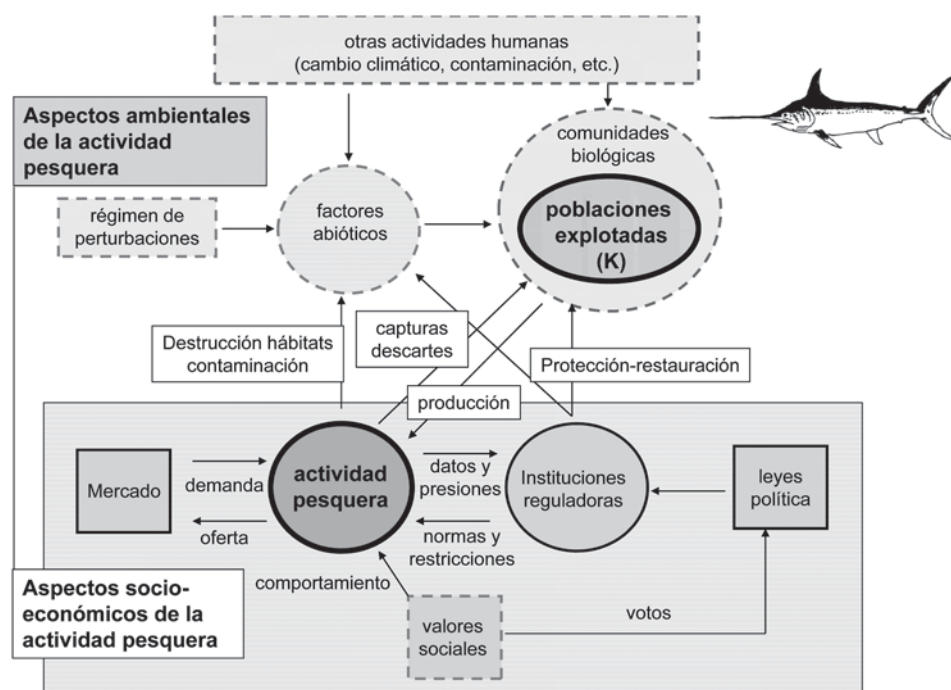


Figura 1.2. Aspectos socioeconómicos y ambientales de la gestión de los peces de interés comercial. Se orlan con trazos gruesos las interacciones tradicionales entre pescadores y peces y con trazos discontinuos los aspectos que aún encuentran dificultades para ser incorporados a una gestión integral de las pesquerías (García y Cochran 2005). Se representa un pez espada (*Xiphias gladius*), una especie con poblaciones muy amenazadas por la sobrepesca.

Método científico

La ciencia se define por el método de trabajo (el *método científico*; cuadro 1.3) y no por los objetivos de estudio (Mayr 1982). Por ejemplo, la denominada *ciencia básica* aplica este método a la comprensión de la estructura y funcionamiento del mundo en el que vivimos. Busca generar conocimientos independientemente de su utilidad. Sin embargo, la *ciencia aplicada* (donde se sitúa la *biología de la conservación*) usa el método científico para diagnosticar los procesos implicados en un determinado evento con el fin de manejarlos de acuerdo con unos objetivos prácticos (por ejemplo, evitar la desaparición de una especie).

Aunque el *método científico* es algo variable y creativo, suele aplicarse mediante el desarrollo de dos fases sucesivas: la elaboración de una *hipótesis* y su corroboración o rechazo. La primera implica un proceso de documentación, imaginación y experiencia con el que se intenta explicar las causas y estructura del proceso estudiado (cuadro 1.3). Es importante indicar, sin embargo, que la forma en que se estructuran las hipótesis ha sido objeto de debate a lo largo de la historia. Francis Bacon (1214-1294) y John Stuart Mill (1806-1873) defendían la *inducción*. Es decir, la elaboración de hipótesis mediante la progresiva acumulación de observaciones y datos que confirmen su validez. Karl Popper rompió esta tradición al defender el *método hipotético-deductivo*, que defiende la elaboración de hipótesis independientes de la acumulación de pruebas practicada por la inducción. Aunque esta es la línea de pensamiento más seguida conviene decir que la inducción (exploración de los datos a la búsqueda de relaciones entre la situación de las especies y ciertos rasgos ambientales potencialmente relevantes) sigue siendo una forma habitual de identificar los problemas de conservación antes de formalizar una hipótesis concreta (Quin y Keough 2002).

La segunda, la corroboración o rechazo de las hipótesis, sirve para comprobar si la *hipótesis* se ajusta a la realidad. Para ello, se hacen *predicciones* sobre el comportamiento del proceso en estudio que puedan ser rechazadas o aceptadas a través de *experimentos*. Por eso, uno de los rasgos necesarios de cualquier *hipótesis científica* es la posibilidad de su rechazo empírico. Es decir, que pueda demostrarse que sus predicciones son falsas. Esto genera una evidente asimetría en la rentabilidad de cualquier hipótesis: mientras que siempre puede ser rechazada nunca se demuestra totalmente que sea cierta ya que, pese a corroborarse sus predicciones, puede haber otras explicaciones alternativas (Popper 1968).

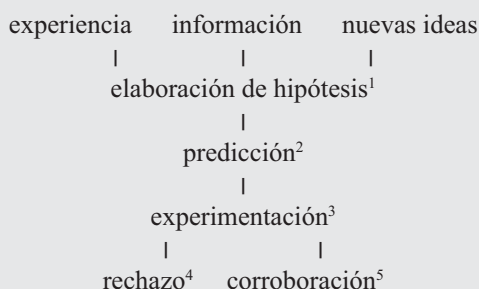
Por lo tanto, siempre es sano dudar de las aproximaciones, técnicas o interpretaciones de moda. No por desprecio a las contribuciones de nuestros colegas y predecesores, sino para evitar su aplicación rutinaria y poco crítica (Feisinger 2001). Esta incertidumbre, enemiga de conformismos y resultado de una correcta puesta en valor de la duda, es el motor del desarrollo del conocimiento. Esto

permite los avances e, incluso, el establecimiento de las certidumbres que finalmente conforman las *aplicaciones tecnológicas*. Estas últimas están diseñadas para desarrollar acciones concretas dirigidas a abordar exitosamente problemas previamente identificados y solucionados a través de su estudio científico.

Problemas en la aplicación del método científico

Cualquiera puede imaginar que, dada la estructura lógica del método científico, los investigadores sean más dados a las dudas que a las certezas. Por lo menos formalmente. Y que, en un contexto de trabajo multidisciplinario (como es el caso de la actividad conservacionista), dicho talante dé lugar a roces con los profesionales de formación más tecnológica. Como comenta Folch (1998), *"reciben (...) una formación cartesiana basada en la contundencia de las matemáticas y de la física newtoniana. Saben que, si no yerran el cálculo por distracción, sus puentes se sostienen, sus máquinas responden"*. Nada que ver con las incertidumbres asociadas al diagnóstico de las causas del declive de una especie

Cuadro 1.3. Estructura del método científico.



1. Las hipótesis son construidas a partir de la información disponible y de nuestra capacidad para integrar conocimientos o proponer nuevas ideas.
2. Las hipótesis deben concretarse en predicciones claras y verificables en el mundo real.
3. Los experimentos se usan para comprobar empíricamente la veracidad o falsedad de las predicciones.
4. La falta de coincidencia entre lo predicho y lo observado implica el rechazo de la hipótesis, que ha de ser reformulada con más experiencia e información.
5. Si las predicciones se cumplen, la hipótesis ha sido corroborada; sin embargo, podemos volver a 1 para mejorar nuestros planteamientos con más experiencia, información o nuevas ideas.

o al colapso de un proceso ecológico o evolutivo. Se trata de situaciones moduladas por muchas variables (figura 1.2) donde el *diagnóstico* de lo que ocurre implica testar sobre el terreno la veracidad de nuestras hipótesis hasta dar con la solución correcta.

Es normal, por lo tanto, que los científicos tengan problemas para defender su método de trabajo en un contexto profesional en el que se suelen pedir soluciones concretas y exitosas. Incluso puede ocurrir que la duda implícita a sus hipótesis sea utilizada como coartada para defender unos determinados objetivos. ¿Por qué adoptar una medida de conservación costosa o impopular si el responsable del *diagnóstico* no está convencido de haber acertado? Además, cualquier científico tendrá dificultades para hacer comprender que la elaboración de un *diagnóstico* requiere el tiempo necesario para cubrir los pasos exigidos por el método científico (cuadro 1.3). Cualquier estudio sobre una especie estará condicionado por ritmos estacionales (las especies se reproducen en ciertas épocas, mueren en otras, etc.) o interanuales (hay años lluviosos y secos, cálidos y fríos, etc.) demasiado largos para los plazos de ejecución de muchos estudios. Es frecuente que la repetición de una observación clave para comprender un problema tenga que esperar al año siguiente para realizarse en circunstancias razonablemente equivalentes.

Manejo adaptativo

Pese a todos estos problemas, comienza a aceptarse con naturalidad el papel del método científico en el campo de la gestión. Incluida su consustancial capacidad para dudar e, incluso, equivocarse. Esta es la lógica del denominado *manejo adaptativo*, un término acuñado por el ecólogo teórico Bud Holling en 1978 para definir, de acuerdo con el ciclo del método científico, la necesidad de analizar de forma continua si las medidas de gestión (concebidas como *experimentos*) coinciden con las predicciones. Este planteamiento, núcleo metodológico de la *gestión ecosistémica* de los programas de conservación (ver más arriba), ha sido propuesto para abordar la conservación de sistemas complejos, dinámicos y frecuentemente impredecibles. Sirve de contrapunto a las estrategias de *dominio y control* dominantes en la gestión de los recursos naturales durante buena parte del siglo XX, donde la administración de la pesca y de la caza, del agua o de los bosques —antecedentes históricos de lo que hoy es una gestión de la naturaleza planteada desde horizontes más amplios— se ha realizado asumiendo que los procesos naturales funcionan de una manera unidireccional y previsible. Según estos planteamientos (más tecnológicos que científicos) el gestor, tras descubrir las reglas que modelan los procesos naturales analizados, es capaz de controlarlos.

Pero ya hemos comentado que esta visión del funcionamiento de la vida se ajusta mal al carácter dinámico e imprevisible de muchos fenómenos naturales, condicionados por la acción de multitud de variables capaces de generar sinergias imprevistas (figura 1.2). Por eso, si la duda logra incorporarse por sus propios fueros en la gestión de la biodiversidad, es posible que seamos más realistas y eficaces.

Importancia de la teoría

Muchos de los problemas de conservación se manifiestan cuando son evidentes y frecuentemente irreversibles pese a haberse larvado durante años. Por eso, casi siempre se trabaja en situaciones en las que ha de remediarse en poco tiempo la situación agónica de una parte del mundo natural. Si estableciéramos una comparación con la actividad médica, diríamos que los conservacionistas trabajan más en las urgencias que en los servicios de prevención. Afortunadamente, muchos problemas pueden abordarse y solventarse aplicando la lógica científica. La ciencia se desarrolla y madura porque los investigadores establecen, a través del estudio de casos particulares, hipótesis de valor general que pueden luego ser utilizadas en el diagnóstico de lo que ocurre en muchas otras circunstancias. De ahí la importancia práctica de la teoría, entendida como las *“hipótesis cuyas consecuencias se aplican a toda una ciencia o a parte muy importante de ella”* (Real Academia Española 2001). Gran parte de este libro está dedicado a repasar los conocimientos más relevantes sobre los procesos que subyacen a la desaparición de las especies, con el fin de que puedan ayudar a diagnosticar los problemas de su conservación en circunstancias concretas.

Capítulo 2. Conservación de especies: aspectos sociales, económicos y filosóficos

*¿Por qué se obstina usted en proteger a este sapo
con el hambre que hay en el mundo?,
te dice un personaje orondo que no alcanza a comprender
la maldita complejidad de las cosas.*

R. Folch (1998) Diccionario de socioecología.
Planeta, Barcelona

Introducción

Parece razonable aceptar que el profesional que trabaja en el campo de la conservación de las especies sea menos valorado que el médico que cura a los enfermos, el agrónomo que mejora las cosechas o el técnico que arregla la lavadora. Todos ellos aportan beneficios evidentes a los ojos de sus conciudadanos. Pero el profesional de la conservación puede no gozar de tales ventajas. ¿A quien importan los sapos? Además, si sus objetivos entran en conflicto con las aspiraciones de sus vecinos a obtener ciertos bienes y servicios (alimento y agua, viviendas y carreteras, etc.), las cosas pueden complicarse y mucho. Después de todo, este es el lógico destino de quien se atreve a mediar en un viejo conflicto que enfrenta a nuestra especie con el resto del mundo natural.

Muchos de los profesionales implicados en la conservación vemos a las especies como seres valiosos y no sólo como modelos con los que realizar nuestras investigaciones (Futuyma 1998). Incluso es posible que pequemos de subjetivos al reclamar su conservación desde planteamientos éticos o emocionales no compartidos por la mayoría de nuestros conciudadanos. Esto, que puede tener mucho de gremial (también los violinistas se embelesan con los Stradivarius...), tiene dos implicaciones prácticas inmediatas. La primera es que, por estar imbuidos de cierto integrismo conservacionista, fracasemos al comunicarnos con nuestro entorno social. Y ya hemos comentado en el capítulo anterior que la gestión de las especies se desenvuelve en un contexto de intereses económicos y sociales que no pueden obviarse (cuadro 1.2). La segunda tiene que ver con nuestra percepción de las fronteras culturales que aún quedan por rebasar para alcanzar unos objetivos razonables. Hoy por hoy, la conservación de las especies pierde la batalla frente a

un huracán de fuerzas económicas y sociales que se mueve en dirección contraria. Y esta situación, además de ser el resultado inevitable del creciente peso numérico de nuestra especie, tiende a agravarse por el efecto de muchos planteamientos filosóficos tradicionales que no comparten nuestros argumentos. Por eso, es importante tener una visión más objetiva y global del marco socio-económico en el que se desarrollará nuestro trabajo.

Tabla 2.1 *Categorías de valores económicos aplicables a biodiversidad (Pearce y Moran 1994).*

Valor de uso directo: Recursos que producen unos beneficios sociales o económicos directos y cuantificables (alimento, biomasa, materiales, agua, diversión, turismo, etc.).

Valor de uso indirecto: Servicios ambientales de los que dependen las comunidades humanas (ciclos de nutrientes, ciclo de agua, retención de suelos, retención de CO₂, polinización, etc.).

Valor de opción: Recursos y servicios que pueden ser necesarios en un futuro inmediato (uso de la biodiversidad, hábitats no explotados, etc.).

Valor de legado: Recursos y servicios relacionados con la naturaleza que dejamos para las futuras generaciones como garantía de continuidad (uso de la biodiversidad, utilización de ciertos hábitats, prevención de cambios globales irreversibles, etc.).

Valor de existencia: Valor derivado de la propia existencia de la biodiversidad, independientemente de su utilidad (se le reconoce un valor intrínseco).

Economía y conservación

Cualquier intervención ambiental, como la tala de un bosque, implica cambios en la utilidad económica del sistema afectado. Y esos cambios suelen ir precedidos de un análisis de costos y beneficios. Una vez considerados los costos (energía, maquinaria y recursos humanos dedicados a talar el bosque...) y beneficios de la propia intervención (venta de la madera...), el resultado es un cambio en la *utilidad económica* del territorio alterado. Antes se dedicaba a la producción de madera, combustibles, fármacos, frutos silvestres o caza. Ahora se dedica a producir carne de vacuno, cereales o soja. Y, de acuerdo con los términos económicos más frecuentes y populares, no es difícil concluir que la actividad más interesante será la que más dinero reporte. Si el bosque es menos rentable que los cultivos, es fácil que sea eliminado sin demasiadas contemplaciones. Sin embargo, aquí hay un fallo de planteamiento, porque tal decisión no considera los costes

colaterales de esa intervención. Afortunadamente, hay otros criterios económicos que pueden ayudarnos a ordenar y ampliar este tipo de análisis (tabla 2.1).

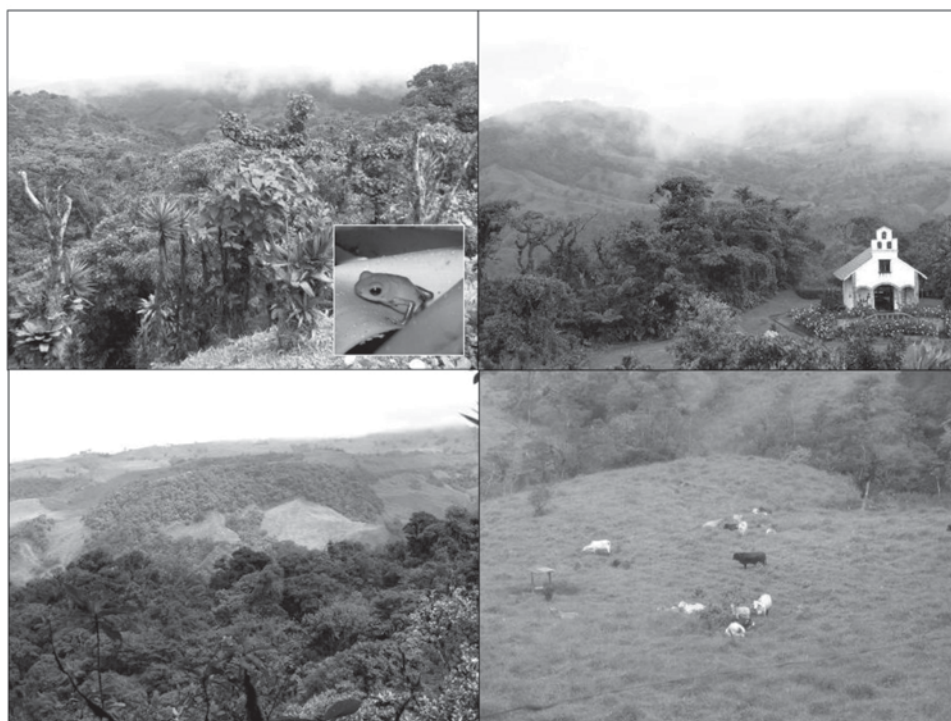


Figura 2.1. *Transformación del bosque en Costa Rica.* La vegetación natural de muchas áreas tropicales megadiversas ha sido transformada en cultivos y pastizales generando un paisaje parcelado donde es aún compatible conservar numerosas especies, como es el caso de la pequeña rana punta de flecha (*Oophaga pumilio*) frecuente en las bromelias de la selva húmeda.

Valor de uso

Comencemos por indicar que el análisis anteriormente reseñado solo cuantificaba los *valores de uso directo* del bosque. Es decir, el dinero que reporta la madera talada o la venta de esos terrenos para uso agrícola. Es también el valor que mejor se entiende, el que inspira los negocios particulares y el que, por supuesto, no da ninguna cabida al “recurso sapo” (figura 2.1). A no ser que el sapo se venda a zoológicos y coleccionistas, en cuyo caso su valor de uso se incorporará al cómputo de pérdidas económicas asociadas a la tala del bosque.

Hay, además, *valores de uso indirecto*, que se refieren a los beneficios ofrecidos por ciertos servicios de la naturaleza (tabla 2.1). Tienen que ver con el

agua que bebemos, el aire que respiramos o la capacidad de la naturaleza para producir biomasa a partir de la energía solar. Aunque es más difícil adjudicarles un valor económico, tampoco es imposible. Y a ello se han puesto algunos economistas. Por ejemplo, se han cuantificado los beneficios económicos producidos por la actividad de los insectos polinizadores de los fragmentos de bosque tropical que salpican algunos cafetales (*Coffea arabica*) de Costa Rica (figura 2.1). En la finca Santa Fé (1.050 ha), Taylor Ricketts y sus colegas comprobaron en 2004 que los cafetos más próximos a los bosques recibían más polinizadores que los más alejados, lo que producía un aumento del 20% en su producción. De esta forma, la presencia en la finca de dos bosquetes de 46 y 111 ha, con su larga cohorte de especies “inútiles” a los ojos de los agricultores, suponía unos beneficios anuales adicionales de 60.000 \$. Estos investigadores concluían que este tipo de aproximaciones pueden ser importantes para compatibilizar la conservación de la biodiversidad en los países cafeteros, habitualmente instalados en áreas megadiversas.

Estudios similares han aventurado cifras sobre lo que suponen estos servicios en la balanza económica mundial. El equipo de Robert Costanza calculó en 1997 que podrían ser de 33 (rango 16-54) millones de millones (10^{12}) de dólares americanos, una cantidad muy superior al PIB mundial. Estudios posteriores han matizado y completado estos cálculos, pero no han hecho más que corroborar el impresionante papel económico de los servicios ambientales brindados por las especies. Aunque a muchos no nos gusta poner precio a la vida, hay que reconocer que se trata de una aproximación económica interesante con la que puede visualizarse, a los ojos de los más recalcitrantes y en sus propios términos y valores, la gravedad de la pérdida de especies y sistemas ecológicos.

Otros valores

Además de los *valores de uso*, están los *valores de opción* y *de legado*. Los primeros se refieren a la existencia de especies y/o sistemas ecológicos que se mantienen como recursos estratégicos para el futuro. El *valor de legado* es una ampliación del *valor de opción* de aquellos productos o servicios más inconcretos o desconocidos de los que, tal vez, puedan depender las generaciones venideras.

También hay que agradecer a los economistas que se hayan preocupado de definir cuestiones más etéreas, como el *valor de existencia*. Este reconoce el valor de las cosas independientemente de su utilidad, un concepto que entronca con algún tipo de posicionamiento filosófico. Por ejemplo, implica aceptar que las especies tienen un *valor intrínseco* (tabla 2.1). Es decir, que son valiosas por sí mismas independientemente de su uso o utilidad. Algo que, como veremos más

adelante, no estamos acostumbrados a considerar más allá de nuestros ámbitos más íntimos y privados (ninguna entidad bancaria nos dará un crédito si le proponemos hipotecar el valor de existencia de los sapos del bosque).

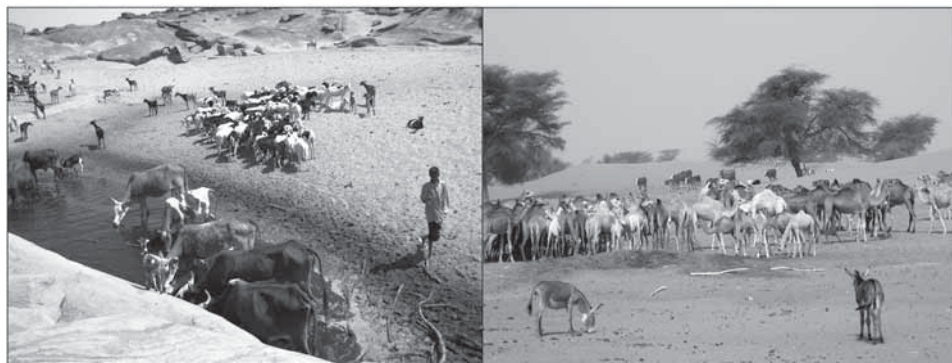


Figura 2.2. Regulación del uso de los recursos públicos. Los abrevaderos del Sahel. El Código Pastoral de la República Islámica de Mauritania fue elaborado en el año 2000 por los pastores en base a las reglas tradicionales de la ley islámica (Sharia). Sirve para garantizar el libre acceso a los pastos y al agua en un contexto de privatización del terreno propiciado por una legislación colonial adaptada a otras circunstancias ambientales. Siguiendo esta norma tradicional, hay prioridades en el uso de los abrevaderos: primero se atienden las necesidades humanas y luego las del ganado en situación de emergencia. En condiciones normales, beben primero las vacas (*izquierda*) y luego, en este orden, las ovejas, cabras y dromedarios. Estos últimos, los mejor adaptados, pueden esperar horas para abreviar en los pozos más concurridos (*derecha*).

Oportunidades y límites de la evaluación económica

Si reflexionamos sobre la escala de valores económicos aplicables a las especies (tabla 2.1), podemos hacer algunos comentarios útiles para comprender el contexto socioeconómico de nuestra actividad conservacionista, un terreno movedizo en el que debiéramos desenvolvernos con inteligencia y no pecar de ingenuos.

El primero tiene que ver con los conflictos surgidos por la explotación de los recursos naturales con *valor de uso directo o indirecto*. Garrett Hardin (1968) se refirió a este problema como “la tragedia de los bienes comunes”. Es decir, el conflicto entre el beneficio particular y el bien público. Los recursos públicos, al ser de todos y no estar siempre bien vigilados, pueden ser esquilados abusivamente por unos pocos en detrimento de la mayoría. Por eso, la explotación de los pastizales y bosques comunales o los derechos al uso compartido del agua han sido regulados tradicionalmente para evitar los abusos (figura 2.2). Y hoy son la legislación nacional e internacional las que intentan poner orden en estos desmanes.

Muchos de los destrozos ambientales más impactantes, como la deforestación o la sobrepesca, con sus secuelas de pérdidas de especies y servicios ambientales, tienen su origen en la indefinición de los derechos de propiedad de unos recursos cuyo valor de uso directo (madera, pesca...) es abusivamente monopolizado por unos pocos.

Un segundo comentario tiene que ver con la necesidad de crear mecanismos de compensación en las estrategias conservacionistas. Ronald Coase (1960) fue el primero en defender la necesidad de gestionar económicamente las *externalidades*. Es decir, los costos y beneficios no computados en las actividades económicas tradicionales que no son repercutidos en los precios de mercado. Esto implica, por ejemplo, la conveniencia de administrar los desequilibrios entre quienes se benefician de un determinado servicio ambiental y quienes se ven perjudicados por las restricciones asociadas a su conservación. ¿De qué van a vivir aquellos ciudadanos que no pueden explotar un bosque protegido con el fin de retener un agua para que sea usada por los agricultores? Esta es, junto con la legislación dirigida a impedir la “tragedia de los bienes comunes”, el complemento solidario de cualquier estrategia de gestión colectiva de la naturaleza. A ella va dirigida la legislación conservacionista y en ella se basan planteamientos tales como las compensaciones económicas a los países que no emiten CO₂ o las subvenciones y atenciones brindadas a las comunidades enclavadas en parques y reservas (cuadro 2.1).

En tercer lugar, hay que reflexionar sobre el carácter dinámico del *valor de uso* de las especies, que puede variar al albur de las oscilaciones del mercado. Por eso no es una garantía de conservación a largo plazo (McCauley 2006). El rentable papel de los insectos polinizadores en los cafetales de Costa Rica y la estrategia de conservación de los bosques basada en la rentabilidad de sus funciones se vendrán a pique si, por razones de mercado, deja de interesar este cultivo. Si hay más demanda de carne que de café, será fácil que desaparezcan cafetales y bosquetes ante el avance de los pastizales. También hay casos, sin embargo, en los que puede revertir el valor negativo de las especies. Nadie en su sano juicio hubiera propuesto la conservación de lobos, tigres y leones hace cien años, cuando eran especies aborrecidas y sistemáticamente eliminadas. Pero su declive y la fascinación que producen estos antiguos enemigos les dan hoy un valor de uso a través de los ingresos generados por el turismo (figura 2.3).

Finalmente, es importante aceptar las evidentes dificultades para conservar aquellos organismos a los que no se les adivina valor alguno y que, a los ojos de nuestros conciudadanos, son perfectamente prescindibles (¿para qué sirven los sapos?). Si sobreviven en nuestro entorno es porque no se han cruzado en nuestro camino (ocupan ambientes marginales, se benefician indirectamente de nuestras actividades, etc.), porque su presencia se asocia a la de otras especies de interés comercial o porque ocupan sistemas ecológicos protegidos por su valor de uso.



Figura 2.3. *Valor de uso de las especies.* Las áreas protegidas de África albergan una espectacular fauna de grandes mamíferos que es explotada económicamente por su interés turístico. En la foto leones (*Panthera pardus*) y cebras (*Equus burchelli*) en la reserva de Masai Mara (Kenia).

Cuadro 2.1. Reservas: valor de uso y regulación de las externalidades.

Las reservas pueden ser consideradas terrenos “socialmente excluyentes” cuando impiden que se desarrollen las actividades propias de cualquier asentamiento humano. Este es el caso de Kenia, un país emblemático por la explotación turística de su extensa red de reservas (figura 2.3) que en la década de los noventa protegía un 10% de su territorio (60.000 km²) y generaba un beneficio neto anual de 42 millones de dólares (Norton-Griffiths y Southey 1995). Ya entonces se calculaba que estos terrenos podían mantener 4,2 millones de personas y producir, además del desahogo territorial de una población en continuo crecimiento, un beneficio neto anual de 203 millones dólares. Estudios más amplios han ilustrado resultados similares para las áreas protegidas de Uganda que, en la década de los 90, generaban pérdidas de 127 millones de dólares anuales (Howard y Edwards-Jones 2006). Es lógico, por lo tanto, que la creación de estas figuras de conservación genere tensiones sociales que han de ser consideradas. Por eso, conviene informar a los afectados de los servicios brindados por la reserva (fijación de CO₂, retención de agua, recursos biomédicos, recursos genéticos, conservación de especies...) y compensarles por las *externalidades* negativas derivadas de las restricciones de uso. Es habitual emplearles en la administración o explotación turística de las reservas, subvencionarles ciertos servicios y respetar la propiedad del suelo. También es frecuente que los usos tradicionales (cultivos, pastoreo, etc.) sean importantes para conservar ciertas especies. Estas tensiones están cambiando, sin embargo, en aquellos países donde el turismo atraído por las reservas puede ser una vía de reactivación social y económica.

Pero fuera de estas situaciones, cuando entran en conflicto con los intereses humanos, sólo se conservarán si aceptamos la existencia de valores más abstractos, como el *valor de existencia* (tabla 2.1). Y este es el lado más controvertido de

la acción conservacionista porque, en realidad, tales valores descansan en planteamientos éticos y culturales. Los sapos se merecerán el respeto que nosotros queramos darles.

Aspectos éticos

Resulta llamativo el relativo desdén con el que, desde la cultura occidental, hemos tratado a las especies pese a los servicios que nos brindan (tabla 2.1). No es fácil que alguien, más allá de ciertos ambientes académicos, se atreva a esgrimir su *valor de existencia* para defender nuestras obligaciones hacia ellas. ¿A qué se debe esta falta de interés por los derechos del resto de las especies? Hay quien busca el origen de este sesgo en el famoso mandato del Génesis “*llenad la tierra, y sojuzgadla, y señoread en los peces del mar, en las aves de los cielos, y en todas las bestias que se mueven sobre la tierra*” (GN1-28) donde parece consagrarse la visión utilitarista de las especies propia de las religiones semíticas (judaísmo, cristianismo e islamismo). Un planteamiento asumido, además, por muchos de los grandes filósofos occidentales (Descartes, Kant, etc.) que alimentaron los principios de utilización y dominio exportados desde Europa por todo el planeta. No ha de extrañarnos, por lo tanto, que estas ideas hayan calado en lo más profundo de nuestra cultura y que, todavía hoy, se vea como una extravagancia cualquier preocupación franciscana por las andanzas del hermano lobo (Francisco de Asís fue un heterodoxo...). Hay que reconocer que tales principios fueron muy útiles para alimentar el ideario de quienes hasta hace muy pocos años se vieron abocados a domeñar una naturaleza desconocida y casi siempre peligrosa. Pero el planeta ha quedado empequeñecido y parcialmente domesticado por la exitosa expansión del hombre que, desde su posición dominante, tiene la oportunidad de ser más generoso con el resto de las especies. No solo en un plano legal (hay leyes suficientes; cuadro 1.1), sino también desde la aceptación moral de su derecho a ser conservadas.

Cambio de valores

La progresiva aceptación de la teoría de la evolución inició un lento cambio en nuestras relaciones con el resto de las especies. Si antes Nicolás Copérnico (1473-1543) había demostrado que no éramos el centro del Universo, ahora Darwin (1809-1882) y Wallace (1823-1913) proponían una potente hipótesis que explicaba nuestras similitudes con el resto de las especies. Duro golpe a nuestra tradicional interpretación del hombre como el centro de todas las cosas, como

el único ser acreedor de *valor intrínseco* (tabla 2.1). De esta forma, frente a los planteamientos tradicionalmente utilitaristas (las especies están al servicio del hombre), se han ido extendiendo enfoques menos antropocéntricos que reivindican su *valor de existencia*. Aunque hay antecedentes en el campo de la filosofía (Rousseau, Bentham, Schopenhauer), parece ser que fue el norteamericano Aldo Leopold (1887-1948) el primero en defender la necesidad de un cambio ético desde el campo de los gestores. En su célebre y póstumo ensayo *A Sand County Almanac* (1949) indicaba que “*hace un siglo que Darwin nos dio la primera información sobre el origen de las especies. Sabemos ahora algo desconocido por muchas generaciones del pasado: que los hombres somos compañeros de otras criaturas en la odisea de la evolución*”. De esta forma, la conservación de las especies ha dejado de ser la mera gestión de un recurso interesante por los beneficios que nos reportan. Tiene también algo de solidaridad entre especies, de aceptación de responsabilidades por las consecuencias de nuestros actos sobre ellas. Son ideas fronterizas que han comenzado a impregnar una sociedad en la que, todavía hoy, no hemos resuelto una vieja pregunta filosófica: ¿Cuál es el papel del hombre en la naturaleza? (Callicott *et al.* 1999). Es normal que surjan las dudas sobre el alcance de nuestras obligaciones y sobre la forma de concretarlas en pautas de comportamiento aceptadas por todos. De hecho, diferentes investigadores han apuntado las dificultades prácticas de utilizar el valor intrínseco de las especies como argumento central a la hora de defender su conservación ya que puede plantear dilemas éticos difícilmente resolubles (¿Son más importantes los elefantes que las personas con las que compiten por el territorio?; Justur *et al.* 2009). Por eso, hay que evitar los posicionamientos integristas y conjugar las restricciones implícitas a la conservación con las debidas compensaciones a las personas perjudicadas (Minteer y Miller 2011).

Capítulo 3. ¿Por qué desaparecen las especies?

*Parece, pues, que la presencia del hombre y de los
cuadrúpedos ocasiona un cambio en el reino vegetal,
destruye las plantas que crecían naturalmente y
hace nacer otras nuevas.*

Félix de Azara (1809). Viajes por la América meridional.
Espasa, Madrid

Introducción

Las especies desaparecen de forma natural porque se transforman en respuesta a nuevos retos ambientales. O porque son incapaces de hacerlo. Por ejemplo, la evolución de ciertos caballos pleistocenos (*Equus stenonis*) dio lugar a los caballos modernos (*Equus caballus*). Pero los grandes ejemplares del género *Megahippus*, que se alimentaba del follaje y no de pasto, desaparecieron sin dejar sucesores hace 11 millones de años. Las especies surgen y se extinguen en respuesta a un entorno en permanente cambio.

El problema de la crisis de biodiversidad que hoy padecemos tiene ciertas similitudes con lo ocurrido en el pasado, cuando desaparecieron de forma relativamente rápida grupos enteros de organismos. Se calcula que en la transición Devónico-Carbonífero (hace 360 millones de años) se extinguieron el 70% de las especies, que en el paso del Pérmico al Triásico (250 m.a.) lo hicieron el 85% y que en la transición del Cretácico al Terciario (65 m.a.) se esfumaron el 75% de los organismos, incluyendo los populares dinosaurios. Pero las extinciones de hoy difieren de lo ocurrido en el pasado en algo fundamental. Mientras que aquellas fueron provocadas por perturbaciones naturales (cambios climáticos, orogenias, impactos de meteoritos...), ahora es el hombre el principal inductor de la desaparición de las especies. Ha aumentado tanto su capacidad para modificar voluntaria, profunda e irreversiblemente cualquier lugar del planeta que hoy son las decisiones políticas y no los impedimentos técnicos los que limitan —cuando lo hacen— su capacidad destructiva. Allí donde las circunstancias sociales o la pura especulación económica sortean este freno, la eficacia transformadora de la especie humana es abrumadora. Y en los nuevos escenarios, como aquellos herbazales americanos colonizados por las vacas y caballos europeos que describía Félix de Azara, sólo sobreviven las especies preadaptadas a las nuevas condiciones o las capaces de

evolucionar con la rapidez exigida. El resto, la mayoría, son arrinconadas primero y eliminadas después, víctimas de una progresiva acumulación de perturbaciones.

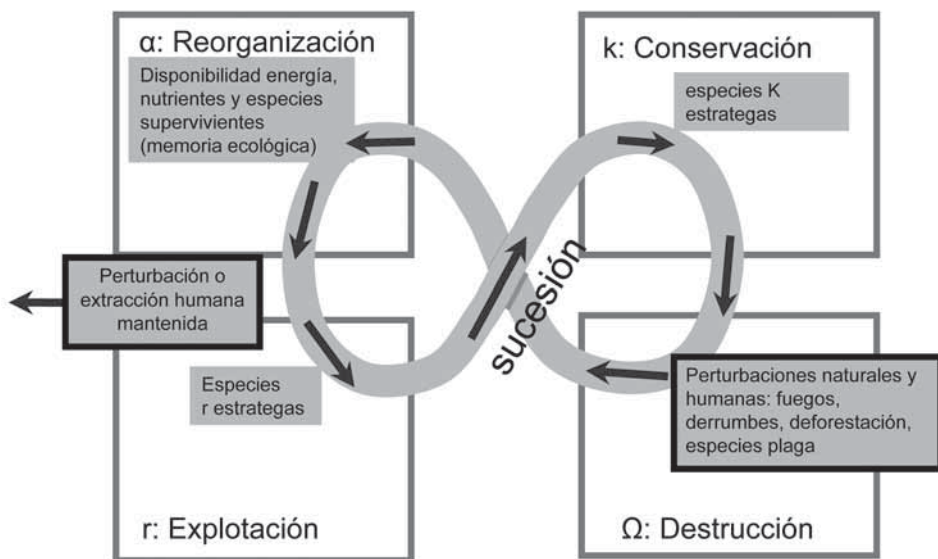


Figura 3.1. Sucesión de los sistemas ecológicos. Esquema de la sucesión de un sistema ecológico tras la destrucción producida por una perturbación. Los cuadros orlados de negro indican los momentos del ciclo en los que las perturbaciones humanas desbaratan el sistema o impiden que se reconstruya (Holling *et al.* 1995).

Perturbaciones: el papel de las especies

Los ecosistemas están formados por *comunidades de especies* que interactúan con el medio físico y químico, con otros ecosistemas adyacentes (con los que suelen presentar fronteras difusas) y con la atmósfera. En este estado pueden permanecer más o menos tiempo hasta que alguna perturbación natural o humana (un incendio, un ciclón, una tala) los desbarata. Se inicia así un proceso de reorganización a partir de los recursos y especies supervivientes, creándose interacciones cada vez más complejas y persistentes hasta que una nueva perturbación los destruye. Este ciclo ha sido descrito mediante una sucesión de estados con sus letras asociadas (figura 3.1): del estado de conservación (k) se pasa a un estado de destrucción (Ω) tras el impacto de la perturbación. Luego se reorganiza (α) y crece (r) hasta alcanzar nuevamente el estado inicial. Desde un punto de vista conservacionista, apoyados en esta interpretación cíclica de la organización de los sistemas ecológicos, podemos sacar varias conclusiones sobre el papel de las especies en este ciclo de destrucción y reorganización:

- a) Las *comunidades de especies* que conforman los ecosistemas no son estables sino que están sujetas a cambios periódicos en su composición y abundancia. Es natural que haya periódicas extinciones locales, aquí y allá, como consecuencia del régimen natural de perturbaciones.
- b) Las especies también participan en estos procesos destructivos (fase Ω ; figura 3.1). Este es el caso de ciertas especies plaga capaces de destruir periódicamente todo un sistema; o de aquellas otras introducidas por el hombre que impactan sobre los territorios colonizados desbaratando la organización de los ecosistemas existentes.
- c) Las especies supervivientes a las perturbaciones (etapa α) son piezas clave de la recuperación del sistema. Forman parte de su *memoria ecológica*, un término que define el conjunto de procesos y componentes que han sobrevivido a la fase destructiva y que son capaces de volver a reorganizar el sistema (por ejemplo, las semillas, los rizomas y bulbos supervivientes de un incendio). Si desaparecen, será difícil volver a ensamblarlo a no ser que lleguen desde otros sectores menos impactados.
- d) Las etapas de explotación (etapa r) estarán dominadas por especies adaptadas a la rápida ocupación de los ambientes generados por la perturbación (como los jaramagos y los ratones). Tienen crecimientos rápidos y altas tasas reproductivas (se les ha llamado *especies r -estrategas*; Pianka 1970).
- e) Las de la etapa de conservación, donde las especies se desenvuelven alrededor de una determinada *capacidad de carga* del medio (k), serán especies de ciclos biológicos más lentos (más longevas, como las hayas y los osos), crecimientos más pausados, mayores tamaños y reproducción más tardía (*k -estrategas*).

Perturbaciones humanas: patrones espaciales y temporales

Los problemas de conservación surgen cuando el hombre altera el régimen natural de perturbaciones aumentando su intensidad y frecuencia. Esto suele ocurrir en dos momentos del ciclo (figura 3.1): cuando destruye directamente el sistema ecológico (etapa Ω) o cuando erradica parte (o la totalidad) de su capacidad para reconstruirse (fases α y r) al desviar en su propio beneficio su potencial productivo y de autoorganización. Por ejemplo, este sería el caso de la destrucción de un bosque y la erradicación de sus especies (incluido el banco de semillas) para permitir el crecimiento de unas pocas plantas cultivadas: todo el potencial regenerativo asociado a la calidad del suelo, las condiciones climáticas y las pocas especies supervivientes es desviado hacia la creación de productos útiles para el hombre (madera, pasto, cereales, etc.).

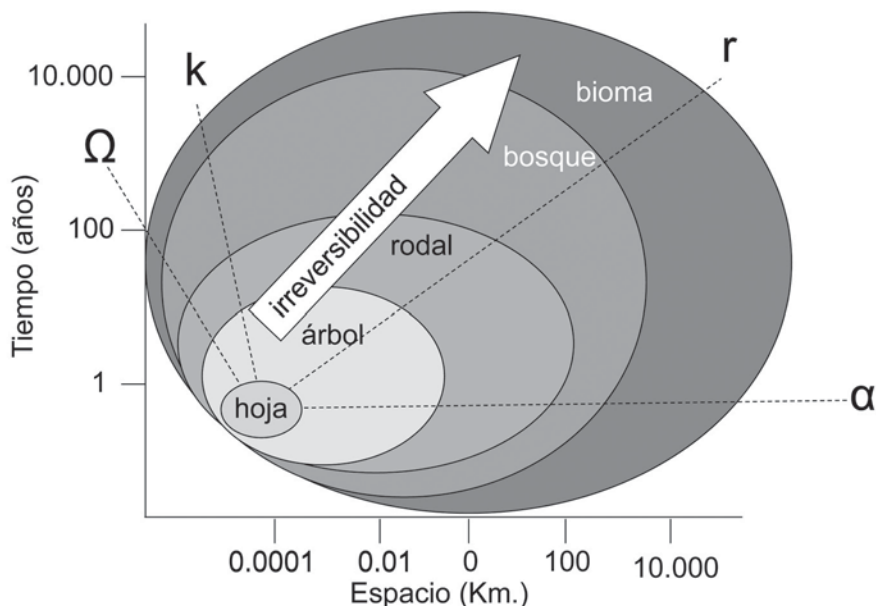


Figura 3.2. *Patrones espaciales y temporales de las perturbaciones.* Las perturbaciones tienen lugar a diferentes escalas espaciales y temporales. Por ejemplo, la alteración de una gran superficie forestal necesitará más tiempo de ejecución y requerirá un mayor periodo de recuperación que la poda de unas hojas o la tala de un árbol. Por eso, las perturbaciones que afectan a grandes territorios corren mayor riesgo de ser irreversibles (Holling *et al.* 1995). Las líneas marcan las cuatro etapas del ciclo de destrucción y reorganización de la figura 3.1 que puede manifestarse en cada una de las escalas espacio-temporales representadas por las elipses concéntricas (la hoja se destruye y rebrota en el árbol, el árbol se tala y crece en el bosque, el bosque se destruye y regenera en un territorio mayor, etc.; ver texto).

Hay un segundo aspecto a tener en cuenta a la hora de evaluar el impacto generado por el hombre. Se trata de la estrecha relación entre el alcance espacial de sus perturbaciones y el tiempo que lleva consumarlas. Pese a ser algo básico, puede ayudarnos a comprender las consecuencias de nuestras actuaciones sobre la naturaleza. Pensemos, por ejemplo, en el esfuerzo que implica la destrucción de un bosque. La alteración producida al arrancar una hoja (un microcosmos de unos pocos centímetros cuadrados ocupado por una comunidad de microorganismos más o menos diversa) es una pequeña perturbación que, producida en unos segundos, puede reponerse en pocos días; la tala de un árbol en unos pocos minutos generará un hueco (unos metros cuadrados donde desaparecerán los invertebrados, hongos, líquenes o musgos adaptados a la penumbra) que se cubrirá en unos años; y el gran claro resultante de un incendio de varias horas (varios Km²) tardará décadas en recuperarse (figura 3.2). Si la destrucción del bosque alcanza

proporciones regionales tras años de destrucción (cientos o miles de Km²), es probable que el deterioro ambiental (pérdida de suelos, falta de humedad, etc.) y la desaparición de las especies capaces de ensamblarlo alcancen un punto de no retorno. La situación se habrá hecho irreversible y el bosque habrá desaparecido para siempre. Esta interpretación espacio-temporal de las perturbaciones tiene importantes implicaciones a la hora de comprender la forma en que desaparecen las especies y nuestra capacidad para evitarlo.

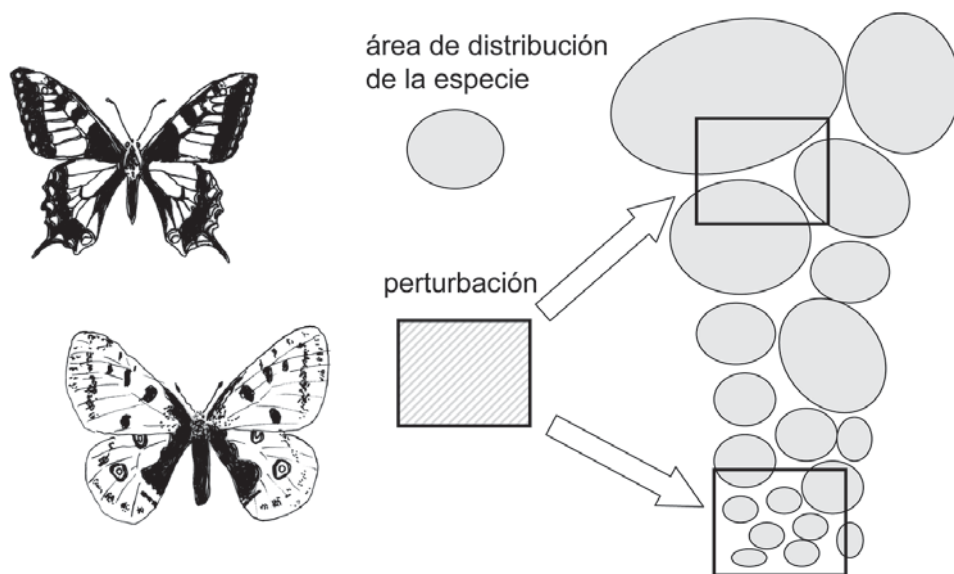


Figura 3.3. Relaciones entre distribución y vulnerabilidad de las especies. Las especies o sub-especies con menores áreas de distribución tienen más probabilidad de ser totalmente destruidas por una perturbación local o regional. Por ejemplo, la mariposa *Papilio machaon* (arriba) ocupa toda Europa con lo que una perturbación sobre una parte de su areal difícilmente eliminará a la especie. Sin embargo, *Parnassius apollo* (abajo) es una mariposa que en el sur de Europa presenta pequeñas poblaciones de formas endémicas acantonadas en algunas altas montañas (por ejemplo, *P. a. nevadensis* de Sierra Nevada). Una modificación de estos enclaves tiene más posibilidades de dar al traste con estas especies de distribución restringida.

Perturbación local vs. cambio global

En primer lugar, hemos de ser conscientes de que una *perturbación local* (la más frecuente en circunstancias naturales) producirá la *extinción local* de las poblaciones afectadas y que su progresiva extensión espacial, que necesitará un mayor tiempo de ejecución, dará lugar a una extinción regional, continental o planetaria del organismo afectado. Por eso, las especies con distribución restringida

tienen más probabilidad de desaparecer como consecuencia de una perturbación local o regional (figura 3.3).

En segundo lugar, esta acumulación de efectos resultante de la expansión humana está produciendo un *cambio global* en la composición y funcionamiento de la biosfera, con el consiguiente peligro de irreversibilidad. Y ese cambio planetario tiene a su vez efectos retroactivos sobre los procesos que ocurren a menor escala. Por ejemplo, la tala de un bosque tiene unos efectos locales evidentes pero, de extenderse a grandes superficies, puede alterar sustancialmente la fijación del CO₂ contribuyendo a un cambio climático global que puede condicionar (más calor, menos agua) su propia capacidad de regeneración. Hay, por lo tanto, sinergias entre las diferentes escalas de análisis que han de ser contempladas: lo local afecta a lo global y lo global a lo local.

En tercer lugar, parece lógico que esta organización espacio-temporal de las perturbaciones esté presente en cualquier estrategia de conservación y en los instrumentos legales y políticos que la coordinen (locales, regionales, nacionales e internacionales). Aquí es importante subrayar que la escala espacial de análisis también afecta nuestra percepción de los problemas. El deterioro de un bosque rico en especies escasas y endémicas puede ser visto como algo normal o intrascendente por las personas que viven en sus inmediaciones. Es un recurso abundante a sus ojos y que siempre han utilizado. Pero, a escala global, esas perturbaciones pueden ser un hecho grave por atentar contra un ambiente único. Por eso, es importante evaluar las consecuencias de las perturbaciones a diferentes escalas. Aquí es donde cobra sentido la célebre máxima conservacionista de “*piensa globalmente y actúa localmente*”.

Tipología de las perturbaciones

Las características de las perturbaciones humanas responsables de la extinción de las especies no han cambiado demasiado a lo largo de la historia (tabla 3.1). Sí lo ha hecho, sin embargo, su importancia relativa y la progresiva acumulación de sus efectos con el aumento de la población humana. Hemos pasado de representar un humilde papel de primate cazador-recolector a convertirnos en un ubicuo, diversificado e innovador agente de cambio ambiental (Sutherland y Woodroof 2009). Veamos alguna de las principales perturbaciones de las que somos responsables.

Tabla 3.1. Principales amenazas para la supervivencia de las especies (basado en WWF 2010).

-
1. *Pérdida, degradación y fragmentación de los hábitats*: expansión agrícola, actividades extractivas (deforestación, minería...), acuicultura industrial, desarrollo urbano, infraestructuras, erosión, fuegos.
 2. *Sobreexplotación de especies silvestres*: caza y recolección, explotación legal e ilegal por encima de la capacidad de reposición de las poblaciones.
 3. *Contaminación*: uso excesivo de pesticidas, efluentes mineros, industriales y urbanos, exceso de fertilizantes.
 4. *Cambio climático*: debido al vertido creciente de gases de efecto invernadero resultados de la actividad industrial y de la destrucción de los bosques.
 5. *Especies invasoras*: propagadas inadvertidamente por todo el planeta y que se convierten en competidoras, depredadoras o parásitas de la forma nativa.
 6. *Factores intrínsecos de las especies*: pobre dispersión, pobre reclutamiento, especialización...
-

Sobreexplotación

La explotación de las plantas y animales, con los correspondientes efectos nocivos sobre sus poblaciones, es tan antigua como nuestra propia historia. El registro fósil revela la masiva desaparición de muchos grandes mamíferos durante el Pleistoceno (50.000-10.000 años a.c.). El gran tamaño de las especies implicadas (recordemos los mamuts y otros grandes animales), la expansión coetánea del hombre y el efecto sinérgico de ciertos cambios ambientales (ciclos glaciales) parecen apoyar la idea de una cadena de extinciones parcialmente inducidas por nuestros antepasados (Koch y Barnosky 2006). Hay menos dudas y más evidencias arqueológicas de nuestro temprano papel en la extinción de algunas especies insulares, como las famosas moas de Nueva Zelanda (unas aves tan grandes como los avestruces) o en la drástica reducción de las poblaciones de muchos grandes mamíferos (figura 3.4).

Esta actividad extractiva continúa hoy acentuada por una población humana en continuo crecimiento. En unos casos se trata de una explotación de subsistencia practicada por poblaciones rurales empobrecidas. Su impacto puede ser grande si atendemos a los estudios sobre el consumo de la llamada “carne de monte”. En la Amazonía brasileña, por ejemplo, se cazan entre 67.000 y 164.000 toneladas de animales salvajes cada año y en las selvas centroafricanas se extraen entre 1 y 3,4 millones de toneladas de esta carne. Los tapires, primates y ciertos antílopes son los objetivos más codiciados pero, cuando son esquilados, la actividad cinegética se desplaza hacia otras especies menores (Milner-Gulland *et al.*, 2003).

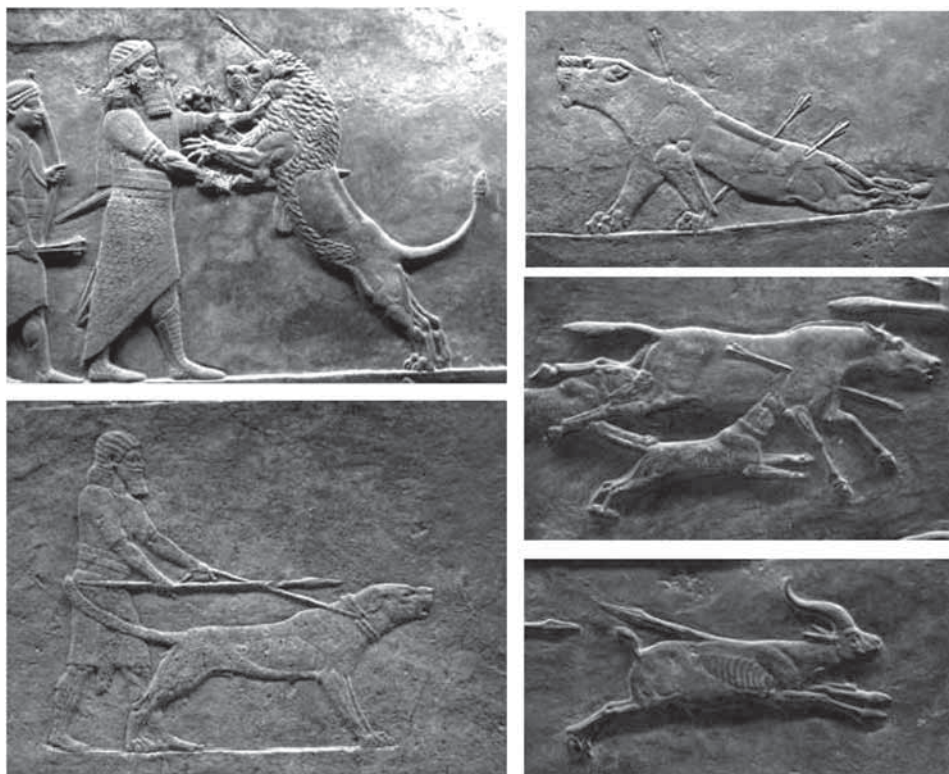


Figura 3.4. *Desaparición por sobre-caza. Escenas de caza del rey Ashurbanipal (645 años a.c.) en Nínive, ciudad asiria cercana a Mosul (Irak). En estos relieves, hoy expuestos en el Museo Británico (Londres), se observa la caza de leones (*Panthera leo*), onagros (*Equus hemionus*) y gacelas (*Gazella subgutturosa*) hoy relegados a unos pocos enclaves de Asia.*

En otros casos, se trata de una actividad comercial dirigida a la explotación selectiva de ciertas especies codiciadas por su valor de mercado. Su eficacia extractiva puede ser tan grande que, de no regularse adecuadamente, termina por esquilmar a las poblaciones afectadas. Un caso espectacular por sus implicaciones ambientales y socio-económicas es la abusiva explotación de las poblaciones de peces. En 1950, más de la mitad de las pesquerías mundiales estaban aparentemente inalteradas. Pero, a partir de los años 70, con el inicio de una explotación intensiva, tecnificada y planetaria de este recurso, comenzó un claro declive de estos animales. En el año 2007 sólo el 20 % de los bancos pesqueros tenían una explotación moderada (FAO 2009). Es importante resaltar que algunas modalidades de pesca industrial producen grandes daños colaterales sobre la biodiversidad marina: las redes de arrastre dañan los fondos alterando la estructura de las comunidades bentónicas; las redes de deriva capturan especies raras o amenazadas (tortugas, delfines, tiburones...) y el descarte de las especies sin interés comercial

produce el deterioro de sus poblaciones y una lluvia de cadáveres que favorece el aumento de las especies necrófagas. Esto también ocurre en la explotación maderera de muchos bosques, donde la tala de los pies más codiciados puede deteriorar al resto de la vegetación.

Pudiera pensarse que estos y otros excesos son solo una consecuencia inevitable de la creciente necesidad de materias primas por parte de una población humana en expansión. Pero suele haber razones adicionales que potencian estos usos hasta el abuso: la rentabilidad financiera del capital conseguido al esquilmar un recurso renovable puede ser muy superior a la derivada de una explotación sostenible: ¿Para qué eternizarse en la explotación mantenida de una población de peces o árboles si uno puede hacerse rico en poco tiempo y vivir de las rentas?



Figura 3.5. *Pérdida de hábitat. Bosque de Kakamega (Kenia).* Izquierda. Como en otros lugares intertropicales del planeta, el avance de la agricultura en Kenia ha propiciado la desaparición de muchos bosques ricos en especies cuyos restos están rodeados de cultivos de procedencia dispar (aquí se observa un campo de maíz, *Zea mays*, una planta de origen americano). Derecha. El bosque ha quedado reducido a una isla de 240 km² protegida bajo la figura de Reserva Nacional Forestal por el Servicio de Vida Silvestre de Kenia. En él sobreviven 400 especies de mariposas y 350 de árboles (más que en toda Europa), además de 300 especies de aves, 27 serpientes y 7 primates entre otros mamíferos.

Destrucción del hábitat

La destrucción sistemática de los hábitats naturales se inició con el desarrollo de la agricultura y la proliferación de los asentamientos humanos en el Neolítico (10.000 años a.c). A partir de ese momento se cultivaron los valles más fértiles y se desmontaron los bosques para crear pastizales útiles para el ganado (figura 3.5). De hecho, buena parte del impacto del hombre sobre el planeta previo a la Revolución Industrial se debe a su interés por favorecer a unas pocas especies domésticas de plantas (trigo, cebada, garbanzo...) y animales (ovejas, vacas, cabras, caballos...). Con este objeto ha modificado o destruido la vegetación

natural, combatido a sus enemigos, monopolizado el agua y contaminado el ambiente con toneladas de vertidos fecales, nutrientes y pesticidas. De esta forma, el hombre comparte estos territorios colonizados con 56.000 millones de animales domésticos, cantidad que se doblará, según las previsiones de la FAO, en el 2050 (Steinfeld *et al.* 2006).

Todavía hoy, la “ampliación de la frontera agrícola” constituye una oferta electoral válida en ciertos países en los que el fuego y los buldózer son vistos por muchos como los mejores aliados de su desarrollo. Todos estamos familiarizados con la vertiginosa desaparición del bosque tropical, donde se pierden millones de hectáreas al año (tabla 3.2). En unos casos, las pérdidas se asocian al crecimiento de la población, pero en muchos otros tiene que ver con la expansión de los cultivos de la mano de una creciente demanda internacional de ciertos productos. Está, además, la expansión urbana, la actividad minera, la inundación producida por los grandes embalses o el trazado de ferrocarriles, carreteras, oleoductos y tendidos eléctricos con sus secuelas sobre el medio natural. De acuerdo con ciertas estimas, es posible que las tres cuartas partes de la superficie emergida útil de nuestro planeta hayan sido ya modificadas total o parcialmente por la acción humana. Hoy destaca, como rasgo más llamativo, la continuada deforestación de África, América del Sur y Central, el Sudeste Asiático y ciertos bosques boreales (tabla 3.2).

Tabla 3.2. *Evolución de la superficie forestal en diferentes regiones entre 1990 y 2010 (FAO 2010).*

	Área de bosque*		Tasa de cambio anual	
	1990	2010	Cambio anual*	Tasa anual (%)
África	749.238	674.419	−4.067	−0,56
Asia meridional	325.423	284.373	−2.428	−0,77
Europa con Siberia	989.471	1.00.5001	+877	+0,09
Caribe	5.902	6.933	+53	+0,87
Norte y Meso-América	708.383	705.393	−289	−0,04
Oceanía	198.744	191.384	−36	−0,02
Sudamérica	946.454	864.351	−4213	−0,45
TOTAL	4.168.399	4.033.060	−8.323	−0,20

*en miles de ha

Homogenización biológica

Ya hemos comentado que el hombre ha propiciado el avance de las especies que le interesan creando paisajes uniformes en todo el planeta. En ellos prosperan, además de los organismos locales pre-adaptados a estas nuevas condiciones, ciertos polizones llegados al amparo de la expansión humana. El aumento de la población, el creciente trasiego de personas y mercancías y el popular interés por mantener plantas y animales exóticos, han producido un intercambio adicional de especies silvestres entre continentes. Estas pueden alterar el funcionamiento de diferentes procesos ecológicos al competir ventajosamente con otras formas autóctonas o eliminarlas por interacción directa (cuadro 3.1). La invasión del Mediterráneo por el alga *Caulerpa taxifolia*, la destrucción de la diversificada fauna de peces del lago Victoria por la perca del Nilo (*Lates niloticus*) o el impacto de los conejos (*Oryctolagus cuniculus*) introducidos en Australia son, entre otros muchos, casos famosos de la espectacularidad y ubicuidad de sus efectos (Lowe *et al.* 2000). Una interpretación parecida puede darse a la expansión de las *enfermedades infecciosas* en un mundo cambiante e interconectado, con sus preocupantes secuelas sobre la conservación de las especies (Smith *et al.* 2009).

Cuadro 3.1. Características y efectos ambientales de las hormigas invasoras.

Las hormigas desempeñan un importante papel en los ecosistemas. Son depredadoras, herbívoras, omnívoras o carroñeras y pueden participar en multitud de interacciones con otras plantas y animales así como en procesos relacionados con los ciclos de nutrientes, la dinámica edáfica, etc. Esta capacidad para participar en diversos procesos ecológicos viene potenciada, además, por su ubicuidad y abundancia. Se han computado introducciones de 150 especies de hormigas al amparo de los ambientes agrícola y urbano. Sin embargo, las denominadas *hormigas invasoras* (*Anoplolepis gracilipes*, *Linepithema humile*, *Pheidole megacephal*, *Solenopsis invicta*, *Solenopsis geminata*, *Wasmannia auropunctata*), constituyen un selecto grupo de especies de origen intertropical que son capaces de alterar profundamente los territorios que invaden. Allí desplazan a las hormigas autóctonas, atacan a otros organismos e interfieren activamente en diferentes procesos e interacciones ecológicas. Entre los rasgos que favorecen su expansión está su dieta omnívora y una organización en supercolonias dotadas de varias reinas. De esta forma, a diferencia de las colonias con una sola reina típicas de las hormigas nativas, no hay agresiones entre los miembros de los diferentes nidos. Esto les permite formar grandes poblaciones que, junto al uso de compuestos químicos defensivos, su agresividad hacia los nidos ajenos y su mayor habilidad para descubrir y procesar cualquier alimento, las hace prosperar a costa de las hormigas nativas. Varios estudios han demostrado que son responsables del declive de muchos animales por agresión a sus puestas o el consumo de su alimento. En el caso de las plantas interfieren en su reproducción al acabar con el néctar que atrae a los polinizadores (Holway *et al.* 2002).

Contaminación y catástrofes

La producción de desechos ha aumentado exponencialmente al crecer la población humana y consagrarse, con la Revolución Industrial (finales del siglo XVIII), un modelo de desarrollo basado en el uso de recursos fósiles. Nuestra actual capacidad para domeñar la naturaleza y expandir las fronteras del sistema ecológico que nos alberga se basa en el uso del carbón y el petróleo que, desde hace décadas, descargan en la atmósfera descomunales cantidades de CO_2 y otros compuestos (no hay que olvidar el nefasto papel del N_2O y el CH_4 que son 296 y 23 veces, respectivamente, más activos en su contribución al cambio climático que el CO_2). Esta masiva puesta en circulación del material orgánico fosilizado está cambiando el clima de forma lenta, global y, tal vez, irreversible. Hoy hay ya evidencias sólidas de un calentamiento del planeta atribuible a esta actividad (Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático <http://www.ipcc.ch>) que puede dar lugar a profundas modificaciones en la distribución de las especies (retracción o extinción local de aquellas propias de ambientes fríos y avance latitudinal y altitudinal de las adaptadas a los ambientes más cálidos, etc.; Parmesan 2006). Además, no hemos de olvidar sus interacciones con el efecto de aquellas otras alteraciones alimentadas por la actividad humana con las que puede generar sinergias perversas (cuadro 3.2). El vertido de sustancias contaminantes, las inundaciones en zonas deforestadas donde el agua fluye sin control, o los incendios forestales de origen humano son buenas muestras del carácter catastrófico de muchas de nuestras actividades.

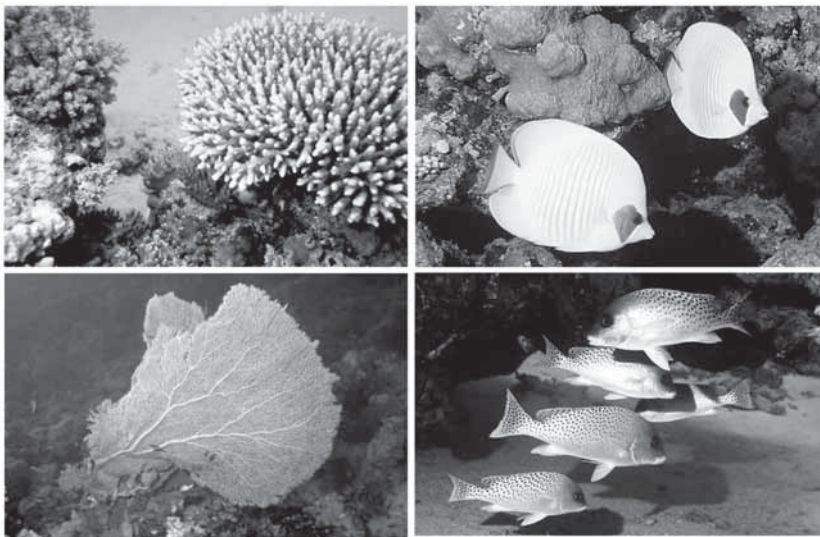


Figura 3.6. Arrecifes de coral. Los arrecifes constituyen unos de los ambientes marinos más ricos en especies. En la imagen, a la izquierda, los corales *Acropora millepora* (arriba) y *Gorgonia ventalina* (abajo). A la derecha, dos peces mariposa (*Chaetodon semilarvatus*) y un grupo de borriquetes (*Plectorhinchus gaterinus*).

Cuadro 3.2. Conservación de los arrecifes de coral y cambio climático.

Los arrecifes se encuentran entre los ecosistemas más productivos y ricos en especies del planeta (figura 3.6). Tienen además un gran interés económico (pesca, productos, turismo...) y protegen a las poblaciones costeras próximas del fuerte oleaje producido por galernas y tornados. Pese a ello, son maltratados localmente (sobrepesca, destrucción directa, vertidos...) y sufren los efectos de la acidificación del mar (un tercio del CO₂ depositado en atmósfera se disuelve en el agua) y el calentamiento global (tabla 3.3). La acidificación y el aumento de la temperatura del agua son dos de los causantes de su blanqueo, una enfermedad resultante de la pérdida de *zooxantelas*, unos dinoflagelados simbiotes que les aportan nutrientes. Su pérdida es reversible pero, de no recuperarse, puede producir la muerte de los corales. Los episodios de *blanqueo* parecen ser cada vez más frecuentes y se atribuyen al aumento de la temperatura de los océanos: mientras que en el periodo 1980-1997 se identificaron unos 370 casos en diferentes arrecifes, entre 1998-2010 se detectaron alrededor de 3.700 casos (Burque *et al.* 2011).

Tabla 3.3. Área cubierta por los corales y porcentaje de su superficie alterada por amenazas locales y globales (calentamiento). Se indica también la población que vive a menos de 30 Km. de los arrecifes coralinos y que se beneficia de sus recursos y protección. También se indica el porcentaje de la superficie protegida por reservas marinas (Burque *et al.* 2011).

Región	Área en Km ²	a) Amenazas locales (%)	b) Estrés térmico (%)	a+b (%)	Población (x106)	Superficie protegida (%)
Atlántico	25.849	75	56	92	42,5	30
Australia	42.315	14	33	40	3,5	75
O. Índico	31.543	66	50	82	65,2	19
Oriente M.	14.399	65	36	76	19,0	12
Pacífico	65.972	48	41	65	7,5	13
SE Asia	69.637	94	27	95	138,2	17
Global	249.713	61	38	75	275,9	27

Vulnerabilidad de las especies

Aunque las especies tienden a desaparecer cuando son incapaces de resistir el régimen de perturbaciones impuesto por el hombre, no todas son igualmente vulnerables. De hecho, el *estudio comparado* de su respuesta a estos embates ha permitido desarrollar una serie de ideas sobre los rasgos asociados a su vulnerabilidad.

Diseño del ciclo biológico. Ya hemos comentado que los sistemas ecológicos pueden interpretarse como un entramado de parcelas de diferente tamaño donde los procesos discurren a diferentes velocidades (hoja, árbol, bosque; figura 3.2). En cada una viven especies que reaccionan de forma dispar a la intensidad y escala de nuestras agresiones. Las *r-estrategas*, conformadas por organismos pequeños, de crecimiento rápido, prolíficos y poco longevos están bien adaptadas a rastrear los cambios en la disponibilidad de recursos y, gracias a su gran capacidad reproductiva, suelen reponerse con rapidez a las perturbaciones (figura 3.1). También son especies que, gracias a su velocidad y gran capacidad reproductiva, pueden experimentar ajustes evolutivos que les ayuden a adaptarse a las nuevas condiciones con suficiente rapidez. Las de crecimiento lento, *k-estrategas*, de mayor tamaño, menos prolíficas y más longevas (figura 3.1), presentan la desventaja de depender de ambientes más estables y de reponerse más lentamente de cualquier acción destructiva. En otros casos, sin embargo, la longevidad de los *k-estrategas* puede ser una ventaja. Muchas especies de árboles sobreviven sin reproducirse durante décadas a merced de una climatología extrema o de la persistente acción de los consumidores de sus propágulos hasta que, un buen día, mejoran las condiciones y logran hacerlo. Esto no ocurre en aquellos organismos que crecen y mueren rápidamente.

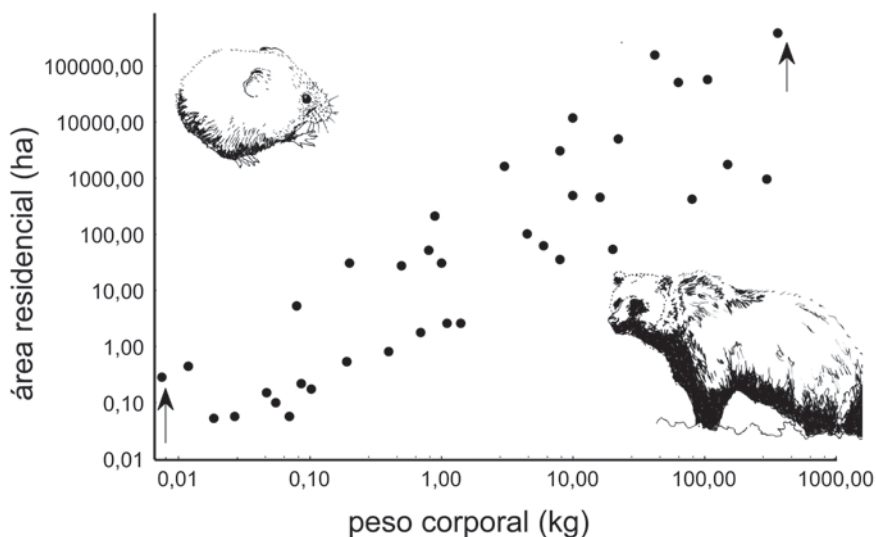


Figura 3.7. *Vulnerabilidad en mamíferos.* Relación entre el tamaño corporal (kilogramos) y el *área residencial* media (hectáreas) utilizada por los individuos de varias especies de mamíferos forestales norteamericanos (basado en Burt y Grossenheider 1976 y Harris 1984). Las especies más grandes necesitan superficies mayores para desarrollar sus movimientos rutinarios por lo que serán más sensibles a la pérdida de hábitat. Por ejemplo, un bosque de 10 ha será capaz de mantener una población de varias decenas de topillos (*Microtus* sp.; flecha inferior) mientras que será incapaz de albergar un único oso pardo (*Ursus arctos*; flecha superior).

Abundancia y distribución. Los organismos mayores necesitan, además de más tiempo para crecer y reproducirse, más superficie y recursos para sobrevivir. El gran tamaño de muchos animales puede ser un problema para conservarlos ya que necesitan grandes áreas para mantener poblaciones viables (figura 3.7). Además, esto les hace menos abundantes (Peters 1983). Y la rareza puede ser un factor adicional de riesgo si se combina con un área de distribución muy pequeña donde cualquier incidencia (una enfermedad, la modificación de un hábitat clave, el impacto de una especie exótica...) pueda destruir todos sus efectivos (figura 3.3). De esta forma, las regiones donde abunden organismos de distribución restringida serán más proclives a la desaparición de sus especies. Esta es una de las razones por las que las especies insulares son particularmente vulnerables. Es interesante comentar aquí la *regla de Eduardo Rapoport* (1975), según la cual muchos grupos de especies (moluscos, peces de agua dulce, anfibios y reptiles, árboles...) tienden a presentar áreas de distribución menores en los trópicos si se las compara con las de latitudes medianas o altas. Esta regla no se cumple siempre (incluso se han observado patrones inversos en ciertos grupos taxonómicos) pero nos ayuda a vislumbrar las potenciales diferencias geográficas en vulnerabilidad de las especies.

Aunque las especies más abundantes suelen presentar áreas de distribución mayores (un patrón demostrado en una gran variedad de organismos; Lawton 1993),

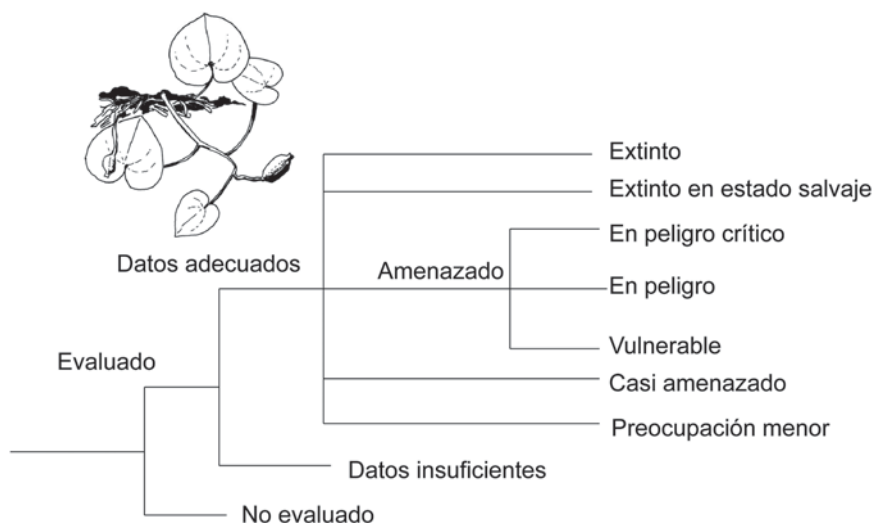


Figura 3.8. Esquema para la determinación de los grados de amenaza de las especies seguido por la UICN. En la imagen se representa a *Borderea chouardii* (familia Dioscoreaceae), planta rupícola endémica de los Pirineos aragoneses en peligro crítico y objeto de un plan de recuperación al contar tan solo con unos pocos individuos asentados en una zona muy restringida. Está considerada en peligro crítico por la UICN. La mayor parte de las especies no han sido todavía evaluadas por falta de información (tabla 4.2).

Cuadro 3.3. Uso de la distribución y abundancia en la clasificación de las especies por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

La UICN ha desarrollado un protocolo de clasificación del riesgo de conservación de especies aplicable a cualquier escala geográfica (mundial, estatal, regional; figura 3.8, Gärdenfors *et al.* 2001). Apoyados en la información disponible, se da por *extinta* a una especie cuando no logra detectarse tras una prospección exhaustiva de sus hábitats en los momentos adecuados y a lo largo de su área de distribución. Si solo quedan poblaciones en cautividad, se las clasifica como *extintas en estado salvaje*. El resto de las especies son ordenadas según su distribución y abundancia. Las especies en *peligro crítico* son las que han experimentado una reducción drástica (80-90% de sus efectivos) en los últimos 10 años, tienen 50-250 individuos reproductores y ocupan un área reducida (10-100km²). Estarán *en peligro* cuando hayan experimentado una reducción notable (50-70%) hasta alcanzar los 250-2.500 individuos reproductores y ocupar un área de 500-5000 km². Y serán *vulnerables* cuando la reducción poblacional se sitúe en un 30-50%, cuenten con una población de 1.000-10.000 individuos y su área ocupe menos de 2.000-20.000 km². Finalmente, se consideran especies *casi amenazadas* aquellas próximas a alguno de los criterios anteriores y de *preocupación menor* si no presentan problemas por el momento.

De lo visto se deduce que la evolución de los efectivos numéricos y el área de distribución son los dos criterios básicos con los que se evalúa el apremio conservacionista de los organismos analizados. Conviene también indicar que la legislación de ciertos países, elaborada en base al espíritu y acuerdos de los tratados internacionales suscritos sobre esta cuestión (tabla 1.1), exige la elaboración de *planes de conservación* o *recuperación* de aquellas especies catalogadas como vulnerables o en peligro. Esta es la base legal para realizar estudios dirigidos a diagnosticar lo que les ocurre y a adoptar las medidas de gestión necesarias para su protección.

no siempre se observan tales coincidencias. De hecho, abundancia y rareza pueden combinarse de casi todas las formas imaginables: hay especies que presentan poblaciones densas y muy distribuidas, otras que presentan poblaciones densas circunscritas a unos pocos enclaves y otras que se distribuyen sobre amplísimos territorios a unas densidades ridículas (Rabinowitz *et al.* 1986). En todo caso, y pese a las muchas excepciones, la abundancia y área de distribución de las especies son dos importantes criterios para clasificarlas según su riesgo de extinción (cuadro 3.3).

Especialización. Las especies que dependen de recursos escasos o de interacciones complejas tienen mayores probabilidades de desaparecer si una perturbación afecta alguno de esos eslabones de su ciclo vital. De esta forma se producen *cadena de extinción* de consecuencias imprevisibles. Esto puede ocurrir en algunos sistemas mutualistas entre plantas, polinizadores y dispersantes si

desaparece alguna especie clave. La progresiva pérdida de estos eslabones puede aumentar el riesgo de desaparición de las plantas implicadas al ser incapaces de fructificar o propagarse. Sin embargo, muchas plantas presentan rasgos que les permiten superar con éxito tales perturbaciones. Por ejemplo, la producción de persistentes bancos de semillas o la reproducción vegetativa son, entre otras, una garantía de supervivencia frente a cambios ambientales más o menos drásticos (tabla 3.2).

En los animales, la existencia de comportamientos complejos o especializados puede acentuar también su riesgo de extinción. Por ejemplo, aquellas especies que forman grupos para alimentarse, defenderse o reproducirse pueden desaparecer al ser incapaces de desarrollar eficazmente dichas actividades por debajo de un número mínimo de individuos. Este fenómeno, no exclusivo de los animales, se conoce como *efecto Allee*, en honor de Warder Clyde Allee (1885 -1955), el primero en identificarlo.

Tabla 3.2. *Relación entre algunos atributos reproductivos de las plantas y su riesgo de extinción (basado en Bond 1995).*

Riesgo de extinción	Número de especies polinizadoras o dispersantes	Tipo de polinización	Dispersión	Dependencia de las semillas
Alto	Pocas	Auto-incompatible	Necesaria para germinar, evitar la competencia o la depredación	Solo reproducción por semillas, semillas poco persistentes
Bajo	Muchas	Auto-compatible	No necesaria para germinar, evitar la competencia o la depredación	Posibilidad de reproducción vegetativa, semillas persistentes

Combinación de efectos. Todos los aspectos relacionados con el diseño y forma de vida de las especies generan interacciones que hay que analizar conjuntamente. Por ejemplo, Purvis y colaboradores (2000) estudiaron el efecto de diferentes factores de riesgo sobre varios cientos de especies de primates y carnívoros a escala mundial. Para ello les adjudicaron un valor indicativo de su riesgo de desaparición mediante los criterios de la UICN (cuadro 3.3) y analizaron los efectos de su área de distribución (mayor área menor riesgo), insularidad (mayor amenaza para las especies insulares), diseño del ciclo vital (mayor riesgo para

las de mayor tamaño corporal, mayor periodo de gestación, menor tamaño de camada, mayor edad de madurez sexual, etc.), el nivel trófico (más riesgo para los consumidores de recursos más escasos o elaborados...), el área residencial (más riesgo las especies con mayor área), densidad (más riesgo para las más escasas), periodo de actividad (más riesgo las diurnas por ser más accesibles al hombre) y tamaño de grupo (más riesgo las organizadas en grupos mayores...). Los resultados de este *estudio comparado* demostraron que los rasgos que mejor predecían su situación conservacionista eran el área de distribución, seguido del nivel trófico, la densidad de población y la duración del periodo de gestación.

En otros casos, se pueden analizar los rasgos de las especies en ambientes concretos para sacar conclusiones útiles sobre su vulnerabilidad. Por ejemplo, las mariposas son organismos de ciclos vitales complejos, con una fase larvaria dependiente de un determinado grupo de plantas nutricias y una fase de vida adulta en la que se mueven entre parches de vegetación adecuados para ubicar sus puestas. Un *estudio comparado* de las especies de mariposas de Finlandia demostró que las más amenazadas eran las que presentaban larvas adaptadas a las plantas raras y adultos con cortas distancias de vuelo y cortos periodos de vida adulta, dos rasgos que limitaban su capacidad para localizar recursos tan escasos (Kotiaho *et al.* 2005). En resumen, como han sintetizado Carrascal y Palomino (2006), las especies más proclives a desaparecer tienden a ser las menos abundantes y especializadas si, además, ocupan áreas pequeñas muy perturbadas por la acción humana.

Capítulo 4. Pérdida de especies

The last century has seen enormous environmental degradations: many populations are in drastic decline, and their ecosystems have been vastly altered (...). This environmental crisis coincides with the virtual vanishment of natural sciences in academe.

Paul K. Dayton (2003)

The importance of the natural sciences to conservation.
American Naturalist 162: 1-13

Introducción

Resulta preocupante constatar que tres siglos después de que el naturalista sueco Carlos Linneo (1707-1778) iniciara el inventario de la variedad de especies de nuestro planeta estemos tan lejos de conocerla. Y con este déficit de conocimiento (denominado *déficit linneano*) es muy difícil evaluar la importancia relativa de su desaparición por efecto de la acción humana ¿Cómo calcular el número de especies que se extinguen si no sabemos cuántas hay? Aunque las razones de esta situación son múltiples, todas pudieran explicarse por la falta de interés y recursos para afrontar un objetivo tan formidable como aparentemente trasnochado. De hecho, muchos consideran que la búsqueda y descripción de la variedad de organismos de nuestro planeta es una actividad más propia de los naturalistas del pasado que de los biólogos del presente. Piensan que el tiempo de esta investigación se fue con los veleros, las recuas de mulas y un instrumental de prospección más propio de aventureros que de científicos. Hoy las fronteras más glamorosas del conocimiento de la biodiversidad se centran en objetivos más espectaculares o complejos, como la búsqueda de vida fuera del planeta o la descripción de la estructura del genoma. Aunque son retos formidables y apasionantes, otros pensamos que no difieren conceptualmente del viejo programa linneano dirigido a inventariar y describir las diferentes formas de vida. Por eso, estamos de acuerdo con Paul Dayton cuando lamenta el declive de este tipo de estudios en medio de un deterioro ambiental rampante. Pensamos que, además de evitar que las especies desaparezcan, hay que impedir que se extingan los científicos capaces de conocerlas. Sin ellos, su pérdida será todavía más invisible e impune.

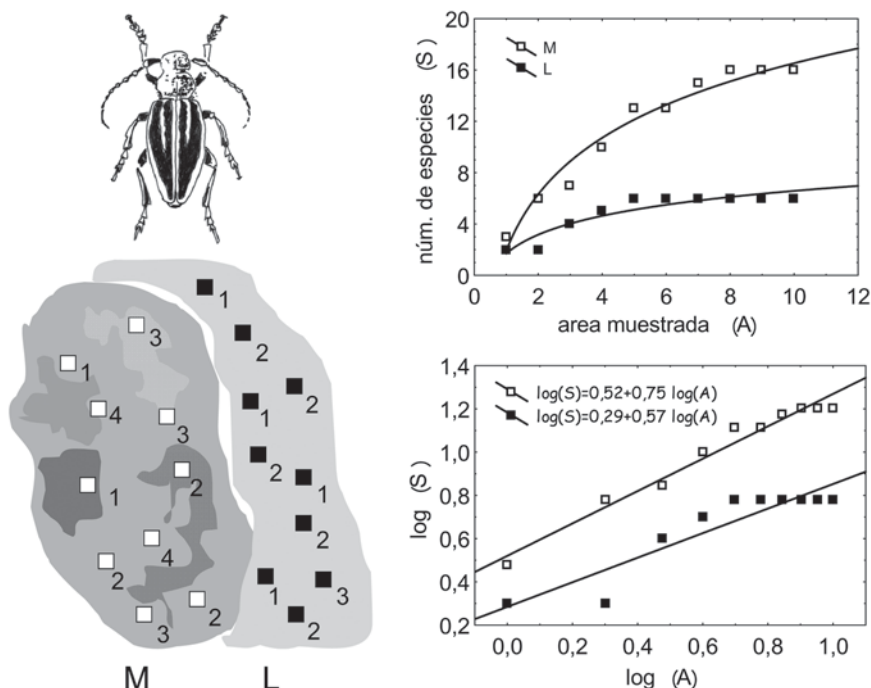


Figura 4.1. *Inventario del número de especies en un territorio con dos hábitats. Izquierda.* Las cuadrículas representan las parcelas de estudio y el número de especies presentes en cada una. *Derecha arriba.* La acumulación de nuevas especies en las 10 parcelas del hábitat M permitió detectar 16 especies diferentes frente a las 7 especies del hábitat L. Esto se debe a que el hábitat M tiene una mayor heterogeneidad interna ya que las especies difieren entre parcelas contiguas (tiene más β -diversidad). Estas diferencias no son tan acusadas en el número medio de especies por parcela (la α -diversidad) con valores medios de 2,6 especies en M y 1,7 en L. *Derecha abajo.* Transformación logarítmica ($\log_{10}$) de la relación entre el número de especies (S) y el área muestreada (A) donde pueden verse los valores de c y z de la ecuación [4.2] en el cuadro 4.1. En la imagen *Iberodorcadion fuliginator*, un escarabajo de la familia Cerambycidae, representante del hiperdiverso orden Coleoptera.

La variedad de especies

Hoy se conocen 1,7 millones de especies, una cifra que oscila a tenor de los nuevos descubrimientos y de los cambios en los criterios de clasificación. Pero se sospecha que su número se sitúa entre 3 y 15 millones. O más. Entre los cálculos más populares por la magnitud de las cifras manejadas están los de Terry Erwin en Panamá. Este entomólogo fumigó 19 árboles de la especie *Luehea seemannii* y recogió los coleópteros que caían en unas redes colocadas en su base. Recolectó 9.000 individuos de 1.200 especies de las que 162 eran exclusivas de este árbol. Asumió un porcentaje parecido de especies exclusivas para las 50.000 especies de árboles del trópico (8,1 millones de especies de escarabajos) a las que añadió unas 2,7 millones de especies procedentes, según sus cálculos, de otras regiones del

planeta. Asumiendo que los escarabajos suponen el 40% de la fauna tropical de artrópodos (insectos, arañas...), extrapoló una cifra aproximada de 27 millones a los que sumó otros 3 millones de las supuestas especies de insectos presentes en el resto del planeta. Así alcanzó su famosa cifra de 30 millones de especies de artrópodos. Hoy se continúa investigando en esta misma línea, aunque se asume que estas extrapolaciones pueden conducirnos a errores garrafales. Un punto crítico es el grado de especificidad de la fauna de cada árbol o localidad, un rasgo que afecta a la tasa de acumulación de nuevas especies (*β -diversidad*) en las prospecciones y al cómputo final de especies calculadas (cuadro 4.1).

Cuadro 4.1 Cálculo del número de especies según la superficie del área prospectada.

La relación entre el número de especies (S) y el área prospectada (A) suele representarse mediante la ecuación

$$S=cA^z \text{ [4.1]}$$

donde c es una constante y z mide la tasa de acumulación de especies al aumentar A. Normalmente S y A se relacionan mediante una regresión lineal donde se las incluye transformadas logarítmicamente (figura 4.1):

$$\text{Log}(S)=c+z \text{ Log}(A) \text{ [4.2]}$$

La pendiente z es una medida de la *β -diversidad*, definida en 1970 por Robert Whittaker para medir las diferencias en la composición de especies entre diferentes lugares. Esta difiere de la *α -diversidad*, que es el número de especies en cada punto (figura 4.1). Calculadas estas ecuaciones para cada hábitat y grupo de organismos, se pueden introducir diferentes valores de superficie (A) para calcular la variación de la riqueza (S) si se reduce el hábitat (pérdida de especies) o se amplía la superficie prospectada (especies por detectar). Para ello, y con el valor de z obtenido en 4.2, se realiza el siguiente razonamiento: si S_1 y S_2 son el número de especies antes y después de que la superficie A_1 sea reducida a A_2 , tenemos que

$$S_1=cA_1^z \text{ y } S_2=cA_2^z$$

Si dividimos entre sí ambas ecuaciones

$$S_2/S_1=(A_2/A_1)^z$$

y multiplicamos dicha igualdad por S_1 tenemos

$$S_2=S_1(A_2/A_1)^z \text{ [4.3]}$$

Una ecuación similar, invirtiendo los términos, puede aplicarse al cálculo de las especies por descubrir en un territorio de superficie A_1 .

Se supone que hemos alcanzado un conocimiento suficientemente exhaustivo de los grupos más accesibles pero que apenas vislumbramos la diversidad de otros organismos (figura 4.2). Por eso, las tasas de descubrimiento de nuevas especies

siguen siendo impresionantes, con medias anuales que superan las 10.000 especies de animales (sobre todo invertebrados) y las 2.000 especies de plantas. En otros grupos mucho mejor conocidos, como los mamíferos, las tasas son menores pero también importantes. Desde 1993 se han descubierto 408 nuevas especies de mamíferos (un 10% de las conocidas), con particulares avances en el caso de los roedores (174) murciélagos (94) y primates (55). En un 60 % de casos eran *especies crípticas* (cuadro 4.3), pero en un 40% se trataba de animales fácilmente identificables sin la ayuda de técnicas taxonómicas elaboradas (Ceballos y Ehrlich 2009). Este es el caso de los pequeños ciervos *Muntiacus truongsongensis* (1998) y *Muntiacus putaoensis* (1999) de las montañas del sureste asiático, una región donde en 1992 se descubrió al antílope saola (*Pseudoryx nghetinhensis*). En esta zona de Asia se han encontrado más de 1.000 especies nuevas en 10 años, entre las que destaca la rata de roca laosiana (*Laonastes aenigmamus*), un animal perteneciente a una familia (Diatomyidae) que se suponía extinta desde hacía 11 millones de años. Otro tanto está ocurriendo en América del Sur, Madagascar, Mozambique, Indonesia o las montañas del Himalaya, por no comentar los descubrimientos en los océanos (cuadro 4.2). Sin embargo, no siempre es necesario

Cuadro 4.2. Exploración de la riqueza de especies marinas.

En la segunda mitad de la década de 1990, los científicos marinos decidieron abordar el estudio sistemático de la diversidad biológica de los océanos. Por fin la capacidad de la comunidad científica internacional estaba preparada para muestrear un universo tan extenso como poco conocido. En el 2000 se creó el Consorcio para el Censo de la Vida Marina (www.coml.org) dirigido a explorar la riqueza de especies, su distribución y abundancia. En él han participado 2.700 científicos de 80 países que, en 2010, elaboraron el primer informe de síntesis (Ausubel *et al.* 2010). Pese a lo incompleto de sus pesquisas (quedan muchas áreas y grupos por estudiar) los resultados son tan elocuentes como espectaculares. En lo referente a los organismos pluricelulares, sus estudios permiten avanzar que el número de especies marinas supera las 230.000 actualmente conocidas y se aproxima a las 250.000. De hecho, han descubierto 6.000 especies nuevas de las que 1.200 han sido ya incorporadas formalmente a los catálogos oficiales. La tasa media de acumulación de nuevas formas ha sido de 1.650 por año, donde han destacado los crustáceos (452 por año) y los moluscos (397). Toda esta información se ha ido incorporando a un banco de datos de acceso libre (Ocean Biogeographic Information System, OBIS; <http://www.iobis.org/>) donde ya se recogen más de 28 millones de registros de 120.000 especies. Igual de llamativa es la constatación de la abundancia y variedad de vida microbiana de los océanos, donde supone el 90 % de la biomasa (el equivalente a 240×10^{10} elefantes, resaltan en el informe...). Además, el estudio de 1.200 localidades donde se realizaron 18 millones de secuencias de ADN permite avanzar que hay 100 veces más géneros que los conocidos actualmente y que es posible que el mar albergue unos 20 millones de formas microbianas diferentes.

desplazarse hasta lugares recónditos y poco explorados para descubrir nuevas especies. Una reciente prospección de las islas Canarias, archipiélago muy poblado, turístico y conocido entre los zoólogos por su famoso lagarto gigante del Hierro (*Gallotia simonyi*), permitió el descubrimiento de nuevas especies de estos saurios. Entre ellas se encontró el lagarto gigante de la isla de La Gomera (*Gallotia bravoana*), conocido hasta entonces únicamente por sus restos fósiles, y el lagarto canario moteado (*Gallotia intermedia*) de Tenerife.

Problemas de conocimiento

Pese a que solo conocemos una parte mínima de las especies existentes, siempre es complicado manejar una información tan extensa. Si un especialista descubre una especie aparentemente nueva, ha de comparar sus ejemplares con los que sirvieron para describir otras formas similares. De hecho, la descripción de una nueva especie ha de ir acompañada de un ejemplar de referencia (llamado *holotipo*) que deberá ser depositado en una institución reconocida (este es uno de los objetivos de los herbarios y colecciones zoológicas). De esta forma es posible asociar dichos ejemplares con un nombre concreto, evitando duplicidades o malentendidos. Otro tanto ocurre con las *subespecies*, o con cualquier material de referencia procedente de diferentes lugares.

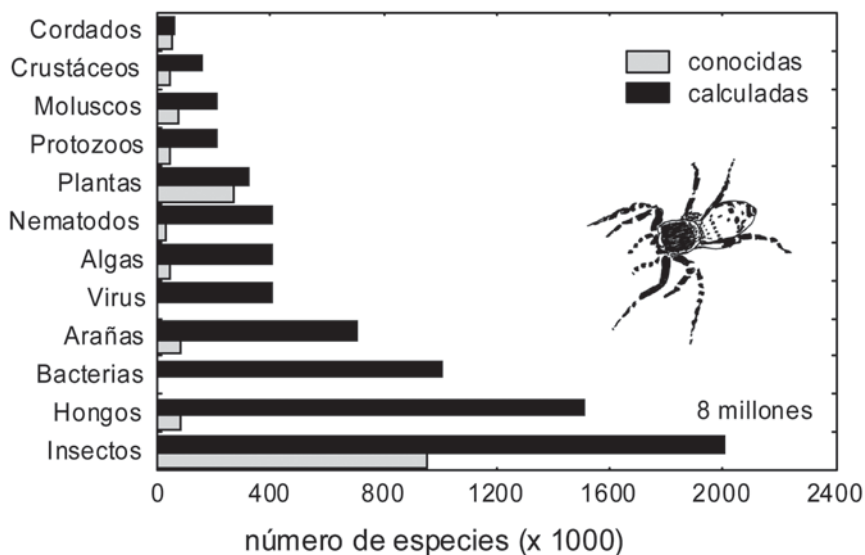


Figura 4.2. Distribución del número de especies por grupos taxonómicos. Número de especies conocidas y calculadas (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Se representa una araña saltadora *Cyrba algerina*, perteneciente a la clase Arachnida, un grupo de especies aún poco conocido.

Todo ello implica manejar una información que, dada la antigüedad del programa linneano, se aloja y detalla en multitud de centros y publicaciones especializadas dispersas por todo planeta. Pese a las facilidades de intercambio a las que se comprometen las instituciones encargadas de su custodia, esta dispersión del

Cuadro 4.3. Identificación de especies. De los métodos tradicionales al código de barras.

Las especies se identifican combinando un conjunto de criterios morfológicos, moleculares, fisiológicos, etológicos o biogeográficos de forma que los taxónomos están familiarizados con los métodos que les ayudan a diferenciar los grupos de organismos en los que se han especializado. Pese a esta formación, todos ellos tendrán dificultades para identificar aquellas especies desconocidas que caigan en sus manos. Tendrán que preguntar sobre su origen, estudiarlas con sus claves de identificación, consultar con sus colegas, pedir muestras de comparación a herbarios y museos, etc. Esto se complicará si han de identificar los restos desmembrados de una especie (pieles, carne, madera; recordemos la necesidad de controlar el comercio de especies amenazadas, tabla 1.1), la identidad de un organismo invasor de origen desconocido o una nueva especie de las muchas que vagan por nuestro planeta a la búsqueda de un descubridor. O si se trata de *especies crípticas* (forman grupos difíciles de distinguir por su morfología, diferenciables sin embargo mediante análisis moleculares, comportamiento, etc.) u otros organismos difíciles de caracterizar por su morfología (como los microorganismos; cuadro 4.2). En todos estos casos se puede utilizar la técnica del *código de barras*, una metodología estandarizada dirigida a diferenciar las especies según la estructura de su ADN. La idea es sencilla: se trabaja sobre segmentos concretos del ADN fáciles de estudiar y comunes a todos los organismos. En animales, por ejemplo, domina el uso de un fragmento de 650 pares de bases del gen mitocondrial del citocromo c oxidasa (COI, *cox1*), pero en otros grupos cambian los marcadores (por ejemplo, se usa el ITS1-rDNA o el 18S-rDNA en las plantas). Las secuencias de bases (acctgaacgtt...donde a: adenina, c: citosina, g: guanina, t: timina.) típicas de cada especie conforman así en un código accesible a los usuarios en los bancos de datos de referencia (GenBank, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>; EMBL, <http://www.ebi.ac.uk/embl>; DDBJ, <http://www.ddbj.nig.ac.jp>; y, especialmente, el Barcode of Life Data System: <http://www.barcodinglife.org> creado con este objetivo). Se ha observado que esta metodología funciona muy bien en un gran número de casos sin que ello quiera decir que no pueda dar resultados equívocos en determinadas circunstancias (Hajibabaei *et al.* 2007, Valentini *et al.* 2008). Hay cierta polémica sobre el alcance de esta técnica de identificación que algunos plantean como una alternativa mecanizada al trabajo tradicional de los taxónomos. Pero, como veremos en el capítulo 5, esos investigadores también utilizan estas y otras evidencias para explicar el origen de la diversidad orgánica de nuestro planeta. La imagen del científico intentando identificar un elefante en el lector del código de barras de la caja de un supermercado es solo una divertida parodia del verdadero y útil papel de esta metodología.

material de estudio dificulta el trabajo de los taxónomos que, además de conocer en profundidad los rasgos de los organismos estudiados, han de realizar una prospección mundial del material ya acumulado por otros profesionales actuales y del pasado. Evidentemente, se trata de investigadores especializados que conforman redes científicas capaces de controlar con eficacia el material ya conocido. Para facilitar su trabajo, se han organizado diferentes infraestructuras internacionales basadas en el uso del ciberespacio. Entre ellas destaca la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (*Global Biodiversity Information Facility*) que hoy desarrolla un impresionante esfuerzo de inventario y puesta en común de estos datos a través de la red (<http://www.gbif.org/>). Su objetivo es facilitar a cualquier taxónomo el acceso por red a toda la información taxonómica disponible en las colecciones científicas de cualquier institución. También es importante el programa de Código de Barras de la Vida (Barcode of Life; cuadro 4.3), dedicado a facilitar la identificación en la red de las especies mediante métodos moleculares (<http://www.barcodeoflife.org/>).

Hay un segundo problema para conocer el número real de especies inventariadas. Tiene que ver con los cambios en los métodos y criterios de clasificación que, como en cualquier disciplina, se perfeccionan con el paso del tiempo. Originariamente, las especies se describían mediante rasgos morfológicos, paleontológicos y biogeográficos, pero la incorporación de las técnicas moleculares ha incrementado mucho la capacidad discriminatoria de los taxónomos (cuadro 4.3). Y este aumento de la capacidad descriptiva de la Taxonomía, evidencia palmaria de su vitalidad, ha dado lugar a cambios en el número de especies conocidas derivados de la propia potencia analítica de estos métodos.

Desaparición de especies: dificultades de evaluación

Aunque es complicado describir nuevas especies o conocer las ya computadas, también es difícil constatar su desaparición. La principal dificultad suele ser la falta de datos concretos sobre aquellas especies cuya desaparición —aunque probable— no se ha verificado. De hecho, los criterios para considerar extinta a una especie son muy exigentes, incluso en el supuesto de que haya recursos para verificar sobre el terreno tal situación. Son necesarias “prospecciones exhaustivas de sus hábitats, en los momentos apropiados y a lo largo de su área de distribución histórica” (cuadro 3.3). Esto produce evidentes retrasos a la hora de sacar conclusiones explícitas. Rodolfo Dirzo y Peter Raven (2002) comentaban que los botánicos locales estaban convencidos de que habían desaparecido unas 40 especies de plantas endémicas de la Provincia Florística del Cabo (Sudáfrica) y que otras 50 lo habían hecho de las Islas Hawai. Sin embargo, no habían sido incorporadas

a los catálogos internacionales de especies extintas por no haberse cubierto todas las formalidades. Por lo tanto, se necesitan recursos tanto para describir nuevas especies como para certificar su desaparición.

Un hecho adicional que complica esta evaluación es la lentitud con la que tiene lugar el declive de las poblaciones de muchos organismos que, tocados de muerte, pueden tardar décadas —incluso siglos— en desaparecer. Muchos árboles centenarios, aislados de su entorno e incapaces de reproducirse, pueden perdurar siglos en condiciones precarias hasta que la muerte de unos pocos individuos permite certificar su desaparición del planeta (figura 4.3). A este proceso latente, que se concretará en el futuro en una extinción de especies de proporciones desconocidas, se le denomina *deuda de extinción* (Tilman *et al.* 1994). Por estas razones, relacionadas con la escasez de especialistas y recursos, es lógico aceptar lo incompleto de nuestros cálculos sobre las verdaderas dimensiones de la desaparición de especies a escala planetaria. Según la Comisión de Especies de la UICN, hoy sólo tenemos una visión cabal de la situación de los anfibios, aves y mamíferos, tres grupos bien conocidos en lo taxonómico y razonablemente estudiados desde la perspectiva de su estado de conservación (tabla 4.2).



Figura 4.3. *Desaparición de especies.* Izquierda. Ejemplar aislado de baobab (*Adansonia digitata*) en la meseta de Tagant (Mauritania). Se trata de uno de los pocos representantes de la especie en esta zona norteña de su área de distribución y se sitúa a varias decenas de Km. de otros ejemplares aislados. La desaparición de la especie en esta región tendrá lugar con la muerte del último de sus individuos. Derecha. Rinoceronte negro (*Diceros bicornis*) en el Parque Nacional de Nairobi (Kenia). Antiguamente extendido y abundante en África, ha sufrido una drástica reducción poblacional. En 1960 se calcula que había unos 100.000 ejemplares en todo el continente, en 1970 sus efectivos oscilaban alrededor de los 65.000 individuos y en 1992 su población se había derrumbado hasta los 2.300. Hoy, su población, acantonada en un limitado número de reservas, sobrepasa los 4.000 individuos aunque alguna subespecie, como la occidental (*Diceros bicornis longipes*) parece estar al borde de la extinción en su refugio del norte de Camerún (African Rhino Specialist Group <http://www.rhinos-irf.org>).

Tabla 4.1. Estado de conservación de algunos grupos de organismos de acuerdo con la información facilitada por la UICN (<http://www.iucnredlist.org>). Es interesante comparar en cada grupo el número de especies descritas con el número de evaluadas desde una perspectiva conservacionista. Y, dentro de estas, el porcentaje de aquellas que se encuentran amenazadas. Hasta la fecha, solo los mamíferos, aves y anfibios han sido evaluados de forma razonablemente completa.

	Especies descritas	Especies evaluadas (2010)	Especies amenaza- das (2010)	Especies amena- zadas vs. descritas (%)	Especies amenazadas vs. evaluadas (%)
Mamíferos	5.490	5.490	1.143	21	21
Aves	9.998	9.998	1.223	12	12
Reptiles	9.084	1.672	467	5	28
Anfibios	6.433	6.284	1.895	29	30
Peces	31.300	4.446	1.414	5	32
Insectos	1.000.000	2.886	740	0.1	26
Moluscos	85.000	2.305	1.037	1	45
Crustáceos	47.000	1.735	606	2	35
Arácnidos	102.248	32	18	0.02	56
Musgos	16.236	93	80	0	86
Helechos	12.000	211	139	1	66
Gimnospermas	1.021	909	322	32	35
Angiospermas	281.821	10.916	7.945	3	73
Líquenes	17.000	2	2	0	100
Hongos	31.496	1	1	0	100
TOTAL	1.740.330	47.978	17.315	1	36

Efectos de la escala temporal y espacial de análisis

Además de las dificultades resultantes de una información deficiente, cualquier evaluación objetiva de la pérdida de especies presenta problemas de interpretación. Recordemos aquí que la percepción del efecto de nuestras perturbaciones puede cambiar según la *escala temporal y espacial* de análisis (figura 3.2). Por lo que concierne al efecto del tiempo, nuestro recuerdo de cómo era la naturaleza en tiempos pasados suele ser pobre y sesgado pues en muy pocas generaciones se

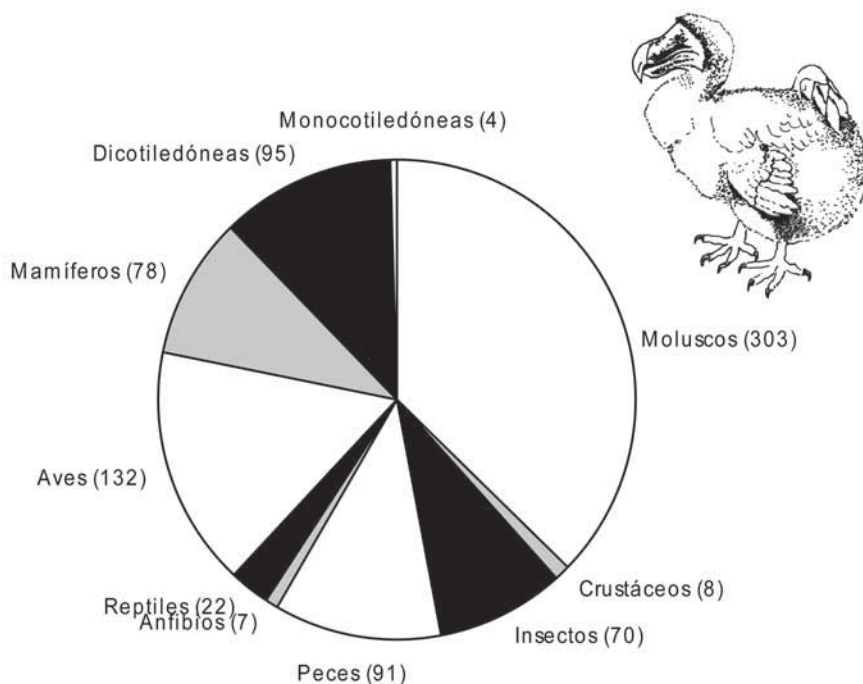


Figura 4.4. *Desaparición de especies.* Número de especies de animales y plantas de las que se ha constatado su extinción planetaria desde el Siglo XVI (UICN, 2003). Se representa un dodo (*Raphus cucullatus*), un ave no voladora endémica de la isla Mauricio que desapareció por sobrecaza en el siglo XVII.

pierden los referentes con los que evaluar lo ocurrido y restaurar las heridas del pasado. Hoy vemos a los bisontes que perseguían nuestros antepasados hace unos siglos como parte de un mundo irreal próximo al de los dinosaurios pese a que son especies que aún sobreviven en algunos reductos inalterados. Suele utilizarse el siglo XVI como referente temporal de lo que hemos destruido, un período en el que se aceleró la expansión europea por todo el planeta con su rosario de extinciones (figura 4.4). Por eso, hay quienes piensan que deberíamos remontarnos al Pleistoceno para seleccionar la escala temporal adecuada para evaluar nuestro impacto real sobre las especies.

También hay que indicar que la contundencia del deterioro de la variedad de especies se diluye al ampliar la escala geográfica de análisis. En todo un país se restringe drásticamente el catálogo de las especies desaparecidas porque casi siempre queda algún lugar recóndito o protegido donde sobreviven poblaciones de las formas más raras y amenazadas. Suele concluirse así que solo se ha perdido un ínfimo porcentaje de sus especies cuando, en realidad, sus poblaciones han sufrido un auténtico descalabro. Por ejemplo, Ceballos y Ehrlich (2002) calcularon sobre 173 especies de grandes mamíferos terrestres que habían perdido de media

el 68 % de su área de distribución originaria, con el Sureste Asiático (83%), Australia (78%), Europa y África (72%) en el rango superior y América del Norte (44%) y del Sur (15%) en el inferior. Como es lógico, el recato en la apreciación del problema se dispara a escala planetaria, donde “sólo” un 0,06 % de las especies animales o un 0,04% de las especies de plantas conocidas parecen haberse esfumado desde el siglo XVI (figura 4.5). Este tipo de evaluaciones camuflan, en resumen, el drama de las altas tasas de *extinción local y regional* de multitud de poblaciones a lo largo y ancho del planeta.

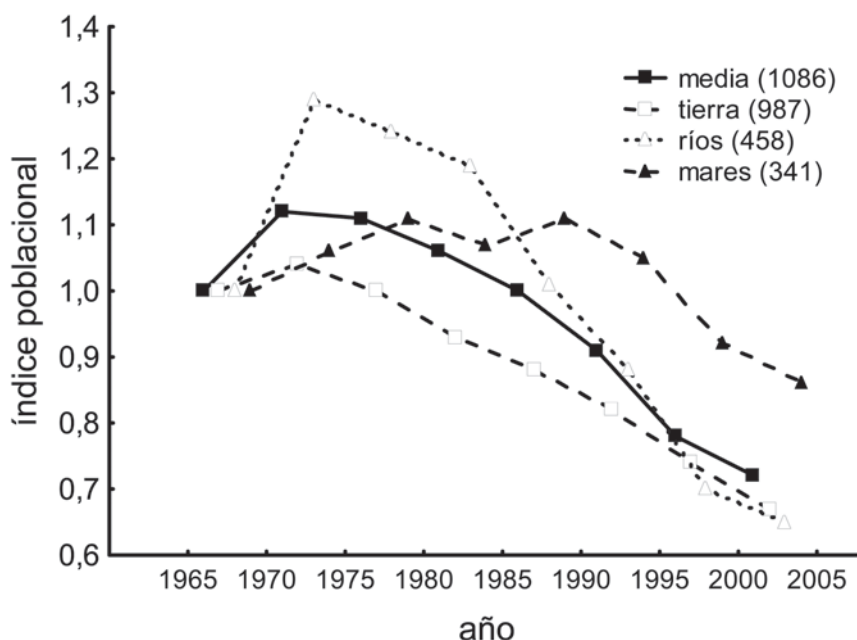


Figura 4.5. *Desaparición de poblaciones.* Evolución de los índices de abundancia media de una serie de poblaciones de vertebrados terrestres, dulce-acuícolas y marinos durante los últimos treinta años. Como puede observarse para el conjunto de las poblaciones (entre paréntesis las consideradas en cada caso), la pérdida media es de un 30% de sus efectivos (según Loh *et al.* 2008).

Desaparición de poblaciones

La acción conservacionista ha de evitar que la acumulación de perturbaciones sobre las poblaciones que conforman las especies dé lugar a procesos cada vez más extendidos e irreversibles (figura 3.2). Este control y cuidado de las poblaciones locales tiene una serie de ventajas prácticas. Por ejemplo, nos informa sobre lo que ocurre a una escala geográfica próxima donde es posible valorar de

forma inmediata las causas y consecuencias de la pérdida de especies y tomar medidas adecuadas para evitarla. Además, es posible realizar un seguimiento a corto plazo de su evolución numérica con el objeto de constatar aquellas tendencias que pudieran llevarlas a la extinción. Esto puede ayudarnos a prevenir con tiempo estos eventos y sus efectos acumulativos.

Desde hace décadas, hay programas de seguimiento periódico de las poblaciones de diferentes especies en diferentes partes del planeta. Los resultados son, en general, demoledores. El Living Planet Index, que sintetiza la evolución de 5.000 poblaciones de 1.700 especies de mamíferos, aves, anfibios, reptiles y peces en todo el mundo (Loh *et al.* 2008), registra un declive medio cercano al 30% de sus efectivos durante los últimos 30 años, con caídas más severas en las especies dependientes del agua dulce (figura 4.5). Resulta preocupante que dichas pérdidas se acentúen en latitudes intertropicales, como Sudamérica (−76%), África (−19%) y la región Indopacífica (−23%) donde se acumula la mayor diversidad de especies del planeta. En Europa, por el contrario, tras siglos de descaste, se asiste a una clara recuperación de las poblaciones de las especies supervivientes (+30%), una tendencia que también se insinúa en Norteamérica (+3%). Tras años de impacto, el despoblamiento del medio rural, el aumento de la conciencia conservacionista y la inversión de recursos dirigidos a reflotar los restos de las poblaciones amenazadas parecen estar dando sus frutos.

Tabla 4.2. *Estimas de la duración de las especies fósiles de diferentes grupos de organismos. Se clasifican según tipos de hábitat (marinos y terrestres) y por orden de duración (según McKinney 1997).*

Especies marinas	Duración media (millones de años)	Especies terrestres	Duración media (millones de años)
Corales	25	Plantas monocotiledóneas	4
Bivalvos	23	Caballos	4
Foraminíferos bentónicos	21	Plantas dicotiledóneas	3
Briozoos	12	Peces de agua dulce	3
Gastrópodos	10	Aves	2.5
Foraminíferos planctónicos	10	Mamíferos	1.7
Equinoideos	7	Insectos	1.5
Crinoideos	6.7	Primates	1

Una comparación con el pasado

Pese a las brumas que desfiguran nuestro conocimiento sobre la actual pérdida de especies, hay formas de intuir la gravedad de la situación. Es decir, de evaluar el grado de excepcionalidad de lo que hoy ocurre si lo comparamos con las tasas de extinción de épocas pasadas. El estudio del registro fósil permite estimar la duración de ciertos grupos de organismos fósiles y compararlo con nuestras previsiones sobre la supervivencia de las especies actuales. Si restringimos nuestro análisis a las aves y mamíferos, los dos grupos mejor conocidos, podemos constatar que se han perdido unas 160 especies en el último siglo. Como se conocen unas 16.000 especies de ambos grupos, podemos estimar una tasa de extinción del 1% por siglo. Si esta tasa se mantiene, se habrá perdido un 10% de las especies en 1.000 años y el 100% en 10.000 años. Es decir, la vida media de los grupos más resistentes será de 10.000 años, varios ordenes de magnitud menor que las tasas de supervivencia observadas en el pasado (tabla 4.2). Dado que unos pocos miles de años son casi un instante en tiempo geológico, no debe extrañarnos que muchos investigadores se refieran al evento que ahora vivimos como *la sexta gran extinción*, digna sucesora de la ocurrida hace 65 millones de años, cuando desaparecieron, entre otros, los conocidos dinosaurios.

Las especies en conservación



Superba del Orinoco
(*Cattleya violacea*)

*Las especies son esenciales en el funcionamiento de la vida y,
por eso, es importante conservarlas.
Con este objetivo, tenemos que saber cómo son, cómo se organizan
en comunidades y cómo interactúan en los sistemas ecológicos.*

Capítulo 5. Las especies como unidades de gestión

*Dersu marchaba lentamente, observando el suelo como de costumbre.
De repente, se detuvo para mirar con atención alguna cosa (...),
señaló con la mano la hierba y dijo una
sola palabra: Pantzouy (gin-seng).
Vladimir Arseniev (1923). Dersu Uzala.
Debolsillo. Barcelona*

Introducción

La vida en la Tierra no se organiza en una masa amorfa de materia auto-replicante sino en discontinuidades que se mantienen y diversifican en el tiempo. Esta es la razón por la que la evolución de cualquier grupo de organismos suele ilustrarse como un árbol cuyas ramas basales son las antecesoras de unas ramitas terminales a las que llamamos especies. Para muchos conservacionistas, esforzados defensores de estas discontinuidades, este es uno de los aspectos del estudio de la evolución que más nos interesa. Después de todo, la conservación de las especies intenta contener la persistente tendencia humana a la poda de esas ramas y ramitas en el árbol de la vida.

Muchos seres vivos son entidades observables y tangibles (olvidemos al virus de la gripe y otros organismos similares) a los que clasificamos como ciervo, roble o níscolo siguiendo una serie de criterios (grande o pequeño, inofensivo o peligroso, bonito o feo, comestible o no). Esta capacidad de discriminación, que no es exclusiva del hombre (¿por qué huye un gorrión al ver un gavián?), dio lugar al *concepto tipológico de especie*. Es decir, a la adscripción de los seres vivos a tipos o modelos ideales dotados de unos determinados atributos (el modelo ciervo, roble, níscolo o gavián). El viejo Dersu diferenciaba así las plantas de ginseng (*Panax ginseng*) en los bosques del Usuri, algo que siempre han realizado los grupos humanos dedicados a la caza o recolección de especies silvestres. Ernst Mayr (1963) observó como los Arfak, una tribu de las montañas de Nueva Guinea, diferenciaban 136 de las 137 especies de aves que él había identificado con criterios científicos convencionales. Estudios posteriores con los Fore y los Kalam demostraron que eran capaces de discriminar el 80 % de las aves y ranas y el 95% de los reptiles detectados por los científicos en sus territorios (Coyne y Orr 2004).

Sobre esta base empírica, Carlos Linneo (1707-1778) propuso en su “*Systema Naturae*” (1758) un método de clasificación que permitía agrupar a los seres vivos según sus semejanzas y darles un nombre acorde con su ubicación (figura 5.1). Esta visión del mundo vivo ha funcionado y funciona bien a efectos prácticos. De hecho, sigue plenamente vigente en el mundo científico y en el legal (catálogos de especies comerciales, protegidas, etc.) porque nos ayuda a referirnos de forma inequívoca a muchos organismos. Pero el agrupamiento jerárquico en entidades progresivamente similares propuesto por la clasificación linneana siempre ha supuesto el reconocimiento implícito de las relaciones entre grupos. Toda una invitación a interpretar el origen de esa diversidad orgánica desde los planteamientos evolutivos de Charles Darwin quien, con la publicación de “*El origen de las especies*” (1859), abrió un debate sobre la manera de delimitar estas entidades.

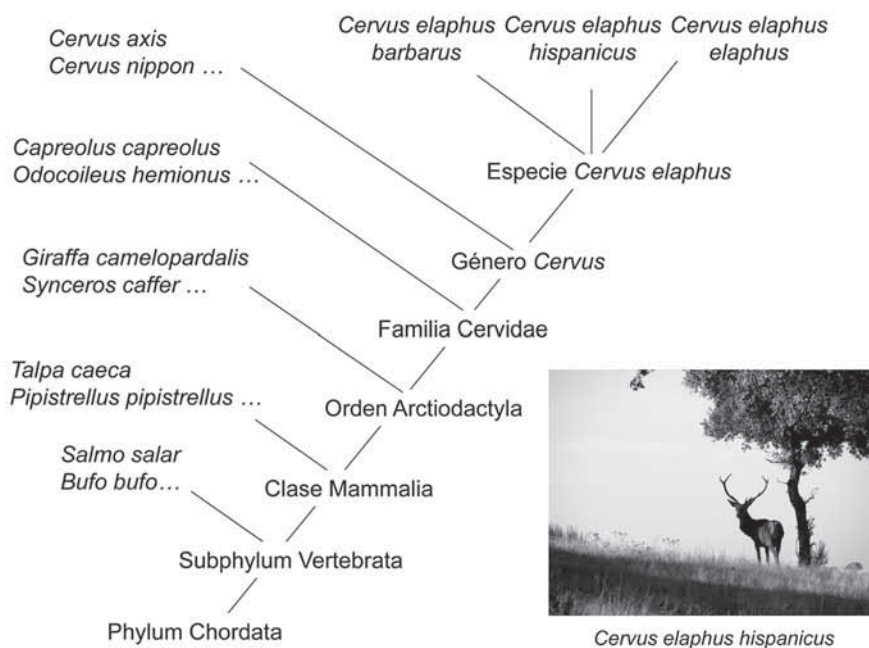


Figura 5.1. Clasificación linneana. Los ciervos europeos conforman la especie *Cervus elaphus*, una categoría que los incluye en la familia Cervidae con los corzos (género *Capreolus*) y ciervos americanos (géneros *Odocoileus*, *Mazama*...). Todos ellos pertenecen al orden Artiodactyla (jirafas, búfalos; hoy incluidos con los cetáceos en el clado Cetartiodactyla), dentro de la clase Mammalia (topos, murciélagos...), del subfilo Vertebrata (peces, sapos...) y del filo de los Chordata (con ascidias y lancetas). A su vez, junto con otros seres de aspecto y orígenes dispares (esponjas, estrellas de mar, insectos, arañas...), componen el Reino Animal, uno de los grandes grupos de organismos que conforman la diversidad de la vida en nuestro planeta. Este sistema tradicional de clasificación está también capacitado para ilustrar la existencia de entidades sub-específicas. Por ejemplo, *Cervus elaphus elaphus* describe las poblaciones de ciervos centroeuropeos, *Cervus elaphus hispanicus* las ibéricas y *Cervus elaphus barbarus* las norteafricanas.

Planteamientos evolutivos

El concepto tipológico de especie empezó a cuestionarse en los años 30 del pasado siglo. En esa época se formuló la *Teoría Sintética de la Evolución* o *Nueva Síntesis*, una explicación de los mecanismos históricos, demográficos y genéticos que explican el hecho evolutivo. Hasta entonces, las ideas de Darwin habían servido para explicar una parte del proceso evolutivo (cambio en el tiempo por selección) pero, pese al título de su libro, no aportaron mucha luz sobre la formación de las especies. A partir de ese momento, además de considerarse las especies como grupos de poblaciones que podían agruparse dentro de una organización jerárquica del mundo vivo, parecía lógico interpretar cómo se habían formado. Y esta nueva aproximación abrió un amplio debate sobre el concepto de especie al intentar dar una explicación biológica a una idea nacida con vocación puramente instrumental. Antes, una especie era una categoría taxonómica que agrupaba a seres similares. Ahora, la especie era una realidad biológica cuyo origen y relaciones con otros grupos parecidos debían ser comprendidos e incorporados a su descripción. De esta forma, la búsqueda de un concepto universal de especie se convirtió en un estéril intento por incluir todas las posibles situaciones en un modelo único. No debe extrañarnos que, en este proceso de cambio, se hayan acumulado decenas de aproximaciones diferentes al concepto de especie que han de interpretarse como hipótesis explicativas de la organización de una realidad biológica muy heterogénea (Hey *et al.* 2003, Coyne y Orr 2004).

Conceptos de especie

Según Edward Wilson (1992), el *concepto biológico de especie* acuñado por Ernst Mayr en 1942 es el que mejor funciona, al aplicarse al mayor número de organismos en la mayor parte de las circunstancias. Éste, apoyado en la idea de Theodosius Dobzhansky (1935) sobre el destacado papel de los mecanismos de aislamiento reproductor como grandes agentes de especiación, considera que las especies son grupos de *poblaciones* compuestas por individuos que se reproducen entre sí y comparten un acervo genético del que no participan otros grupos similares (las otras especies). Se trata de una hipótesis cuyas predicciones pueden verificarse experimentalmente a través de la reproducción cruzada entre individuos de diferentes especies, algo no exento de dificultades prácticas (Coyne y Orr 2004). Pero como la forma en que se organizan y relacionan las poblaciones de seres vivos en la transmisión del material hereditario puede ser muy heterogénea, esta interpretación de las especies no siempre se aplica con facilidad. Esto ocurre, por ejemplo, en aquellos organismos que conforman grupos taxonómicos

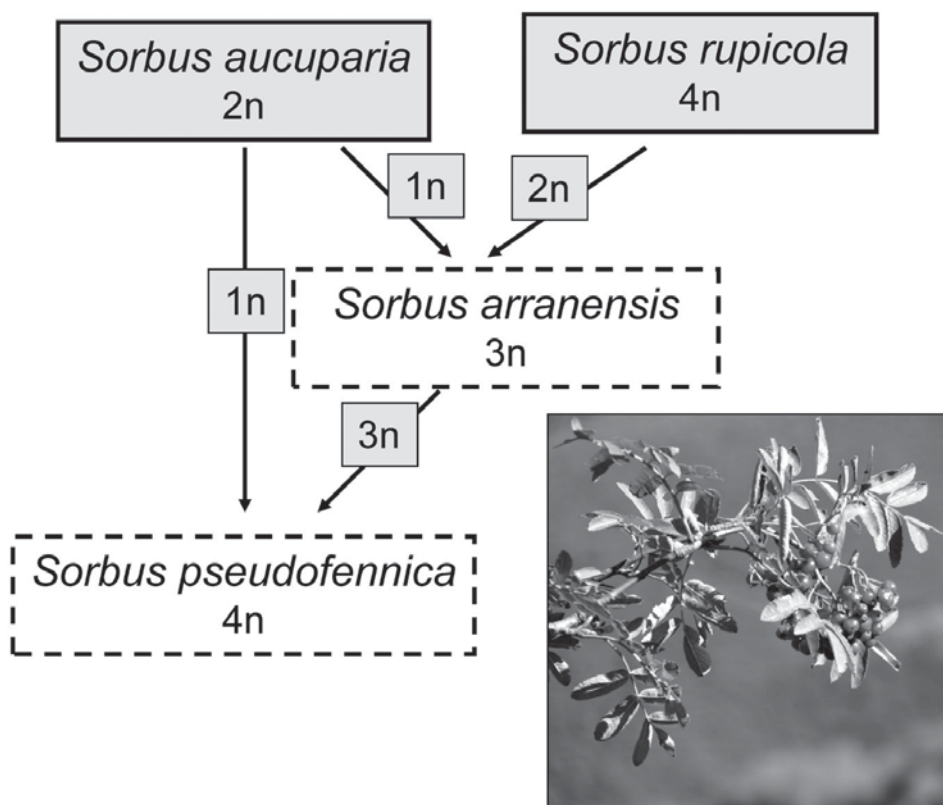


Figura 5.2. Reproducción de los serbales (*Sorbus* sp.) en la isla de Arran (Escocia). Estas plantas se reproducen entre sí formando complejos agámicos en los que no es fácil diferenciar a las especies como entidades aisladas.

complejos por la profusión de interacciones reproductivas entre sus especies (cuadro 5.1).

Otra forma de aproximarnos al concepto de especie es a través de su interpretación histórica. Nada nuevo si pensamos que la biología, por efecto de la teoría de la evolución, está muy acostumbrada a diseñar sus hipótesis mediante reconstrucciones históricas (Mayr 1997). Por ejemplo, *el concepto evolutivo de especie* acuñado por el paleontólogo George Simpson (1961) las visualiza como linajes, grupos de organismos, que mantienen su identidad a lo largo del tiempo y que afrontan como tales los retos del escenario evolutivo en el que les ha tocado vivir. Suele considerarse una visión histórica del concepto de especie Biológica (Coyne y Orr 2004).

Cuadro 5.1. Complejos agámicos en plantas y otros organismos de reproducción compleja.

Hay organismos que no pueden ser ordenados en entidades aisladas reproductivamente como propone el *concepto biológico de especie*. Presentan diferentes formas de reproducción uniparental (auto-fecundación o *autogamia*, producción asexual de semillas y huevos o *apomixis*...) y pueden dar formas híbridas por retro-cruzamiento con las especies parentales. Este es el caso de los serbales europeos (*G. Sorbus*) donde se han descrito más de 70 formas híbridas procedentes de 18 “especies verdaderas”. Por ejemplo, los serbales de la pequeña isla escocesa de Arran han dado lugar a dos *complejos agámicos* endémicos (figura 5.2). El primero, *Sorbus arranensis*, es un triploide ($3n$ cromosomas) resultante de la hibridación entre las hembras de *Sorbus aucuparia* ($2n$; produce gametos con $1n$ cromosomas) con los machos de *Sorbus rupicola* ($4n$; gametos con $2n$ cromosomas). El segundo es *Sorbus pseudofennica* ($4n$ cromosomas), resultante de la hibridación entre los machos de *Sorbus aucuparia* (gametos con $1n$ cromosomas) y las hembras de *Sorbus arranensis* que, al presentar una reproducción apomítica dan lugar a gametos con $3n$ cromosomas. Además, estas formas pueden cruzarse sexualmente con *Sorbus aucuparia* contribuyendo a generar un reticulado de especies por el que fluye una misma información genética (Ennos *et al.* 2005). Parece lógico, por lo tanto, que la conservación de estos organismos pase por respetar este proceso y no por aislar y proteger a las entidades mejor delimitadas y/o reconocidas legalmente en los catálogos de especies. Cosas parecidas pasan en otros géneros de plantas (*Rubus*, *Crataegus*, *Taraxacum*, *Alchemilla*, *Cochlearia*, *Epipactis*, *Euphrasia*, *Hieraceum*, *Limonium*...), animales (*Acropora*, *Dugesia*, *Daphnia*, *Otiorhynchus*, *Poeciliopsis*, *Heteronotia*...) y organismos procariotas (Coyne y Orr 2004).

Diferenciación y convergencia

Los mecanismos de diferenciación que conducen a la formación de especies varían según las circunstancias y las características de los organismos considerados. Por ejemplo, Ernst Mayr (1942) resaltó el gran papel de la separación geográfica de las poblaciones en este proceso de aislamiento. Esta *especiación alopátrica* resulta del aislamiento de las poblaciones por barreras geográficas, de los efectos de la *deriva genética* (selección al azar de un parte de la información genética de la población originaria) y de su adaptación a las particularidades ambientales de cada zona. Pero puede darse también una *especiación simpátrica* cuando, por ejemplo, los individuos de una especie parásita se especializan en la explotación de diferentes hospedadores en un mismo territorio. Además, como defendía el botánico George L. Stebbins (1950), muchas especies de plantas surgen al combinarse gametos con un desigual número de cromosomas (cuadro 5.1).

Un aspecto menos popular del proceso de especiación es su carácter reversible. Es decir, la posibilidad de que poblaciones previamente diferenciadas se crucen dando formas híbridas. Esto ocurre cuando el hombre facilita su contacto (introducción de especies, destrucción de barreras, etc.) y fallan los otros *mecanismos de aislamiento reproductor*. Es decir, el conjunto de procesos que habitualmente impiden que dos especies diferentes compartan su acervo genético (por ejemplo, los diferentes cortejos, las dificultades mecánicas de fecundación, los desajustes mortales en el desarrollo de los gametos, la inviabilidad o esterilidad de los híbridos, etc.). De hecho, la hibridación es considerada, además de un impedimento para constituir especies bien adaptadas al ambiente, una forma de empobrecimiento en la medida que tiende a reducir el número de grupos diferenciados (capítulo 14). Pero ha de aceptarse también que es un mecanismo más de especiación capaz de producir nuevas formas tan bien adaptadas como sus predecesoras (tabla 5.1) o, por lo menos, capaces de generar nuevos individuos con los que intentar la ocupación de nuevos escenarios ambientales (Seehausen 2004). Se sabe que estos procesos son relativamente frecuentes aunque se desconozca su verdadera importancia por la dificultad de detectarlos. Es habitual que su diferenciación

Tabla 5.1. Eficacia biológica de los híbridos entre especies animales de diferentes géneros (según Arnold y Hodges 1995).

Géneros de las especies hibridadas	Rasgo evaluado	Eficacia biológica (n: número del experimento)
<i>Colaptes</i> (ave)	Tamaño de puesta	1: Similar
<i>Geospiza</i> (ave)	Supervivencia	1: Mayor, 2: Mayor, 3: Mayor, 4: Mayor
<i>Sceloporus</i> (lagarto)	Fecundidad de las hembras	1: Similar, 2: Similar, 3: Similar, 4: Menor
<i>Hyla</i> (rana)	Estabilidad en el desarrollo	1: Similar, 2: Similar, 3: Similar
<i>Bombina</i> (anfibio)	Viabilidad	1: Menor, 2: Similar
<i>Notropis</i> (pez óseo)	Supervivencia	1: Menor
<i>Gasterosteus</i> (pez óseo)	Eficacia trófica	1: Similar
<i>Gambusia</i> (pez óseo)	Desarrollo	1: Mayor, 2: Similar
<i>Allonemobius</i> (grillo)	Supervivencia	1: Similar
<i>Apis</i> (abeja)	Eficacia metabólica	1: Menor, 2: Menor
<i>Mercenaria</i> (almeja)	Supervivencia	1: Menor, 2: Similar

no sea morfológica sino que se necesite el concurso de técnicas moleculares o citogenéticas. Jerry Coyne y Allen Orr (2004) constatan que la hibridación conocida oscila entre el 6 y el 16% de los géneros de plantas actuales y que el 9% de las especies de aves presentan alguna evidencia de haberse cruzado entre sí.

En realidad, hoy se admite que las especies son linajes, poblaciones de seres unidos en el tiempo a través de la reproducción, que tienen cierta capacidad para retener en exclusiva una determinada dotación genética. Por eso, parece razonable que nos preocupemos más de conservar los grupos de organismos con todas sus particularidades (incluida su incapacidad para aislarse reproductivamente...) que de revolvemos en la idea de si estamos conservando “especies verdaderas” o no.

Importancia conservacionista de la singularidad filogenética

Si interpretamos la evolución de las especies como un proceso de ramificación de linajes, podemos considerar que la actual riqueza de especies es una simple continuación de la variedad de organismos existentes en el pasado. Desde esta perspectiva filogenética (cuadro 5.2), no es difícil detectar el contraste entre las frondas de los grupos más diversificados y las ramitas de aquellos taxones que han llegado hasta nuestros días pobremente representados: mientras los coleópteros suman cientos de miles de especies, los sarcopterigios, el grupo de peces que dio lugar a los primeros anfibios, cuentan con los celacantos (*Latimeria chalumnae* y *Latimeria menadoensis*; figura 7.7), dos fósiles vivientes que todavía sobreviven en el Océano Índico.

La *singularidad filogenética* ilustra la distancia que media entre un taxón y el resto de entidades con las que le comparemos (Mace *et al.* 2003). Se trata de un concepto básico a la hora de valorar el interés conservacionista de las especies pues, en última instancia, refleja su peculiar historia evolutiva y la originalidad de sus rasgos (figura 5.3). Por ejemplo, no es difícil aceptar que es igual de grave la extinción planetaria de leopardos (*Panthera pardus*) y avestruces (*Struthio camelus*). Pero mientras que los primeros son miembros de un grupo (el orden Carnivora) que cuenta con más de 250 especies, las segundas son las únicas representantes del orden Struthioniformes. Desde una perspectiva filogenética, la pérdida del “modelo avestruz” es más grave que la del “modelo leopardo”, que quedará representado por leones, tigres, jaguares y ocelotes. Estos planteamientos suelen ignorarse en la legislación conservacionista y en las listas rojas de las especies amenazadas, donde se anula la idea de su singularidad frente al peso de la abundancia y la distribución (cuadro 3.1). Por eso, parodiando el célebre letrero de los cerdos orwellianos, podemos reclamar aquí los privilegios filogenéticos de ciertas especies exclamando: “¡Todas las especies son iguales, pero unas son más iguales que otras!”

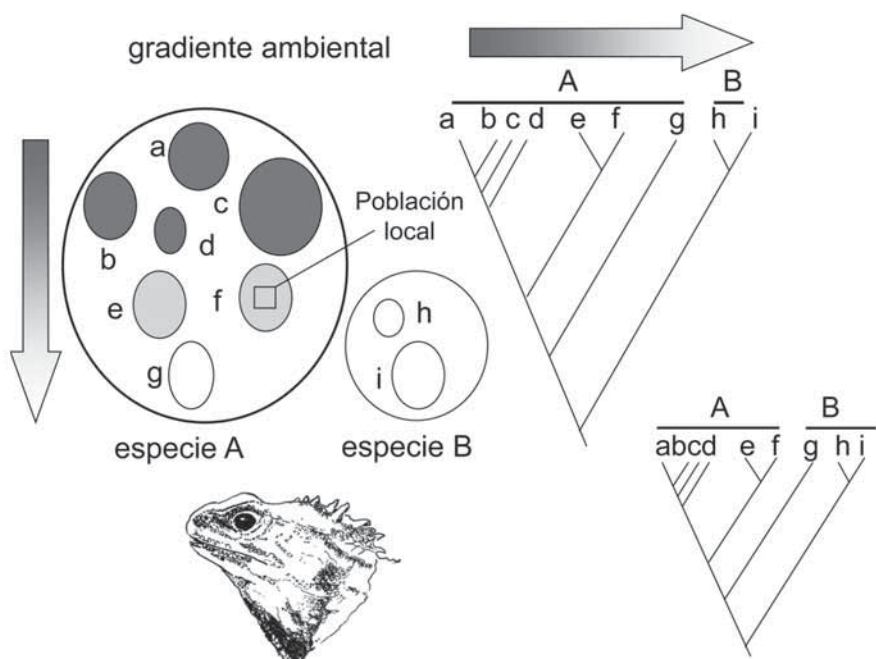


Figura 5.3. Relaciones filogenéticas entre poblaciones y especies. Representación de la estructura poblacional de dos especies emparentadas (A y B) y sus relaciones filogenéticas. El tamaño de las elipses representa el número de individuos de cada población y el color las clasifica en *subespecies*. El vector marca un hipotético gradiente ambiental al que se han adaptado sus poblaciones y el dendrograma pequeño representa una hipótesis alternativa sobre su organización en especies. Se representa un tuátara, *Sphenodon punctatus*, especie endémica de Nueva Zelanda objeto de estudios filogenéticos para determinar el estado de conservación de sus poblaciones (ver texto).

Cuadro 5.2. Filogenia y conservación.

Una especie se compone de una serie de *poblaciones* de diferente tamaño adaptadas a las particulares circunstancias de los gradientes ambientales del área que ocupa (figura 5.3). Estas poblaciones funcionan como unidades independientes. Es decir, presentan tendencias autónomas en la evolución de su tamaño y composición por sexos o edades aunque puedan intercambiar individuos de vez en cuando. Por ejemplo, la especie A de la figura 5.3 está dividida en tres grupos de poblaciones caracterizadas por sus peculiaridades morfológicas, ecológicas, genéticas, etc. resultantes de su particular historia evolutiva (*subespecies*). La diferenciación en dos grupos próximos (*a-d* y *e-f*) pudiera deberse a una segregación reciente mientras que otro (*g*) representaría una línea separada hace más tiempo. Pero esta interpretación pudiera ser rebatida por otros investigadores. Un taxónomo pudiera considerar que la población *g* conforma una especie independiente de A y B; o que debiera incluirse en la especie B según su particular conocimiento e interpretación de las relaciones entre las poblaciones (ver el agrupamiento alternativo en el árbol filogenético complementario). La especie B cuenta con dos poblaciones indiferenciadas que varían en tamaño. Desde una pers-

pectiva conservacionista, está más amenazada que la especie *A* por contar con menos poblaciones y efectivos. De hecho, la población *h* es la población más pequeña de la especie más escasa. Sería, por lo tanto, la acreedora de mayor protección en términos de abundancia. Un análisis del interés conservacionista de las poblaciones de la especie *A* refleja, sin embargo, una situación algo diferente al no ser la pequeña población *d* la acreedora de más atención. Su pérdida sería menos grave al quedar representada por otras poblaciones similares (*a*, *b* y *c*) desde las que se pudieran obtener individuos con los que ensayar una reintroducción. La desaparición de *g* supondría un empobrecimiento irreversible de la variabilidad intra-específica de dicha especie, dada su gran singularidad filogenética.

La Taxonomía aplicada a la conservación

Por lo ya indicado, parece lógico considerar que la Taxonomía es una disciplina clave en la gestión de la biodiversidad. Tradicionalmente encargada de identificar la variedad de organismos presentes en nuestro planeta (capítulo 4), carga hoy con la responsabilidad añadida de delimitar las unidades sobre las que conservar la variabilidad inter e intra-específica. Por eso, las vicisitudes asociadas a la descripción de la diversidad orgánica han dejado de ser una actividad puramente académica. Hoy los taxónomos contribuyen a definir el apremio conservacionista de las poblaciones de especies y, en última instancia, la adscripción de recursos para su protección. Por ejemplo, es famoso el caso del tuátara (*Sphenodon punctatus*), único representante de un antiguo grupo de reptiles (orden Rhynchocephalia) que sobrevive en los islotes costeros de Nueva Zelanda (figura 5.3). Aunque sus poblaciones fueron mermadas por las ratas introducidas por el hombre, no estaba considerada como una especie en trance de desaparecer. Sin embargo, un estudio taxonómico basado en datos morfológicos y moleculares descubrió tres poblaciones diferenciadas. Dos de ellas fueron consideradas subespecies del tuátara ya conocido (*Sphenodon punctatus punctatus* y *Sphenodon punctatus western*), pero en una pequeña isla se descubrió un reducido grupo de individuos tan diferentes que se les adscribió a una nueva especie (*Sphenodon gunteri*). Se encontraba en situación crítica y no recibía ningún tipo de atención conservacionista al ser confundida con la especie más abundante y extendida.

Un caso contrario es el del leopardo del Atlas (*Panthera pardus panthera*) y el puma de Florida (*Felis concolor coryi*). Ambos han sido considerados subespecie bien diferenciadas en grave riesgo de extinción. Pero diferentes revisiones taxonómicas mantienen que se tratan de poblaciones indiferenciables del resto de las africanas o norteamericanas. Esto tiene dos implicaciones prácticas inmediatas. La primera es que, de aceptarse tales planteamientos taxonómicos, ya no son

entidades tan singulares y escasas que han de conservarse de forma prioritaria. La segunda es que abre la posibilidad de reforzar sus efectivos con la introducción de individuos procedentes de otras poblaciones (capítulo 19) algo que, de ser formas diferenciadas, se hubiera considerado una agresión a su identidad genética.

Aproximación práctica

La caracterización e interpretación de la singularidad filogenética está sujeta a las incertidumbres y debates propios del quehacer científico. Las poblaciones objeto de estudio pueden coincidir o no con una determinada visión de la organización de las especies (especie biológica, evolutiva, etc.) y su diferenciación o parecido suele abordarse integrando información dispar (morfología, biogeografía, genética, etc.). Hay, además, modas cíclicas en las que nuevas metodologías vaticinan su capacidad para clasificar la diversidad taxonómica del mundo vivo de una forma aséptica, exacta y universal. Ocurrió en los años 60 con la *taxonomía numérica* (diferenciación de las especies mediante rasgos medibles que son tratados estadísticamente) y ocurre hoy con la *taxonomía molecular* (recordemos el código de barras; cuadro 4.3). Pero la clasificación de las especies es un asunto complejo que exige la integración de datos variados y complementarios para llegar a una propuesta formal de las relaciones filogenéticas entre los grupos estudiados. Integración que, según los particulares criterios de cada taxónomo o de las diferentes escuelas filogenéticas, pueden llevar a conclusiones diferentes. Por eso, hay que evitar que las dudas resultantes de un debate estrictamente académico puedan bloquear decisiones de las que dependa la supervivencia de las poblaciones afectadas. Debiera primar el pragmatismo. Por ejemplo, el Comité Canadiense para el Estatus de la Fauna recomienda seguir el siguiente protocolo (Green 2005):

- a) Se realiza un examen preliminar de cada especie para ver si, de acuerdo con la información disponible, se compone de una serie de poblaciones con rasgos diferenciales en su identidad taxonómica y estatus numérico. En tal caso, pasamos al punto siguiente.
- b) Se comprueba si la división de la especie en unidades de gestión diferenciadas no atiende a criterios puramente administrativos o políticos sino a los patrones naturales resultantes de su particular historia evolutiva. De darse tal condición, se aplicarán cualquiera de los siguientes criterios para discriminar su interés conservacionista: i) Las poblaciones están adscritas a diferentes *subespecies* aceptadas por la comunidad científica; ii) existe alguna información relevante sobre diferencias morfológicas y genéticas entre poblaciones; iii) hay poblaciones aisladas y marginales con respecto al grueso de la especie que pudieran estar sujetas a procesos de *especiación alopátrica*; y

- iv) hay poblaciones en diferentes regiones biogeográficas donde pudieran haberse adaptado a las peculiares condiciones de tales ambientes.
- c) Si tras el análisis propugnado en B no se evidencia la presencia de entidades diferenciadas, deberemos considerar a la especie como una sola unidad de gestión.

Gestión de poblaciones

Como las especies están conformadas por una o varias poblaciones de individuos (cuadro 5.4), podemos hablar de su *riqueza poblacional*, un rasgo que define su estructura (Luck *et al.* 2003). Desde una perspectiva conservacionista, estas poblaciones son las unidades básicas de gestión en la medida en que representan las menores entidades en las que podemos compartimentar los linajes evolutivos. Y nuestro objetivo será, por lo tanto, gestionarlas aplicando el bagaje conceptual y metodológico acumulado por la Biología dentro de las limitaciones impuestas por el trasfondo ambiental y socioeconómico en el que trabajemos (figura 1.2).

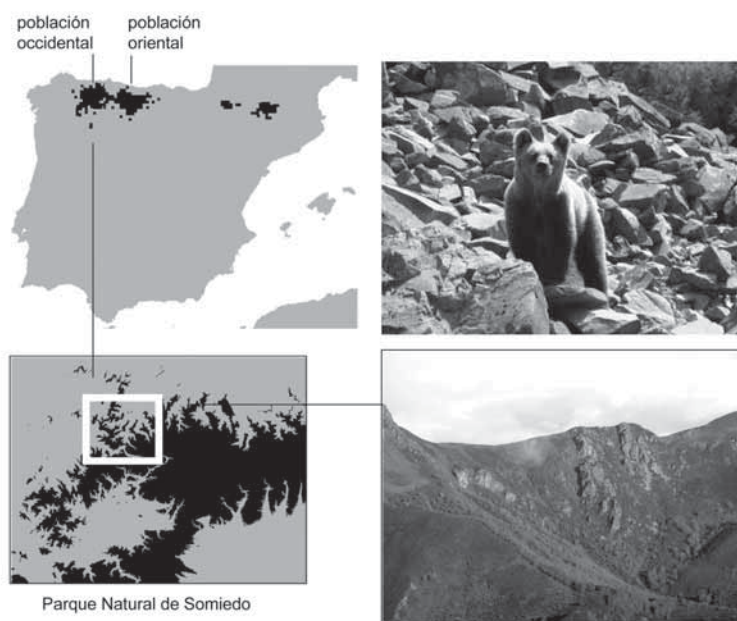


Figura 5.4. Distribución del oso pardo (*Ursus arctos*) en la península Ibérica. Esta población ocupa los Pirineos y la Cordillera Cantábrica en el norte de España. En la Cordillera Cantábrica su población se subdivide en dos núcleos (el oriental y el occidental) pobremente conectados. En cada uno de estos núcleos, los osos han quedado relegados a los lugares más abruptos e inaccesibles (detalle de la topografía y cubierta vegetal del Parque Natural de Somiedo, un reducto clave para la supervivencia de la especie).

Con tal objeto, y en primer lugar, de acuerdo con lo comentado en el apartado anterior, analizaremos a qué *subespecie* se adscribe nuestra población (figura 5.3). Recordemos que las poblaciones se agrupan en subespecies que ocupan una determinada área geográfica y presentan unos rasgos comunes que las diferencian de otros grupos de poblaciones similares (Mayr 1969). Corresponden, de hecho, a un estado intermedio en el proceso de *especiación* y han sido siempre reconocidas y clasificadas como tales por el sistema linneano (por ejemplo, *Cervus elaphus hispanicus*; figura 5.1). El interés por evaluar esta organización interna de las especies en el ámbito de la conservación se acentuó de la mano de los taxónomos moleculares hace dos décadas (Ryder 1986). Surgieron así nuevos términos (como las *unidades evolutivas significativas*, UES) para definir aquellas poblaciones que, dada su *singularidad filogenética*, se hacían acreedoras de una atención individualizada (Moritz 1994, Crandall *et al.* 2000). Pero no conviene enredarse en jergas especializadas dado que subespecie y UES son conceptos similares por referirse al mismo tipo de entidad biológica (Cronin 2006).

En segundo lugar, es importante delimitar con claridad la distribución espacial de la población objeto de nuestro trabajo conservacionista. Recordemos que una *población* es un grupo de individuos de una especie que ocupan un lugar determinado y que puede estructurarse, a su vez, en subpoblaciones o *poblaciones locales* (figura 5.1; Cronin 2006). Por ejemplo, la población de osos pardos de la península Ibérica (anteriormente adscritos a la subespecie *Ursus arctos pyrenaicus*) constituye una de las muchas ramas en las que se estructura este mamífero ampliamente distribuido por Eurasia y Norteamérica. En la península forma sendas poblaciones acantonadas en los Pirineos y en la Cordillera Cantábrica y, dentro de estas montañas, los osos se subdividen en la población del núcleo oriental y la del occidental. A su vez, en el núcleo occidental podemos hablar de las poblaciones locales de Somiedo, Degaña, etc., localidades en cuyos montes sobrevive este plantígrado (figura 5.4). Todas ellas se ajustan al concepto de *población* (grupo de individuos que ocupan un lugar determinado), una entidad que no presupone un tamaño mínimo ni unos límites claros y que, por lo tanto, puede ser analizada a muchas escalas. En unos casos, cuando trabajemos con una población aislada, hablaremos de una *población cerrada*. Suele ser fácil de identificar cuando ocupa una cordillera incomunicada (por ejemplo, la población cantábrica occidental de osos pardos; figura 5.4), una isla o una reserva rodeada de terreno alterado. En otros, la población ocupará sectores embebidos en un territorio por donde se moverán individuos procedentes de diferentes sectores (*población abierta*). En este contexto, es posible que aparezcan grupos de poblaciones (*metapoblaciones*) relacionadas entre sí por el intercambio regular de individuos (Hanski y Gilpin 1997).

La delimitación espacial de las poblaciones es clave desde una perspectiva conservacionista y tendrá consecuencias directas sobre la eficacia de nuestro

trabajo. Después de todo, nuestras medidas solo afectarán a la porción de la población controlada. Al trabajar con *poblaciones abiertas*, los movimientos de individuos entre el área gestionada y los sectores no manejados impedirán que tengamos una idea clara de los resultados de nuestro trabajo, pues es fácil que se diluyan en un entorno agresivo sin resultados reseñables. Y seremos tanto más ineficaces cuanto menor sea el porcentaje de la población objeto de nuestros cuidados. Por eso, hemos de intentar que nuestras unidades de gestión estén formadas por poblaciones bien delimitadas espacialmente y que respondan como una unidad demográfica bien cohesionada a nuestras intervenciones. Esto no siempre es posible pues, frecuentemente, el *territorio* gestionado se delimita en función de criterios administrativos y no ambientales (capítulo 10).

Capítulo 6. Las especies y su ambiente

*A esta hora los animales se refugian en la sombra de los árboles.
Aunque es cierto que las manadas de búfalos no tienen donde esconderse.
Son demasiado grandes y numerosos.*
Ryszard Kapuściński (1998). Ébano.
Anagrama, Barcelona

Introducción

Los búfalos que observaba Ryszard Kapuściński tenían dificultades para sortear bajo las acacias el calor del mediodía. Su gran tamaño les impedía gestionar bien el uso de la sombra para protegerse del calor, algo en lo que son maestros los pequeños lagartos del género *Agama* con los que comparten la sabana. Cada cual es como es y ese lastre constitutivo, resultado de su particular historia evolutiva, condiciona la vida de los organismos. ¿Qué puede hacer un búfalo que no sea comer hierba y escapar de los leones? Por esta razón, el encaje de las especies en los sistemas ecológicos parece estar predeterminado.

Nada de lo dicho ignora que los individuos pueden presentar cierta *plasticidad fenotípica* o posibilidad de moldear los rasgos de un mismo genotipo de acuerdo con las condiciones del ambiente, que las poblaciones suelen evolucionar adaptándose a las circunstancias de cada momento y que dichos cambios pueden ser rápidos en determinados organismos. Pero, en la mayoría de los casos, estas estrategias son insuficientes o demasiado lentas por lo que las interacciones entre las especies y el ambiente suelen ser muy predecibles. Este es un aspecto clave en el diagnóstico de los problemas de conservación pues nos permite investigar sobre los factores que condicionan la vida de las especies y predecir el impacto de nuestras actividades. Pero, para articular correctamente nuestras hipótesis sobre la forma de conservarlos mediante la gestión de su ambiente, deberemos abordar antes algunos conceptos importantes.

Concepto de nicho

Comencemos por referirnos al *nicho* de las especies, un nombre que sugiere el lugar o cubículo donde se las sitúa en el gran entramado de la vida. Pero no se

trata aquí de ordenarlas desde una perspectiva taxonómica como vimos en los capítulos anteriores, sino de ubicarlas en un contexto ecológico. Sin embargo, resulta frustrante constatar que hay dos tradiciones diferentes en la interpretación del nicho y que ambas son importantes (Soberón 2007). Para unos, el nicho es el rol, el papel que desempeña cada especie en los sistemas ecológicos donde se integra. Esta interpretación, planteada por Charles Elton en su famosa obra “Animal Ecology” (1927; se habla del *nicho eltoniano*), se refiere a su papel en las cadenas tróficas o en los ciclos de nutrientes.

Otros investigadores usan la aproximación del ornitólogo Joseph Grinnell (1917; *nicho grinnelliano*), quien consideró que el nicho es el conjunto de interacciones ambientales que afectan a cada especie. Es decir, si la *aproximación eltoniana* se centra en la relevancia funcional de las especies, la *aproximación grinnelliana* sirve para describir el impacto de los cambios ambientales sobre sus poblaciones. Esta última visión, donde las especies desempeñan un papel relativamente pasivo frente a los factores externos que las afectan, es la base conceptual de cualquier aproximación dirigida a conservarlas a través del manejo del ambiente. Desde esta perspectiva, cada especie tendrá un nicho definido por una particular combinación de variables ambientales (figura 6.1).

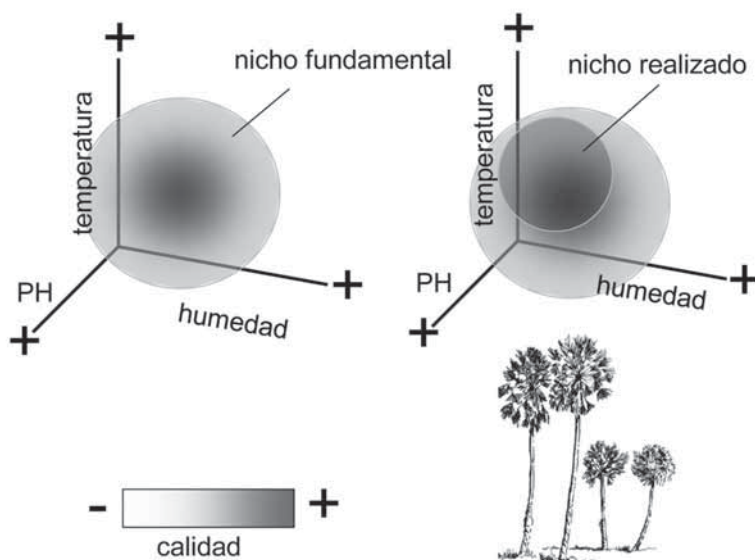


Figura 6.1. Concepto de nicho grinnelliano. El nicho se ubica dentro de los intervalos tolerables de las variables ambientales que afectan a cada especie. Por ejemplo, el nicho de una planta puede representarse por un espacio definido por la acidez del suelo (ph 5-6), la humedad ambiental (60-90%) o la temperatura media (12-25°C). Estas variables abióticas definen el *nicho fundamental*, pero la incidencia de los herbívoros (interacción biológica) puede restringirla, por ejemplo, a un espacio más reducido (el *nicho realizado*). Se representa un grupo de palmeras carnaba (*Copernicia* sp.), típicas de las sabanas sudamericanas.

El nicho como un hiperespacio

En 1957, el ecólogo George Evelyn Hutchinson modernizó el concepto de nicho grinnelliano al considerar que se podía definir como el conjunto de múltiples variables que definen el “*hiperespacio*” ocupado por cada especie (dos variables definen un plano, tres variables un espacio; más de tres un hiperespacio...). Esta interpretación del nicho, donde el éxito de la especie (y_i , medido a través de su abundancia, éxito reproductivo u otro rasgo de sus poblaciones) depende de un conjunto de x_i variables (alimento, depredadores, clima, etc.), puede representarse mediante una función del tipo

$$y_i = f(x_1, x_2, x_3, \dots, x_i \dots x_n); x_i \in (x_a, x_b) \tag{6.1}$$

Es decir, mediante una relación que nos informa sobre los cambios experimentados por la especie al hacerlo las variables que la afectan dentro de un intervalo dado (a - b ; la especie no podría vivir fuera del intervalo). La popularización de las computadoras en los años 70-80, con la consiguiente facilidad para utilizar técnicas de análisis multivariante, favoreció esta aproximación al nicho que, como veremos más adelante (capítulo 13), constituye el núcleo conceptual de las técnicas analíticas utilizadas en el estudio y conservación del *hábitat* de las especies.

Además de aportar esta singular visión del nicho, Hutchinson lo subdividió en *nicho fundamental* y *nicho realizado* (figura 6.1). El primero se refiere al conjunto de condiciones abióticas (humedad, temperatura, insolación, granulometría o estructura lítica del sustrato, etc.) que definen el espacio ecológico donde podría desenvolverse cada especie. Y, el segundo, describe una parte más reducida de ese hiperespacio al que la especie es relegada por las interacciones con otras formas de vida. Por ejemplo, un exceso de competencia puede impedir la presencia de una especie en un territorio donde las condiciones abióticas le son propicias.

Tabla 6.1. Factores determinantes de la distribución de las especies. Se resume el resultado de una revisión de estudios en los que se ha analizado el efecto de factores abióticos (sobre todo clima) y bióticos (competición, depredación, parasitismo...) como determinantes de los límites en la distribución geográfica de las especies (Sexton et al. 2009).

Limitaciones	Hay evidencias	Evidencias parciales	No hay evidencias	Número de estudios
Abióticas (A)	112	17	17	146
Bióticas (B)	31	8	12	51

Concepto de hábitat

Pese a la relevancia básica y aplicada del hábitat, incluso su popularidad en ambientes alejados de la Biología, nos encontramos nuevamente ante un concepto ambiguo (Hall *et al.* 1997). También aquí podemos hablar de dos aproximaciones diferentes e importantes que llamaremos tipológica y específica. En la *aproximación tipológica* se usa el hábitat para definir los tipos de vegetación o sustratos acuáticos o líticos ocupados por un determinado grupo de especies (Morrison *et al.* 1998). Por ejemplo, la Directiva Hábitats de la Unión Europea (Directiva 92/43/CEE relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres) los describe “como zonas terrestres o acuáticas diferenciadas por sus características geográficas, abióticas y bióticas, tanto si son enteramente naturales como semi-naturales”. Es decir, se refiere por ejemplo a los hayedos ubicados sobre suelos ácidos o básicos, a los brezales o a las praderas de *Posidonia oceanica*. Desde esta aproximación, útil para inventariar y conservar los retazos más singulares o amenazados de un territorio, el hábitat es visto como un espacio ocupado por una *comunidad de especies* que le son exclusivas o que están parcialmente compartidas con otros retazos de terreno de características diferentes.

En otros casos, se considera que el hábitat es un rasgo asociado a cada especie ligado al concepto de *nicho grinnelliano*. Se define como el espacio donde se dan las condiciones ambientales que propician su mantenimiento permanente o temporal (Morrison 2002). Siguiendo el estudio de James *et al.* (1984) sobre el zorzal manchado (*Hylocichla mustelina*), pudiéramos decir que, bajo condiciones normales (no hay impedimentos para su dispersión), las especies ocuparán el espacio donde concurren las condiciones que delimitan su nicho grinnelliano. Estas se distribuirán de forma desigual entre los “retazos de vegetación o tipos de sustrato” propuestos por la visión tipológica (figura 6.2).

Por tanto, hablaremos de la “*selección de hábitat*” de las especies al referirnos al uso diferencial de los hábitats tipológicos en los que viven (la mariposa *Melitaea diamina* prefiere los herbazales húmedos frente a los bosques, el alcornoque *Quercus suber* prefiere los sustratos ácidos frente a los básicos...). Sin embargo, dado que las especies ignoran nuestra clasificación de la variedad ambiental, es razonable recordar permanentemente que su hábitat será el espacio donde se combinan las variables que las afectan dentro de aquellos rangos de variación que les son tolerables (figura 6.2).

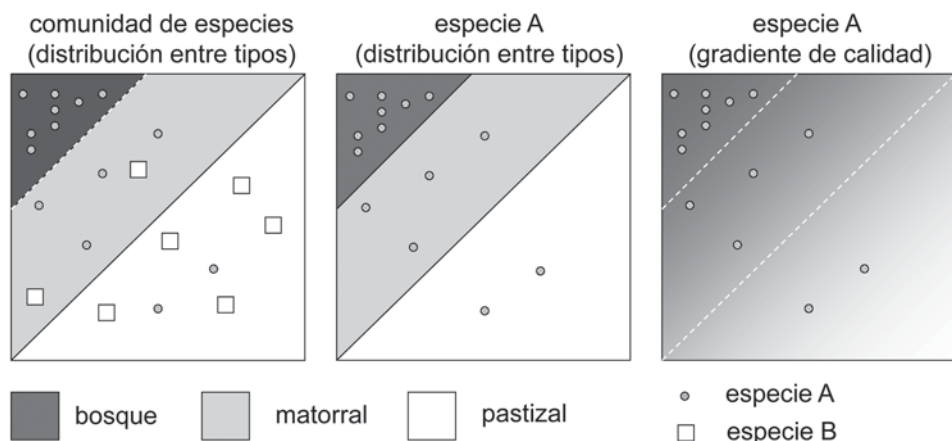


Figura 6.2. *Conceptos de hábitat.* *Izquierda.* Desde una perspectiva tipológica, el hábitat suele referirse a una clase de vegetación o sustrato (bosques, matorrales, etc.) que alberga una determinada comunidad de especies. Los puntos y cuadrados representan los individuos de la especie A y B. *Centro.* Desde una perspectiva específica, el hábitat viene definido por el uso diferencial de varios tipos de sustratos. Por ejemplo, la especie A se caracteriza por el uso acentuado del bosque y la utilización decreciente de los matorrales y pastos (la especie B tiene un patrón inverso). *Derecha.* En cualquier caso, las especies no siempre siguen nuestra clasificación del territorio en tipos de vegetación o sustrato sino que responden a los gradientes definidos por los factores que configuran su nicho.

Calidad de hábitat

Dado que las condiciones ambientales suelen variar a lo largo del espacio (hay lugares mejores y peores) o del tiempo (hay periodos mejores y peores), no todos los sectores ocupados por una especie presentan características similares. Cambia así la *calidad del hábitat*, entendida como el grado de adecuación de las condiciones ambientales a las necesidades de cada organismo. De esta forma, las especies presentarán una determinada *amplitud de hábitat*, entendida como su capacidad para ocupar gradientes ambientales más o menos amplios (esto las divide, respectivamente, en *especies eurioicas* y *estenoicas*). Esta amplitud es un rasgo relativo que ha de evaluarse en un contexto ambiental de referencia: ciertas especies pueden ser eurioicas (o generalistas) en una zona donde casi todas las condiciones les sean propicias y estenoicas (o especializadas) en otra donde apenas encuentren algún enclave favorable. Desde esta interpretación de la distribución de las especies, John Brown (1984) propuso que los organismos más eurioicos serán los que tengan áreas de distribución más amplias por acomodarse a un mayor número de condiciones ambientales (figura 6.3). Esta hipótesis básica, no siempre apoyada por una realidad más compleja, es una interesante línea de aproximación a las relaciones entre distribución y abundancia en el estudio de la

vulnerabilidad de las especies (cuadro 3.1): las más generalistas estarán en mejores condiciones de encajar las perturbaciones humanas que las más especializadas que, por estar concentradas en sectores restringidos, correrán mayor riesgo de desaparición si son alterados.

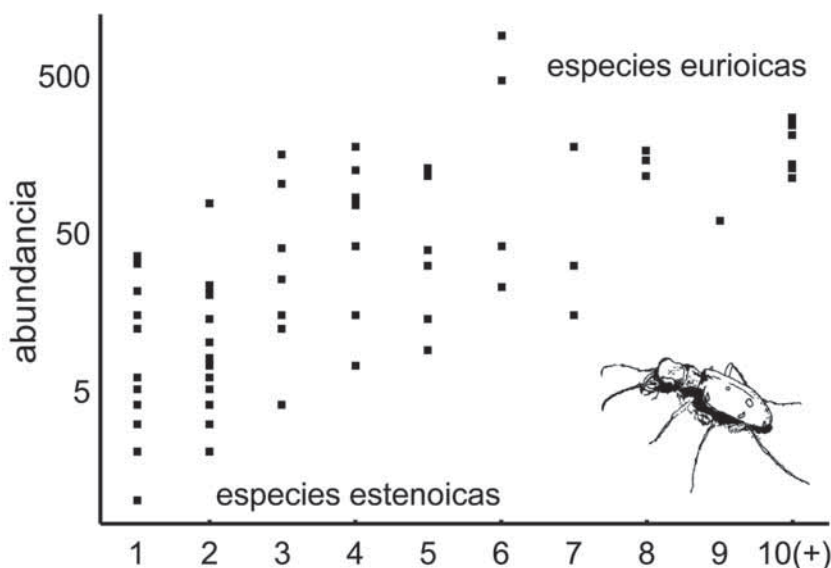


Figura 6.3. *Amplitud de hábitat y abundancia.* Relación entre la amplitud de hábitat y la abundancia de 89 especies de carábidos (familia Carabidae, orden Coleoptera) en los Picos de Europa (España). La gráfica refleja el número de capturas totales por especie (un índice de la abundancia regional) resultantes de un muestreo realizado en 22 localidades que representan otras tantas circunstancias ambientales del área de estudio. Las *especies estenoicas*, con menor amplitud de hábitat, fueron más escasas que las *eurioicas*. Se representa una cicindela común o campestre, *Cicindela campestris*, especie detectada en solo dos localidades (basado en Gutiérrez *et al.* 2004).

Para definir la *calidad del hábitat* de un lugar dado es útil disponer de algún índice que describa su adecuación para la especie estudiada. Con tal objeto se suele recurrir a la *capacidad de carga* (k) o a la *tasa de incremento de la población* (r) en el hábitat en cuestión (Lawton 1993). La primera es la cantidad máxima de individuos que puede mantenerse indefinidamente en un sector determinado y la segunda refleja la producción de individuos por unidad de tiempo (figura 12.2). Los valores de k - r variarán según sustratos o gradientes ambientales, siendo mayores donde la calidad del hábitat es mejor (las poblaciones son más abundantes y crecen más rápidamente en un entorno favorable) y menores en cuanto peores sean las condiciones (figura 6.4). El uso de k y r puede parecer algo abstracto. ¿Por qué no utilizar la abundancia, condición física, éxito reproductor u otro rasgo medible sobre las poblaciones? Sin embargo, el uso de estos parámetros tiene un

gran interés conceptual porque nos permite especular con la potencialidad de un lugar dado para albergar individuos de una especie inexistente y para la que nunca podríamos calcular esos parámetros “directos”. Es decir, nos abre la posibilidad de manejar el concepto de *hábitat potencial*. Este es un requisito básico para abordar aquellos proyectos de restauración que impliquen la reintroducción de ciertos organismos en lugares que los han perdido o el estudio de las vías de penetración de las especies invasoras (capítulos 18 y 19).

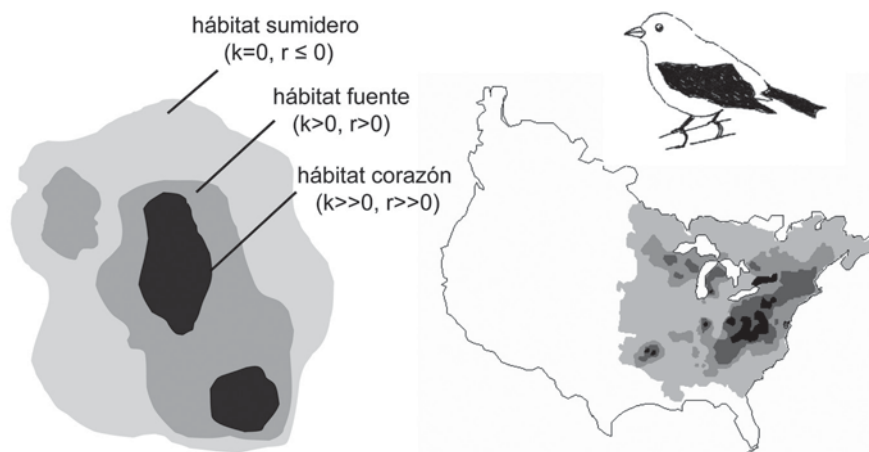


Figura 6.4. Distribución de la calidad del hábitat. Izquierda. Esquema que representa la distribución espacial del *hábitat potencial* en un territorio dado. Derecha. Distribución de la tanager escarlata (*Piranga olivacea*) en Norteamérica (según el North American Breeding Bird Survey <http://www.mbr.nbs.gov/bbs/bbs.htm>) donde pueden detectarse los gradientes de calidad del hábitat a través de su abundancia.

Cambios espaciales

Las especies son más abundantes en aquellos lugares que mejor se ajustan a sus requerimientos. Por eso, su distribución espacial suele estructurarse bajo la forma de uno o varios sectores óptimos a partir de los que se deterioran las condiciones (figura 6.4). Estos sectores óptimos, que no tienen por qué ubicarse en el centro del área de distribución de la especie, reciben el nombre de *hábitats corazón* o *hábitats centrales* o *nucleares*. Cuando se llenan de individuos comienzan las interferencias entre ellos (competencia por los recursos, exclusión territorial, etc.) que dan lugar a una progresiva dispersión hacia sectores cada vez menos adecuados. Esto puede llevarles a colonizar sectores con valores de $k=0$ y de $r \leq 0$ (Pulliam 1988). Es decir, lugares donde las poblaciones son incapaces de mantenerse por sí mismas (la mortalidad supera la natalidad) y donde subsisten

gracias al continuado aporte de individuos desde los hábitats más adecuados. Se habla entonces de una *dinámica fuente-sumidero*. Es decir, de *hábitats fuente* que emiten individuos sobrantes hacia sectores inadecuados conocidos como *hábitats sumidero* (figura 6.4). Son situaciones precarias porque cualquier barrera que impida este trasiego (por ejemplo, al fragmentarse el hábitat o trazarse una infraestructura que corte la conexión, etc.; capítulos 13 y 16) implicará la extinción de la poblaciones del hábitat sumidero.

Cambios temporales

La calidad de un hábitat no es una foto fija, sino una realidad dinámica a la que deben adaptarse los organismos. Cualquier lugar del planeta está sujeto a cambios estacionales en las condiciones climáticas y en la forma en que los organismos se adaptan a ellas. Por ejemplo, en latitudes templadas, la llegada del invierno supone una brusca caída de la temperatura y de las horas de luz, con sus secuelas sobre los productores primarios y los organismos que los consumen. Y en latitudes tropicales suele ser el régimen de lluvias el que mejor define estos bruscos cambios ambientales (época seca *vs.* época húmeda). Cuando las condiciones ambientales empeoran (frío, sequía, etc.), la capacidad de carga (k) del hábitat de muchos organismos se derrumba. En consonancia, muchas poblaciones reducen sus efectivos y, si se cruza el umbral de $k=0$, desaparecen a no ser que adopten formas de resistencia (por ejemplo, las semillas latentes de muchas plantas, la estivación o hibernación de muchos animales, etc.) o migren a otros lugares donde las condiciones les sean adecuadas. Este es el caso de muchos animales que ocupan diferentes *hábitats estacionales* conectados entre sí por movimientos migratorios más o menos amplios. Además de estos cambios estacionales y pre-visibles están los cambios propiciados por el régimen de perturbaciones. Estos desbaratan los escenarios ambientales en los que viven las especies, destruyendo la calidad del hábitat para muchas de ellas. Se inicia a continuación un proceso de recuperación al que responden las especies ocupando los hábitats adecuados a medida que se van generando (figura 3.2).

Capítulo 7. Las comunidades de especies

Species richness (the number of species in a given area) represents a single but important metric that is valuable as the common currency of the diversity of life.

Millennium Ecosystem Assessment (2005)
Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis.
World Resources Institute, Washington, DC

Introducción

La conservación de cada especie mediante el diseño de planes adaptados a sus peculiaridades es un objetivo inalcanzable. Especialmente si consideramos el elevado número de las que pueden presentarse en un territorio dado, las dificultades para clasificarlas o la frecuente falta de datos sobre su biología y tendencias demográficas. Estas limitaciones se agravan en un mundo en el que la naturaleza pierde terreno con rapidez y es urgente tomar medidas. Una forma de abordar este reto es conservando muchas especies a la vez. Si protegemos un arroyo, una formación coralina o un bosque de montaña habremos conservado a todos sus organismos, conocidos o no, además de proteger el funcionamiento de dichos ecosistemas. La riqueza de formas presentes en una zona dada suele ser, además, un buen indicador de su diversidad genética y taxonómica, así como de la variedad de interacciones ecológicas que tienen lugar en ese entorno. Esta estrategia nos lleva a interesarnos por las *comunidades de especies* que, siguiendo a Robert Whittaker (1970), son el conjunto de poblaciones de plantas, animales, bacterias, hongos, etc. que viven en un lugar dado e interactúan entre sí formando un sistema vivo distintivo con su propia composición, estructura, relaciones ambientales, desarrollo y función.

Concepto de comunidad

Como ocurre con otros niveles de integración de la materia viva (recordemos las especies...), no hay una aproximación universalmente aceptada al concepto de comunidad. De nuevo se trata de un viejo debate científico. Frederick Clements (1916), un botánico pionero en el estudio de las comunidades de plantas,

las veía como entidades de estructura fija y propiedades reactivas similares a las de los organismos. Sin embargo, Henry Gleason (1926), otro experto en estos temas, pensaba que no eran mucho más que uniones fortuitas de especies en lugares y momentos concretos. Estas dos visiones de una misma realidad continuaron en los años 60 alrededor del concepto de *ecosistema*. También aquí había unos investigadores que los veían como estructuras capaces de organizarse en sistemas cada vez más diversificados y homeostáticos (*visión holística*) mientras que otros dudaban de esa interpretación al resaltar el carácter impredecible de muchas perturbaciones y sus efectos sobre la estructura de los ecosistemas (*visión individualista*).

Este debate continua hoy. Unos ven a las comunidades como agrupaciones de especies organizadas de acuerdo con la disponibilidad de recursos y sus particulares preferencias ambientales (por ejemplo, el *modelo de diferenciación en nichos*; Hutchinson, 1959, Tilman 1982). Otros tienden a considerarlas como *epifenómenos*. Es decir, mezclas fortuitas de especies resultantes de procesos históricos y ecológicos que solo pueden comprenderse si se analizan a otras escalas espaciales y temporales. Esta idea surgió de la *teoría biogeográfica de islas* (MacArthur y Wilson 1967), que predice la estructura de las comunidades insulares mediante una dinámica de extinción (más frecuente en las islas menores) y colonización (más fácil en islas próximas) de especies procedentes de los continentes. Son, por lo tanto, entidades organizadas por procesos ajenos a la disponibilidad local de recursos. Esta visión fue luego ampliada por la *teoría neutral de la biodiversidad* (Hubbell 2001) donde, entre otras cosas, se propone el carácter aleatorio de la composición de estas entidades por depender de sus intercambios de especies con otras comunidades vecinas (ver, sin embargo, Chase y Leibold 2003).

Parece prudente pensar, por lo tanto, que la organización de las comunidades bascula entre ambos planteamientos. Su composición estará determinada por el conjunto de especies resultantes de los procesos de especiación y dispersión-colonización-extinción que hayan tenido lugar en la región donde se ubiquen. No son, por lo tanto, entidades de composición fija que actúen como super-organismos donde sus partes (las especies) se integran coordinadamente ya que pueden faltar ciertas piezas, frustrarse ciertos procesos, etc. Pero, dicho todo esto, es evidente que sus especies se relacionan entre sí a través de diferentes interacciones (competencia, comensalismo, etc.) generando redes tróficas que las vinculan al mundo abiótico y de conexiones con otras comunidades con las que tienen un intercambio más o menos fluido de especies. No es necesario apostar de forma excluyente por una *visión holística* o *individualista* de las comunidades ya que una u otra pueden ser las acertadas según las circunstancias.

Conceptos operacional y funcional

Además de las dificultades conceptuales en la caracterización de las comunidades, hay problemas prácticos relacionados con el estudio de la variedad de especies que las forman. Unas veces tienen que ver con la dificultad para identificarlas por falta de expertos. Es difícil que un liquenólogo estudie una comunidad de celentéreos o que un experto en gramíneas investigue una comunidad de escarabajos. De hecho, es casi una quimera pretender evaluar de forma simultánea la riqueza de todas las especies de una localidad al variar la disponibilidad de expertos, los métodos de muestreo y los momentos del año más adecuados para muestrear cada grupo de organismos. Por eso, se aplica el *concepto operacional de comunidad* y se trabaja con un número limitado de grupos taxonómicos (Wiens 1989). Hablaremos entonces de *comunidad* al referirnos a los invertebrados de una zona intermareal, a las plantas anuales de un pastizal o a los escarabajos coprófagos de las bostas del ganado. Y, sobre esta selección de organismos, podremos investigar el impacto de una marea negra, el efecto de la concentración de nitrógeno sobre un prado o las consecuencias de la reducción del ganado sobre los escarabajos.

Otras veces, la selección de los grupos de estudio atiende a criterios más funcionales que taxonómicos cuando, por ejemplo, se intenta conocer cómo se comporta el conjunto de especies que desarrollan un papel dado en un ecosistema. Así surgió el concepto de *grupo funcional* (Root 1967) o conjunto de organismos que desempeñan una misma función ecosistémica (ver capítulo 8). Podremos hablar entonces de la comunidad de polinizadores (insectos, aves y murciélagos) de un género de cactus, del grupo de las plantas fijadoras de nitrógeno de un pastizal o de los hongos responsables de la descomposición de la madera de un bosque.

Concepto tipológico

Apoyados en el *concepto tipológico de hábitat* (los tipos de vegetación o sustratos acuáticos o líticos ocupados por una determinada *comunidad de especies*; Morrison *et al.* 1998; figura 6.3) podemos identificar las comunidades de plantas de los pinares o de los cantiles marítimos y establecer una subdivisión de los primeros según las variaciones en su composición de especies por efecto de los cambios de sustrato, las precipitaciones o su historia de perturbaciones. Esta visión ha llevado a crear una taxonomía de comunidades en algunas disciplinas que, como la Fitosociología, clasifican la vegetación con unos criterios jerárquicos similares a los del método linneano.

Esta visión tipológica es útil desde una perspectiva conservacionista por las facilidades que brinda para identificar primero y conservar después la variedad de comunidades de especies de una región dada. Y no ha de extrañarnos que haya sido adoptada para el desarrollo de ciertos proyectos de inventario y conservación de la biodiversidad como la Directiva 92/43/CEE relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres en Europa (tabla 1.1, figura 7.1) o el proyecto de la UICN dirigido a catalogar el estado de conservación de los ecosistemas del planeta (Rodríguez *et al.* 2010).

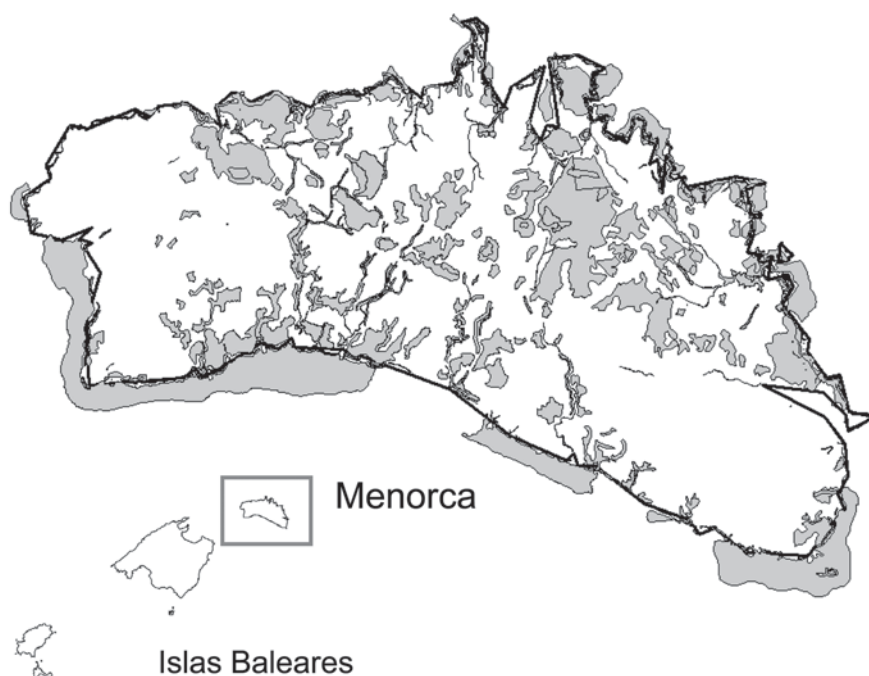


Figura 7.1. Utilidad de los hábitats tipológicos y sus comunidades de especies. Distribución de los espacios de la isla de Menorca incluidos en la Directiva Hábitats de la Unión Europea. La delimitación de estos sectores se ha realizado atendiendo a diversos criterios, pero destaca la composición de sus comunidades de plantas (Ministerio de Agricultura, Alimentación y de Medio Ambiente de España).

Estructura de las comunidades

Las comunidades de especies tienen atributos que pueden medirse. El primero y más obvio es la riqueza o número de especies que las componen. Y, el segundo, la *abundancia* de cada especie. La relación entre ambos parámetros, tradicionalmente sintetizada por diferentes *índices de diversidad* (Shannon,

Simpson, Margalef, etc.), permite definir patrones útiles para comprender algunos de los procesos que las organizan. Si unas pocas especies las dominan numéricamente, podemos suponer que es porque disponen de ciertos recursos abundantes. Esto puede ocurrir porque sean las únicas capaces de utilizarlos o porque hayan desarrollado mecanismos de exclusión que les permitan acapararlos. De no darse tal exclusión, o de tratarse de un entorno donde la variedad de recursos sea alta y diversificada (hay muchos *nichos*), nos encontraremos con comunidades ricas en especies donde se da una distribución más equitativa de su abundancia.

Desde una perspectiva conservacionista, el parámetro más utilizado es la *riqueza de especies*. En principio, a falta de mayores precisiones (ver más adelante), podríamos decir que las comunidades más ricas son las más interesantes pues nos brindan la oportunidad de proteger un mayor número de especies. Pero para comprender nuestras posibilidades de gestión es importante conocer algunos de los principales factores determinantes de su *riqueza de especies*.

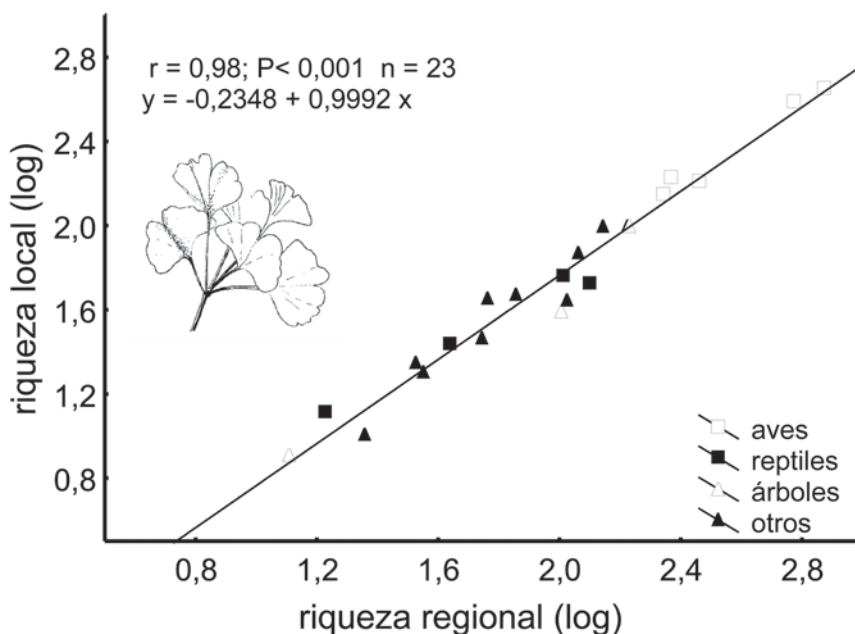


Figura 7.2. Relación entre la riqueza (número de especies) local y regional. Se comparan diferentes grupos taxonómicos de 23 zonas del planeta. La región fue definida arbitrariamente como una zona de 500 Km. de lado donde se registraron todas las especies presentes. La localidad era un sector cuya superficie era el 1% de la primera y donde también se evaluó la riqueza de especies (basado en Caley y Schluter 1997). Se representan unas hojas de ginkgo (*Ginkgo biloba*), un árbol común en jardinería que está amenazado en su área de origen (China).

Riqueza regional y local

La *riqueza regional* de especies es el conjunto de las presentes en un continente, archipiélago o región biogeográfica. Resulta de una serie de procesos históricos, como la especiación o los procesos de colonización-extinción (tabla 7.1). La *riqueza local*, sin embargo, depende de la regional pues las áreas más ricas en especies tienen comunidades locales también más ricas (figura 7.2). Esto no quiere decir que la *riqueza local* no varíe mucho a tenor de las condiciones locales o del efecto de las perturbaciones humanas.

Tabla 7.1. Características e interés conservacionista de la riqueza local y regional de especies.

	Riqueza regional	Riqueza local
Ámbito geográfico	Continentes, islas, gradientes geográficos...	Localidades, hábitats, gradientes locales...
Escala espacial aproximada	1.000-10.000 Km ²	1-100 Km ²
Procesos dominantes	Históricos	Ecológicos
Hipótesis explicativas	Biogeografía insular Refugios intertropicales Energía disponible	Estructura del paisaje Diversidad de nichos Perturbaciones intermedias Productividad
Utilidad en conservación	Explica la distribución de las regiones más ricas en especies o formas endémicas sobre las que desarrollar programas de conservación	Explica la distribución local de la riqueza de especies. Depende de la riqueza regional pero puede ser conservada mediante la correcta gestión del territorio (protección de hábitats, diversificación ambiental, protección de ciertas especies)

Las hipótesis utilizadas para explicar la distribución de la riqueza regional y local de especies, base lógica de nuestros diagnósticos conservacionistas, pueden ordenarse en tres grandes grupos de efectos con sus correspondientes posibilidades de gestión:

Efecto de la historia. Dado que las especies son el resultado de su peculiar historia evolutiva, la riqueza regional podrá explicarse mediante la historia ambiental y geológica de la zona analizada y los procesos de especiación que en ella

hayan tenido lugar (capítulo 5). La *especiación alopátrica*, por ejemplo, parece haber generado muchas especies mediante eventos de aislamiento relacionados con la deriva continental o la expansión-retracción de las glaciaciones. Por ejemplo, algunas zonas libres del barrido glacial sufrieron fuertes sequías por la retirada del agua atmosférica (transformada en hielo). Esto produjo la retracción del bosque intertropical a los sectores más húmedos (las montañas) de América y África, configurando *islas de hábitats* adecuadas para la diferenciación por aislamiento de los organismos forestales. Este proceso pudo repetirse en cada máximo glacial dando lugar, por acumulación, a la gran riqueza actual de especies tropicales (figura 7.3). Pero esta interpretación (*hipótesis de los refugios*; May y O'Hara 1986) ha sido desafiada por otra interpretación alternativa que ve a las zonas intertropicales como áreas estables desde el Terciario donde muchas especies han sobrevivido a los barridos glaciares del Cuaternario. Cualquiera de estos procesos pudo dar lugar a una progresiva acumulación de especies en unas latitudes donde, por añadidura, el clima es poco estacional y la disponibilidad de energía solar y agua (clave para los procesos de producción primaria y la diversificación de las redes tróficas subsiguientes) puede ser muy alta (*hipótesis de la relación entre la energía y el número de especies*; Clarke y Gaston 2006). Este pudiera ser el múltiple origen de la alta riqueza regional de especies de las latitudes intertropicales y de muchos de los famosos puntos calientes (*hotspots*) para la conservación de las especies en nuestro planeta (figura 10.3).

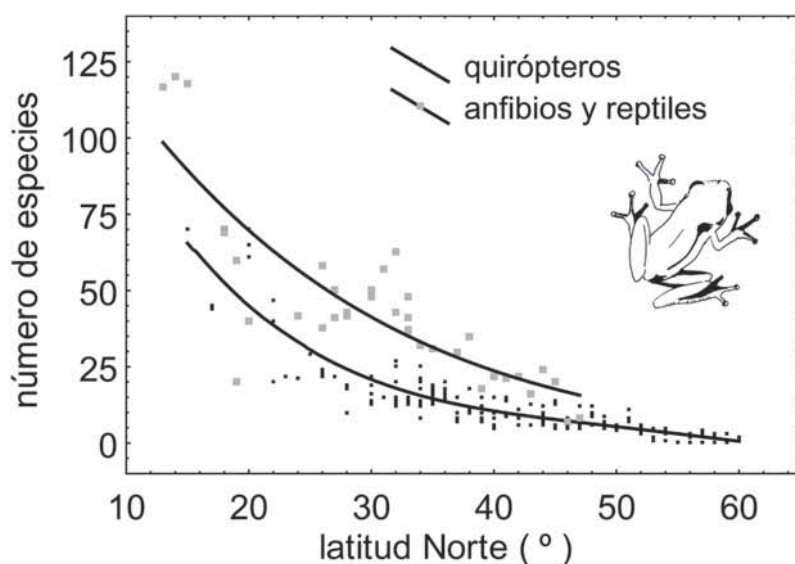


Figura 7.3. Latitud y riqueza. Distribución latitudinal de la riqueza de quirópteros, anfibios y reptiles en Mesoamérica y Norteamérica (Rosenzweig 1995). Se representa una ranita arborícola, perteneciente a la familia Hylidae que cuenta con cientos de especies americanas.

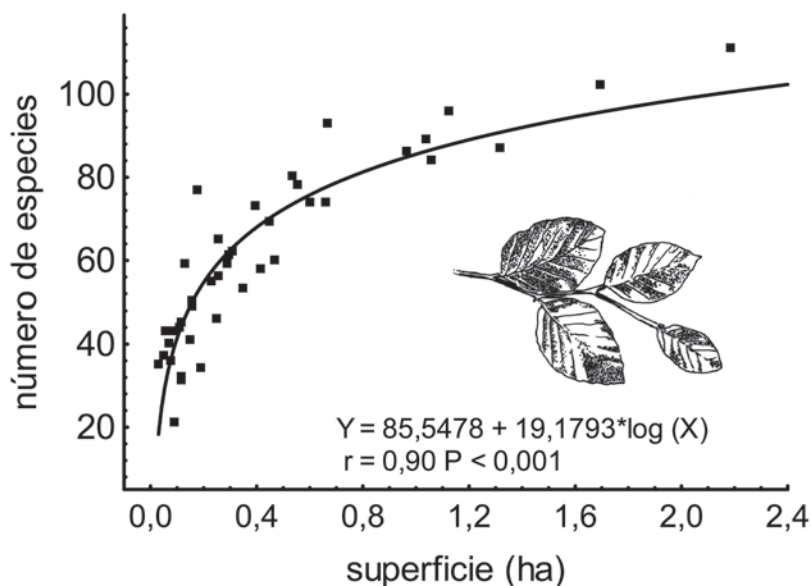


Figura 7.4. *Riqueza de especies e insularidad.* Se representa la relación entre el número de especies de plantas vasculares, como las hayas (*Fagus sylvatica*) representadas en la figura, y la superficie de las islas en un lago del sur de Suecia (Nilsson y Nilsson 1985).

Efectos geográficos. Ya hemos visto que el aislamiento geográfico es un ingrediente necesario para explicar la diferenciación de la *riqueza regional de especies* a escala planetaria. Por esta causa, las islas suelen estar pobladas por formas endémicas resultantes de procesos de *especiación alopátrica*. Pero la insularidad tiene como contrapartida un efecto negativo sobre la riqueza de especies por las dificultades de colonización relacionadas con su aislamiento. Ya hemos indicado que esto fue ilustrado por Robert MacArthur y Edward Wilson (1967) en su célebre *teoría biogeográfica de islas*, donde proponían que el número de especies en una isla es el resultado del balance de extinciones y colonizaciones. De esta forma, la ubicación (afecta a la colonización) y tamaño de la isla (afecta a la extinción) son fuertes determinantes de la riqueza de especies. La insularidad también se aplica a la interpretación de la *riqueza local* de especies pues, al igual que las islas oceánicas, los pequeños fragmentos de hábitat aislados por razones naturales (figura 7.4) o artificiales son incapaces de mantener comunidades bien diversificadas.

Efectos locales. La *riqueza local de especies* dependerá, además de la riqueza regional (figura 7.2), de las características ambientales de la localidad considerada. Por ejemplo, los lugares donde la *complejidad ambiental* sea mayor podrán albergar más especies con preferencias de hábitat dispares. Esto lo ilustraron bien los MacArthur (1961) hace 50 años al describir como los bosques más

diversificados fisonómicamente tenían un mayor número de especies de aves. La *productividad* de un territorio también tiene sus efectos sobre la riqueza local de especies. A más recursos alimenticios más especies. Pero puede ocurrir que, por encima de un umbral, se produzca una reducción de la riqueza al ser monopolizados por unos pocos organismos. De esta forma, ciertas comunidades tienen pocas especies en ambientes poco o muy productivos, con valores máximos en situaciones intermedias (*hipótesis de la productividad intermedia*; figura 7.5). Finalmen-

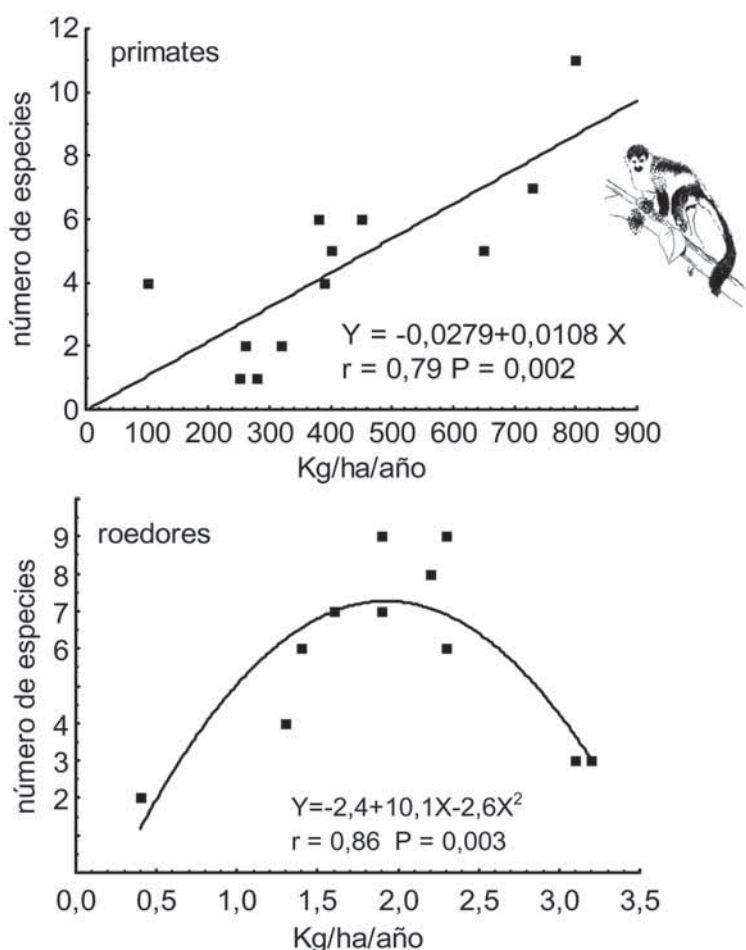


Figura 7.5. Relación entre la riqueza de especies y los recursos alimentarios. Arriba. Relación entre el número de especies de primates y la disponibilidad de frutos en diferentes localidades del Neotrópico medida en Kg de producción de frutos por ha y año (Stevenson 2001). Se representa un mono ardilla (*Saimiri oerstedii*). Abajo. Distribución del número de especies de roedores del desierto del Gobi en relación con la abundancia de comida medida en Kg del peso seco de hierba producida por ha y año (Rosenzweig 1995).

te, además de la riqueza resultante de la diversidad ambiental o productividad de un lugar dado (*diversidad α*), hay cambios espaciales en la estructura del hábitat que producen desiguales tasas de acumulación de nuevas especies (figura 4.1). Es la denominada *diversidad β* , responsable en buena medida de las dificultades para detectar con rapidez a todas las especies de una localidad muestreada (cuadro 4.1). No nos ha de extrañar, por lo tanto, que las localidades con más sustratos o formaciones vegetales diferentes tengan un mayor número de especies.

Cambios temporales en la estructura de las comunidades

Ya sabemos que la calidad del hábitat de las especies varía de forma estacional e histórica (capítulo 6). Esto afecta a las comunidades donde el paso de las estaciones o el régimen de perturbaciones suele producir cambios profundos en su composición específica. Hay, sin embargo, dos aspectos singulares de la respuesta de las comunidades a estas variaciones temporales.

En primer lugar, debemos recordar que la riqueza de especies responde de forma cuantitativa y cualitativa a los cambios estacionales. En el primero de los casos, podríamos hablar de la brusca caída en el número de especies de plantas e invertebrados activos con la llegada del invierno. Pero también puede haber un cambio estacional en las especies del que la riqueza no informa, ya que puede mantenerse estable pese a que la identidad taxonómica de los individuos haya cambiado drásticamente.

En segundo lugar, hay que considerar el efecto de cambios menos previsibles. De hecho, las *perturbaciones* están conceptuadas como importantes promotores de la riqueza de especies en la medida en que permiten el asentamiento de organismos adaptados a las diferentes fases de la recuperación de los ecosistemas perturbados (figura 3.1). Su impacto genera islas de nuevas condiciones que favorecen la *invasibilidad* de los territorios afectados. Es decir, su susceptibilidad a la colonización y establecimiento de nuevas especies (Davis *et al.* 2005). De esta forma, el derrumbe en una ladera o la tala de un rodal en el interior de un bosque propician el inicio de un proceso de regeneración en el que se van sucediendo diferentes especies hasta alcanzar situaciones más o menos estables. Obviamente, cualquier exceso es malo pues ya sabemos que la acumulación y extensión superficial de las perturbaciones puede producir un empobrecimiento generalizado si afecta a la totalidad del área (figura 3.2). Igualmente, una falta de alteraciones puede llevar a un empobrecimiento de la riqueza de especies al triunfar las más competitivas y excluyentes. Por eso, la *hipótesis de la perturbación intermedia*, surgida en los años 70 de la mano de Henry Horn y Joseph Connell, mantiene que las situaciones intermedias son ideales para favorecer la riqueza de especies en un territorio dado (Houston 1994).

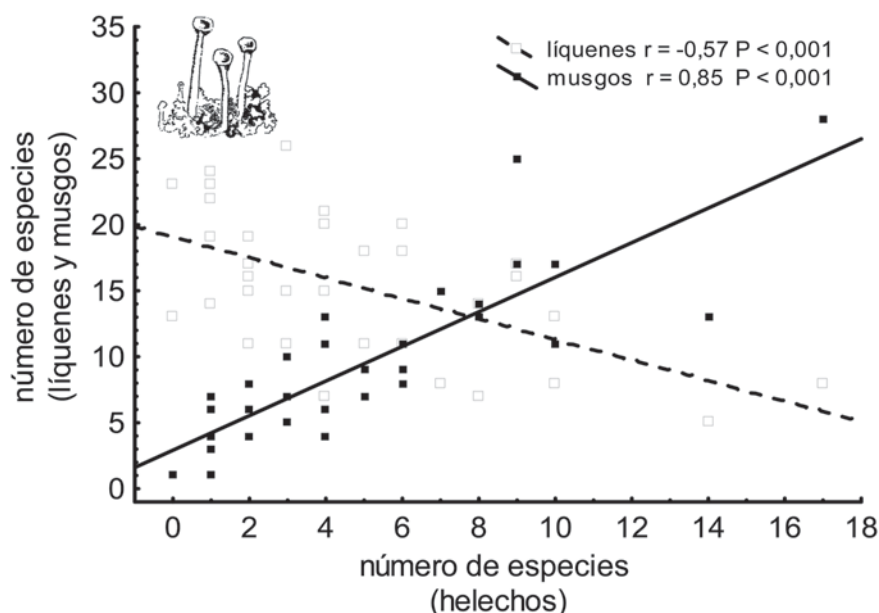


Figura 7.6. *Patrones diferentes en la riqueza de especies.* Relación entre el número de especies de helechos, líquenes y musgos en 35 parcelas de 100 m² distribuidas en diferentes lugares de Nueva Gales del Sur, Australia. Las parcelas con mayor número de especies de helechos cuentan también con la máxima riqueza de musgos. Sin embargo, la tendencia es inversa en el caso de los líquenes (Pharo *et al.* 1999).

Problemas en el uso de la riqueza

Aunque la riqueza es un parámetro interesante en el campo de la conservación, presenta ciertas limitaciones. Por ejemplo, la riqueza de especies de un taxón dado (recordemos las limitaciones operacionales) puede no ser representativa de lo que ocurre con otros grupos: ¿Quién nos dice que la distribución del número de especies de helechos es similar al de líquenes y musgos? ¿Quién puede afirmar que los tres grupos responden del mismo modo a una determinada perturbación? Dado que cada grupo presenta patrones más o menos particulares, se corre el riesgo de que nuestra percepción del interés conservacionista de una zona esté sesgada a favor de los taxones más conocidos o estudiados (figura 7.6). Además, el número de especies puede ser poco informativo si no analizamos la composición de la comunidad de especies. Por ejemplo, no nos informa sobre la *singularidad filogenética* o el grado de amenaza de las especies que componen la comunidad (figura 7.7). Sin embargo, la presencia de especies únicas reflejará la existencia de procesos ecológicos y evolutivos singulares y su delicada situación demográfica nos advertirá sobre la necesidad de adoptar medidas de conservación que frenen su declive.

La riqueza tampoco nos informa sobre el papel funcional de las especies y el riesgo de que, al desaparecer alguna de ellas, se produzcan daños irreversibles en el sistema. Por lo tanto, no debiéramos limitarnos a conservar el todo sin conocer el papel de sus partes, algo que abordaremos en el capítulo siguiente.

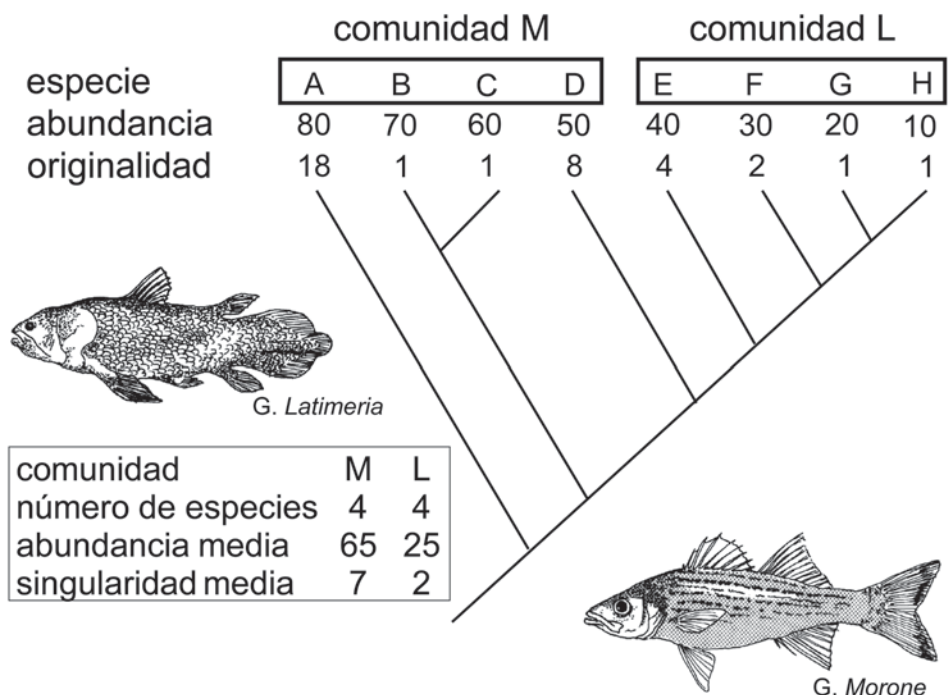


Figura 7.7. La singularidad filogenética en la evaluación conservacionista de las comunidades. El interés conservacionista de las comunidades de especies puede ser evaluado con diferentes criterios. Por ejemplo, puede utilizarse el número de especies, la abundancia de sus poblaciones o su singularidad filogenética. Estos rasgos pueden no coincidir. En el esquema se representa la estructura de dos comunidades (M y L) compuestas por un igual número de especies (4) que, sin embargo, difieren en su estado numérico y singularidad filogenética. Las especies que componen la comunidad M tienen más individuos que las de la comunidad L, que deberá cuidarse para evitar la desaparición de alguna de ellas. Sin embargo, la comunidad M tiene más especies singulares filogenéticamente si aplicamos, por ejemplo, uno de los índices propuestos por Vane-Wright *et al.* (1991). Este da valor 1 a las especies hermanas terminales (B-C y G-H en el árbol filogenético), y adscribe la suma de estos valores (2) a la especie hermana de ese grupo terminal (F) y la suma de todos esos valores (4) a la siguiente (D), etc. De esta forma suman más puntos las especies que se han separado hace más tiempo. Según este criterio, cuya aplicación implica el conocimiento de las relaciones filogenéticas de las especies, la comunidad M merecería una atención complementaria pues la desaparición de sus especies supondría una pérdida de formas singulares filogenéticamente. Se representa un celacanto (género *Latimeria*), una de las dos especies supervivientes del grupo de peces óseos (orden Coelacanthiformes) que dieron lugar a los tetrápodos, y una lubina (género *Morone*), representante de un grupo de peces óseos (orden Perciformes) que suma unas 7.000 especies.

Capítulo 8. Papel ecológico de las especies

No real basis exists, as some writers have imagined, for conflict between ecosystem studies and single species studies in conservation biology.

Each is vital and intellectually dependent upon the other.

Edward O. Wilson (2000)

On the future of Conservation.

Conservation Biology 14:1-3

Introducción

Los ecosistemas se componen de comunidades de especies que interactúan entre sí y que se relacionan con el mundo abiótico mediante flujos de materia y energía. Por lo tanto, si el objetivo central de este libro es la conservación de las especies, parece obligado analizar su papel en el funcionamiento de los sistemas ecológicos. Además, este análisis nos va a permitir evaluar las relaciones entre las aproximaciones a la conservación centradas en las especies (*aproximación específica*) con las más preocupadas por los sistemas ecológicos (*aproximación ecosistémica*; tabla 8.1). Ambas encarnan un cierto dualismo conceptual y metodológico resultante, tal vez, del origen dispar de sus promotores (¿ecólogos frente a naturalistas?) pese a que, como comentaba Edward Wilson (2000) hace más de una década, sean complementarias y convergentes. Esto no impide, sin embargo, que unos vean la aproximación específica como una pérdida de tiempo y dinero ¿Hay recursos suficientes para proteger a todas las especies? ¿Qué más da que desaparezcan las orquídeas o las águilas si siguen funcionando *servicios ambientales* tan esenciales como los ciclos de nutrientes, la producción de biomasa o la retención de agua? Tampoco impide que otros consideren que la aproximación ecosistémica es una conservación de mínimos al descuidar la protección de ciertas entidades (genes, poblaciones) y de los procesos ecológicos y evolutivos que las mantienen.

En este capítulo estudiaremos el papel de las especies en los sistemas ecológicos y su posible *redundancia funcional*, un concepto clave en este debate: si hay muchas especies que desempeñan funciones similares, ¿no podemos prescindir de algunas sin alterar los procesos ecológicos esenciales? Y, si es así, ¿a qué viene dramatizar sobre la pérdida de especies?

Tabla 8.1. Rasgos de las aproximaciones ecosistémica y específica a la conservación de la biodiversidad (Schwartz 1999).

Aproximación	ecosistémica	específica
Unidades de gestión	Comunidades, ecosistemas	Genes, poblaciones, especies
Procesos estudiados	Procesos ecológicos	Procesos ecológicos y evolutivos
Objetivos	Conservación de procesos	Conservación de especies
Indicadores de éxito	Resiliencia	Evolución poblacional

Conservación ecosistémica

El *manejo ecosistémico* (capítulo 1) está dirigido a mantener o restaurar la composición, estructura y funciones de los ecosistemas naturales o modificados. En ellos tienen lugar *los ciclos biogeoquímicos* (conversión, reciclaje y transferencia de elementos críticos —agua, fósforo, nitrógeno, etc.— para el crecimiento y producción) y el *flujo de energía*, donde se incluiría la captura de la energía solar por fotosíntesis, la transferencia de esa energía entre organismos y su metabolismo o almacenamiento. En estos procesos participan las especies a través de *redes ecológicas* más o menos complejas.

Como ocurre con la delimitación de las especies y comunidades, suele preocupar la *delimitación espacial de los ecosistemas*, una inquietud lógica en conservación: ¿Dónde termina y acaba este nivel de integración de la materia viva? ¿Cómo se pueden delimitar y conservar el territorio que ocupan? Sin embargo, no tiene sentido buscar esos límites ya que sus procesos discurren imbricados a diferentes escalas espaciales y temporales. Como hemos comentado en el capítulo 3, los ecosistemas presentan una estructura espacial heterogénea, con parcelas de menor tamaño encajadas en otras más amplias donde los procesos ecológicos tienen lugar a diferentes velocidades. Este parcelado describe bien la textura de estos sistemas donde los procesos discurren en intervalos que oscilan entre unas horas y varios siglos y en superficies que abarcan desde una fracción de milímetro a miles de kilómetros (figura 3.2).

Resiliencia

La *aproximación ecosistémica* suele establecer una serie de objetivos con los que valorar el éxito de su gestión. Y una forma de hacerlo es a través del fortalecimiento de la capacidad de los ecosistemas para encajar las perturbaciones sin cambiar de *estado* (Gunderson 2000). Esta capacidad recibe el nombre de *resiliencia* (Holling 1973). En consecuencia, una primera prueba de la correcta gestión de un ecosistema consistirá en analizar si es capaz de mantener su organización frente a las perturbaciones. Por ejemplo, un bosque (el “estado bosque”) puede soportar sin grandes cambios una determinada presión de pastoreo o de extracción maderera hasta que, pasado un umbral de perturbaciones (sobre-pastoreo, tala abusiva), sea incapaz de reconstruir su estructura inicial. Dominado finalmente por el pasto y los arbustos, se convertirá en una sabana. En ese nuevo *estado* puede continuar soportando modificaciones más o menos amplias en la abundancia de herbívoros o en el régimen de incendios. Si tales perturbaciones aumentan por encima de un umbral dado, la sabana cambiará de *estado* y se convertirá en un pastizal y, de continuar la presión, en un terreno desnudo. Por lo tanto, parece lógico que se valore el interés de cada *estado* por los servicios que nos brinda y su *resiliencia* frente a las intervenciones externas. Y dado que esto exige el desarrollo de sistemas de control y seguimiento, la gestión de los ecosistemas suele abordarse desde la perspectiva del *manejo adaptativo* (capítulo 1).

Aproximación específica

Ya sabemos que la conservación de las especies se preocupa de la variedad de poblaciones que las forman con su correspondiente diversidad genética y funcional (Luck *et al.* 2003). Hemos comentado (capítulo 1) que pretende ser una aproximación sintética a la protección de la biodiversidad al propugnar la adecuada gestión de los procesos ecológicos y evolutivos en el sistema ecológico en el que se integran. Tiene, obviamente, algunas ventajas prácticas de ejecución con respecto a la aproximación ecosistémica, resultado lógico de la menor complejidad de las entidades estudiadas. Por ejemplo, la definición de sus objetivos se centra en la conservación de las poblaciones. Y la valoración de su éxito o fracaso es un asunto casi inmediato: triunfa aquel plan de gestión que las mantiene o hace prosperar y fracasa el que no evita su reducción o extinción (Shwartz 1999). Sin embargo, hay que ser conscientes de las limitaciones de estos planteamientos si se desligan de la gestión de los sistemas ecológicos. Por eso, desde la aproximación específica, nadie debiera dudar que la protección de los patos implique la

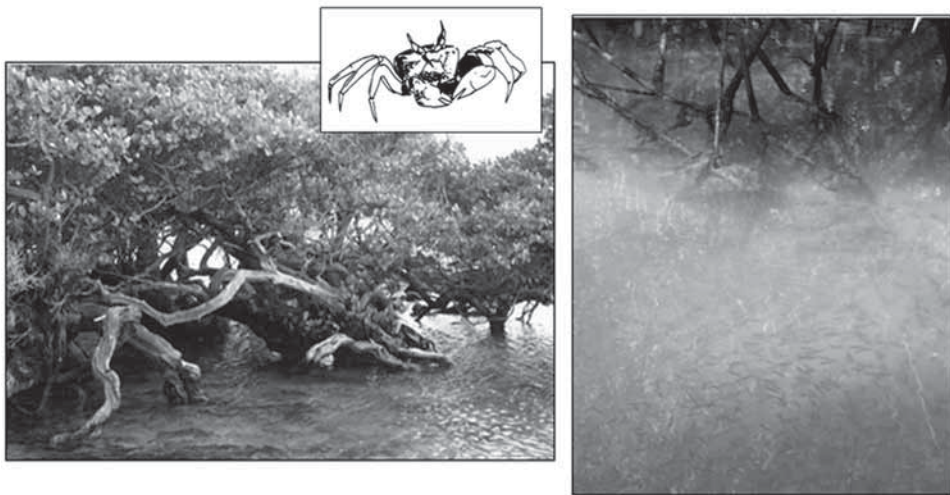


Figura. 8.1. *Conservación de ecosistemas.* Manglar (*Rhizophora mangle*) en Isla Isabela (islas Galápagos, Ecuador) donde puede observarse (derecha) una concentración de alevines buscando la protección de esta vegetación. Se representa un cangrejo carretero (*Ocypode guadichaudii*), miembro de una familia (familia Ocypodidae) que desarrolla un importante papel en el ciclo de nutrientes de los manglares.

conservación de las lagunas donde viven, los acuíferos que las alimentan o el ciclo del agua en la cuenca hidrográfica correspondiente. Para unos, los patos pueden ser triviales en el funcionamiento del sistema; para otros, no es aceptable prescindir de su conservación. Pero, al margen de los muy respetables posicionamientos personales relacionados con el valor de las especies (capítulo 2) ¿hay razones científicas que justifiquen la necesidad de protegerlas para conservar el funcionamiento de los ecosistemas?

¿Son necesarias todas las especies?

Existen grupos de organismos muy ricos en especies morfológica y funcionalmente similares. Ya sabemos, por ejemplo, que los escarabajos (orden Coleoptera) pueden suponer el 25% de las especies conocidas (capítulo 4) y que hay grupos enteros de estos animales que tienen morfologías y formas de vida muy parecidas. Tal evidencia plantea una pregunta clave: si cada especie es un modelo diseñado para abordar el problema del mantenimiento de la vida en nuestro planeta, ¿por qué hay tantas especies aparentemente similares? ¿Son el resultado de pequeños ajustes evolutivos que les han dotado de rasgos singulares y papeles ecológicos únicos? o ¿Son el producto fortuito del azar y de la irrefrenable capa-

Cuadro 8.1. Una visión ecosistémica de los manglares.

Los manglares son formaciones vegetales típicas de las costas de muchos mares intertropicales (figura 8.1). Desde una aproximación ecosistémica a su gestión, debiera valorarse su utilidad para las poblaciones humanas de sus inmediaciones ya que es conocida su capacidad para evitar la erosión de las costas y su papel como criadero de los alevines que surten las pesquerías locales. También pueden contemplarse sus interacciones con otros sistemas ecológicos. Por ejemplo, las barreras de coral les protegen de la incidencia directa del mar y, a su vez, ellos las protegen de la influencia terrestre al filtrar los sedimentos arrastrados por los ríos. También se ha de considerar el papel de las especies en su funcionamiento. Se sabe que los ciclos de nutrientes, la estructura del suelo y la dinámica de su vegetación dependen estrechamente de la comunidad de cangrejos. Estos, pertenecientes a las familias Grapsidae y Ocypodidae, suponen el 80% de su biomasa animal y llegan a alcanzar densidades de 80-90 individuos por m² (Mooney *et al.* 1995). La gestión ecosistémica de los manglares implica, por lo tanto, el complicado ejercicio de diagnosticar su funcionamiento e interacciones a diferentes escalas para poder conservar y gestionar correctamente los procesos implicados: protección de las costas, producción pesquera, mantenimiento de la biodiversidad, etc.

cidad de la vida para generar multitud de estas entidades discretas que llamamos especies? Planteado de una forma mucho más directa: ¿Qué pasa si desaparecen unas cuantas especies? Si pensamos en los cangrejos de los manglares (cuadro 8.1) ¿qué pasará si se extinguen 2, 5 o 10 especies de ese grupo? ¿se resentirá el sistema...o no?

Las consecuencias ecológicas de la pérdida de especies son un tema importante para los conservacionistas por dos razones. En primer lugar, porque propicia el encuentro de las dos aproximaciones conservacionistas: si la protección de las especies es vital para el mantenimiento de los ecosistemas, ¿a qué viene la confrontación? Y en segundo lugar porque, de demostrarse la irrelevancia funcional de muchas especies, será difícil defender la necesidad de conservarlas a ultranza frente a planteamientos estrictamente utilitaristas. No debe extrañarnos, por lo tanto, que hayan proliferado las hipótesis sobre las consecuencias ambientales de la desaparición de las especies.

Papel ecológico de las especies

Ya hemos indicado al hablar del *nicho eltoniano* (capítulo 6) que las especies desempeñan un papel en los ecosistemas, donde alteran y modelan la estructura del ambiente en el que viven. Desde esta perspectiva, las hipótesis sobre su

importancia funcional cubren un continuo que varía entre la aceptación de su papel único hasta la admisión de niveles más o menos grandes de *redundancia funcional* (Mooney *et al.* 1995). La *hipótesis del comportamiento idiosincrático* de las especies defiende las dificultades de predecir qué va a ocurrir en un sistema al desaparecer una especie dada su potencial variedad de interacciones funcionales (Lawton 1994). La *hipótesis de la diversidad estabilizadora* (figura 8.2) sugiere una progresiva pérdida de funcionalidad en los ecosistemas a medida que desaparecen las especies (Johnson *et al.* 1996). Asume que cada una desempeña

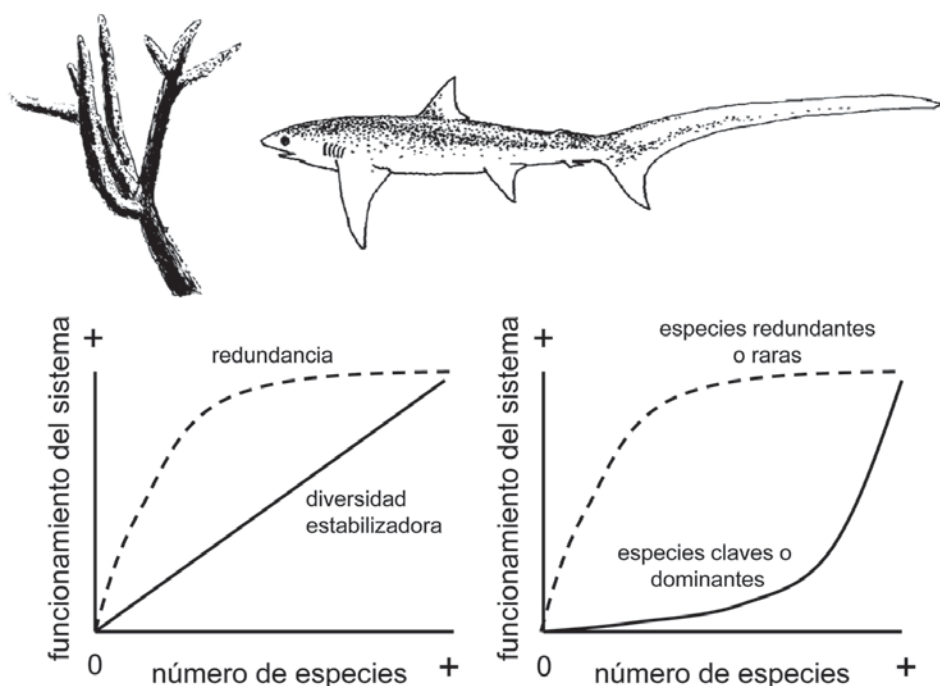


Figura 8.2. Efectos de la pérdida de especies sobre el funcionamiento de los sistemas ecológicos. *Izquierda.* Si todas las especies representan un papel único en los ecosistemas, la progresiva reducción de su número puede dar lugar a una pérdida proporcional de funcionalidad (hipótesis de la diversidad estabilizadora). En otros casos, si muchas de ellas realizan funciones similares, solo se producirá una reducción drástica de funcionalidad cuando se cruce un umbral de pérdidas (hipótesis de la redundancia funcional). *Derecha.* Si las especies se dividen en raras y dominantes, la pérdida de estas últimas tendrá un efecto mucho más rápido y acentuado sobre el funcionamiento del ecosistema. También la pérdida de especies clave será más impactante que la de especies redundantes. Se representa, a la izquierda, un coral cuerno de ciervo (*Acropora cervicornis*), especie amenazada en Bahamas y el golfo de México, representante de los corales (clase Anthozoa), un grupo de especies dominantes por construir los arrecifes que mantienen a muchas otras especies (cuadro 3.2). A la derecha se representa un pez zorro (*Alopias vulpinus*), representante de un grupo de especies (los tiburones) que, pese a su relativa rareza, desempeñan un papel clave como reguladores de las comunidades marinas (cuadro 8.3)

un papel único y que, por lo tanto, su desaparición dejará un “hueco” irremplazable en el sistema ecológico del que forma parte. La *hipótesis de los remaches*, popularizada por los Ehrlich (Ehrlich y Ehrlich 1981), compara a las especies con los remaches de un avión: su pérdida escalonada puede suponer la pérdida también progresiva de la capacidad de vuelo de la aeronave hasta rondar la catástrofe (¿Quién se montaría en un avión que pierde los remaches de sus alas?). Y, finalmente, la *hipótesis de la redundancia* (Walker 1992), también conocida como la *hipótesis de la compensación funcional*, sugiere una organización de las comunidades de especies en *grupos funcionales*. Estos estarían compuestos por varias especies que desempeñan funciones similares (*especies funcionalmente redundantes*) por lo que la desaparición de alguna de ellas no tendría gran efecto sobre el sistema al ser sustituida por otra funcionalmente equivalente. Solo al desaparecer la última especie responsable de una función dada, el sistema se resentiría de forma perceptible.

La aceptación de los *grupos funcionales* como nivel intermedio entre los ecosistemas y las especies plantea la necesidad de estudiar en cada caso quienes son esos grupos y qué especies los componen. Hay quien piensa que esto puede abordarse agrupando especies con una historia evolutiva similar y unos requerimientos de hábitat semejantes (alimentación, uso del espacio, etc.). Por ejemplo, un grupo funcional estaría formado por el conjunto de pájaros que explotan los insectos del arbolado durante los inviernos en el hemisferio norte, por las plantas que fijan nitrógeno en un pastizal o por la comunidad de polinizadores o dispersantes de un grupo de plantas determinado. Pero, en realidad, la definición de un grupo funcional tampoco escapa de las habituales dificultades que condicionan cualquier intento de clasificación de los seres vivos (Simberloff y Dayan 1991).

Especies clave, dominantes y redundantes

La consideración de las especies como elementos activos de los sistemas ecológicos ha llevado a clasificarlas según su importancia funcional. Por ejemplo, se define como *especies dominantes* a las que conforman una parte importante de la biomasa de un ecosistema (figura 8.2). Son los mangles del manglar o las hayas del hayedo. Su sola presencia determina buena parte de la estructura y funcionamiento del sistema ecológico que ocupan (¿Puede existir un manglar sin mangles o un hayedo sin hayas?) por lo que su desaparición, incluso su mera reducción numérica, es catastrófica. Sin ellas, el ecosistema cambia brutalmente de estado. No ocurre eso con las *especies raras*, como los osos o las orquídeas, que pueden desaparecer sin alterar drásticamente las características de los territorios que ocupan.



Figura 8.3. *Interacciones entre especies.* Los carnívoros contribuyen a controlar las poblaciones de herbívoros evitando que estos deterioren la vegetación por sobre-pastoreo. En la imagen se representa un macho y una hembra de ciervo americano (*Cervus canadensis*), un linco rojo (*Lynx rufus*) y dos lobos (*Canis lupus*).

Las *especies clave* son las que desempeñan un papel fundamental, muy por encima de su abundancia o biomasa, en el mantenimiento del sistema ecológico al que pertenecen (cuadro 8.2). Se trata de un concepto procedente del estudio de las redes tróficas de los ambientes marinos (Paine 1969). Hay ejemplos que nos resultan muy familiares. Los castores (*Castor fiber*, *Castor canadensis*) alteran el curso de los arroyos al construir presas con los troncos que cortan en las riberas. Las lagunas y claros resultantes permiten el asentamiento de especies que nunca sobrevivirían en un bosque denso o en un entorno sin agua. Otros casos son menos evidentes. En el desierto del Negev hay unos caracoles del G. *Eucomus* que son capaces de alimentarse de los líquenes incrustados en sus roquedos. Tal habilidad les permite ser un eslabón clave de una cadena trófica de la que dependen otros animales que consumen estos moluscos. Otros autores, desde una perspec-

Cuadro 8.2 Hipótesis sobre el papel funcional de los grandes depredadores: efectos en cascada.

Los grandes depredadores (tigres, leones, lobos, tiburones...) han sido erradicados de muchas partes del planeta. Su desaparición ha alterado el funcionamiento de los sistemas ecológicos al producirse una serie de *efectos en cascada*. Por ejemplo, la desaparición de los lobos (*Canis lupus*) en el Parque Nacional de Yellowstone permitió un crecimiento tal de la población de ciervos (*Cervus canadensis*) que redujo la cobertura vegetal del parque. La reintroducción del lobo está ayudando a revertir esta situación. Este experimento apoya la *hipótesis del mundo verde* (Hairston *et al* 1960) que predice la protección de la vegetación por los depredadores a través del control de los herbívoros.

La sobrepesca del tiburón de aleta negra (*Carcharhinus limbatus*) en las costas atlánticas de Norteamérica permitió la expansión de la raya gavilán (*Rhinoptera bonasus*) sobre la que depreda. El aumento de la población de rayas produjo el desplome de una de sus presas, el ostión (*Agropecten irradians*), objeto de explotación comercial. Este ejemplo apoya la *hipótesis de la liberación de los meso-depredadores* (Terborgh 1974), otro *efecto en cascada* que predice el crecimiento de las poblaciones de depredadores de menor tamaño al desaparecer los grandes carnívoros que las controlan. Estos meso-depredadores aumentan así su presión sobre las especies presa que pudieran tener interés ecológico, comercial o estar amenazadas.

tiva más dinámica (como los ciclos de recuperación de los sistemas ecológico tras una perturbación), suelen hablar de *especies conductoras* al referirse a las que controlan el desarrollo temporal de los ecosistemas favoreciendo el asentamiento de otras especies (Walker 1992), un concepto similar al de las *especies facilitadoras*, como las plantas nodriza de las que hablaremos en el capítulo 19. Finalmente, está el caso de las *especies redundantes* que son las que desempeñan un papel similar al de aquellas otras con las que comparten un grupo funcional.

Dificultades en la evaluación de la redundancia funcional de las especies

Hay tres razones para ser prudentes al aplicar el calificativo de *clave* o *redundante* a una determinada especie. En primer lugar, porque la definición de una especie clave es siempre complicada metodológicamente. Se basa en la realización de estudios dirigidos a evidenciar su papel funcional a través de su eliminación o inclusión en los ecosistemas o del estudio de su posición en las redes tróficas (ver más abajo). En segundo lugar, porque la redundancia funcional es un concepto relativo, ya que necesita de la existencia de otras especies similares en

su mismo grupo funcional. De esta forma, una especie puede ser redundante en un ecosistema rico en especies similares y clave en otro. Además, si analizamos la dinámica temporal de los sistemas ecológicos, es posible que una especie funcionalmente redundante en un contexto dado termine por convertirse en clave cuando el ecosistema cambie de estado (Martínez 1996; Gunderson 2000). Estos argumentos refuerzan la idea de que la *redundancia funcional* no es un rasgo intrínseco sino coyuntural al depender de la organización de las comunidades de organismos en las que se integran. De hecho, hay quien piensa que la redundancia de las especies es un “seguro natural” ante los efectos de las extinciones. Un ecosistema provisto de grupos funcionales ricos en especies será mucho más resiliente al afrontar una cadena de extinciones (Walker 1992). Y, en tercer lugar, porque la asunción de la redundancia está cargada de connotaciones antropocéntricas que llevan implícita la presunción de que podemos tener certezas absolutas sobre la “utilidad” e “inutilidad” de las especies en cualquier lugar y momento (Martínez 1996). Esta arrogancia puede contribuir a dar un lustre científico a quienes pretenden exigir un certificado de utilidad funcional a cada especie acreedora de alguna medida conservacionista. Se consagraría así el principio de que “*cualquier especie es prescindible mientras no se demuestre lo contrario*”.

Redes ecológicas

Se puede investigar el papel de las especies en los sistemas ecológicos mediante el estudio de sus interacciones con otras especies con las que comparten una determinada función formando *redes ecológicas*. Son grupos de especies conectadas entre sí a través de interacciones mutualistas (por ejemplo, los animales polinizadores o dispersantes de semillas y las plantas sobre las que actúan), tróficas (productores primarios vs. consumidores primarios y secundarios...) o de otro tipo. La organización de estas redes se mide considerando el número de especies implicadas y la intensidad y forma de sus interacciones. Por ejemplo, en una *comunidad* de M especies de insectos polinizadores y N especies de plantas, el número de potenciales interacciones será de $M \times N$ (figura 8.4). Sin embargo, como no todos los insectos polinizan a todas las plantas, la intensidad de las interacciones en esa red se medirá por el número de interacciones reales (I), que normalmente aumenta con el número de especies implicadas (figura 8.5). Por eso, para comparar esta propiedad de las redes, se usa un índice de *conectividad* (C) que se obtiene dividiendo I por todas las interacciones posibles ($C = I / (M \times N)$). Puede considerarse, por lo tanto, que la *conectividad* es un índice de la *redundancia funcional* de las especies y, en consecuencia, de la *resiliencia* de la red. Por ejemplo, una red de polinizadores y plantas con alta conectividad podrá per-

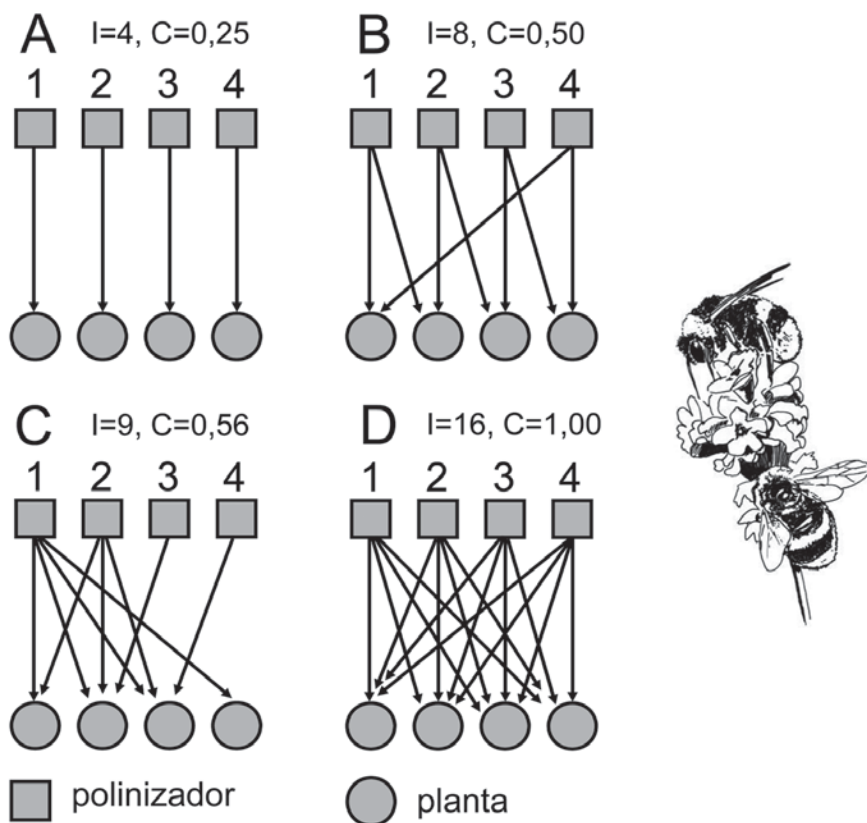


Figura 8.4 *Redes ecológicas. Conectividad.* En una red compuesta por cuatro especies de polinizadores y cuatro de plantas, la *conectividad* (C) puede variar según el número de interacciones (I) observadas entre especies con respecto al total de interacciones posibles ($4 \times 4 = 16$). De esta forma hay redes poco (A) y muy (D) conectadas. Las consecuencias de la pérdida de especies varían según los casos. En la red A cada especie de polinizador se relaciona con una sola especie de planta, por lo que la extinción de una de ellas supondrá la desaparición de la otra. Esto no ocurre en la red D donde la pérdida de una especie es compensada por la actividad de las otras tres. *Heterogeneidad.* Además, es importante considerar si las especies presentes en las redes distribuyen las interacciones de forma homogénea (B) o con unas pocas especies monopolizando la mayor parte de la conectividad. Por ejemplo, el polinizador 1 de la red C presenta cuatro interacciones con las plantas ($k=4$) y el 4 solo una ($K=1$; ver texto). En la imagen dos abejorros polinizadores (*Bombus* sp., orden Hymenoptera).

der polinizadores sin que éstas se resientan por disponer de otras especies alternativas (figura 8.4).

Dentro de una red ecológica, las especies desempeñan papeles diferentes. Por eso, la vulnerabilidad del sistema dependerá mucho de cómo se distribuyan las *interacciones de cada especie* (K) en la red o redes de las que forme parte (figura 8.4). Por ejemplo, en los sistemas mutualistas planta-animal (polinización,

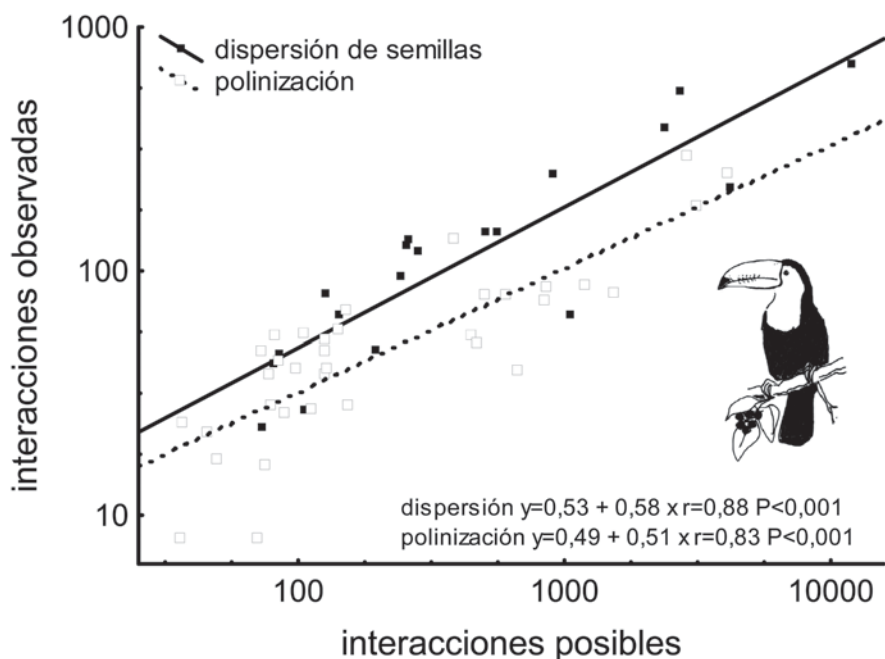


Figura 8.5. *Redes mutualistas entre plantas y animales.* Relación entre el número de interacciones observadas (I) y posibles en las redes formadas por las especies (M) de polinizadores y dispersantes de semillas con las especies de plantas (N) sobre las que actúan (MxN; ver texto). Como puede verse en las rectas de regresión, hay más interacciones en los dispersantes de semillas que en los polinizadores lo que refleja una mayor conectividad de estas redes ecológicas y, probablemente, una mayor capacidad para perder especies sin que el sistema se resienta (Jordano 1987). En la imagen un Tucán grande (*Ramphastos toco*), ave frugívora de los bosques neotropicales.

dispersión de semillas) estas interacciones se distribuyen de forma muy desigual dado que unas pocas especies tienen altos valores de K y muchas otras presentan interacciones muy reducidas (Bascompte y Jordano 2007). También se observa una cierta asimetría en las relaciones entre plantas y animales pues las primeras tienen valores medios de K menores que los segundos. Son, por lo tanto, más vulnerables a la pérdida de especies. Igualmente, la intensidad de las interacciones puede variar entre redes (figura 8.5).

Pérdida de especies: sus efectos

Si atendemos a la heterogeneidad funcional de las especies, es razonable asumir que la pérdida de especies puede generar respuestas variadas en los ecosistemas afectados. Esto es lógico si atendemos al carácter coyuntural de su rele-

vancia funcional: una especie puede desempeñar un papel único o compartirlo con un grupo de especies funcionalmente redundantes. En una revisión en la que se analizó un centenar de investigaciones sobre estos aspectos, se observó que las respuestas variaban en función de los ecosistemas analizados (dominaban los experimentos en pastizales) y las funciones consideradas (se analizaba el efecto de la pérdida de especies sobre productividad, biomasa, resiliencia...). De todos los estudios, siete de cada diez demostraron algún tipo de relación (Srivastava y Vellend 2005). Dentro de estos, un 39% de los casos presentó una relación lineal entre la riqueza de especies y la función ecosistémica analizada mientras que un 53% reflejó que las funciones ecosistémicas se desplomaban solo a partir de un umbral de pérdida de especies (figura 8.2). Pudiera concluirse entonces, a la vista de las teorías y evidencias disponibles, que la extinción de una especie no tiene por qué implicar siempre un descalabro ambiental, aunque se produzca una disminución de la capacidad del sistema ecológico afectado para afrontar sin consecuencias el efecto de nuevas extinciones (Margalef 1980, Hooper *et al.* 2005). Es decir, como indicaba Norman Myers en 1996, parece ser tan incorrecto mantener que cada especie es una parte esencial en el funcionamiento de cualquier ecosistema como defender que se pueda extinguir con absoluta impunidad.

Capítulo 9. Las especies como instrumentos para la conservación

*No, no, necesitáis tres cosas antes de poder ser felices:
el árbol que canta, el pájaro que dice la verdad y
el agua que rejuvenece.*

Wentworth Webster (1877). Leyendas vascas.
Miraguano, Madrid.

Introducción

Las especies son las protagonistas de este libro, el objeto de nuestros desvelos conservacionistas. Por lo tanto, puede parecer extraño que aquí las propongamos como meros instrumentos al servicio de la conservación. No ya como agentes de cambio por su papel ecológico sino como herramientas para el diagnóstico de las transformaciones ambientales o como garantes de la protección de otras especies. No se trata ya de conocer y prevenir las causas de su extinción, sino de utilizarlas como instrumentos con los que evaluar las tendencias de los sistemas ecológicos que las albergan.

Las especies desempeñan un papel creciente en el seguimiento de la salud de nuestro ambiente. Aunque su uso es antiguo (parece ser que ya Platón mencionaba la capacidad de los manzanos para reflejar ciertas perturbaciones humanas), podemos remontarnos a los primeros años del siglo pasado para encontrar a los precursores de su moderna utilización en este campo. Kolkwitz y Marsson propusieron en 1902 el uso del *plancton* y del *bentos* para describir el estado de conservación de los ríos y el ecólogo vegetal Frederic E. Clements sentó en 1920 las bases conceptuales del uso de las plantas como descriptoras de la calidad del suelo (Niemi y MacDonald 2004).

A partir de los años 60 comenzó a verse la importancia de las especies en el seguimiento de los efectos de ciertos contaminantes. El drástico declive del Halcón Peregrino (*Falco peregrinus*) por causa de los pesticidas organoclorados (DDT y derivados) fue un temprano aviso de las consecuencias de la acumulación de pesticidas. Su efecto era imperceptible o aparentemente inocuo al diluirse en el ambiente, pero se acumulaba y biomagnificaba a lo largo de la cadena trófica hasta alcanzar altísimas concentraciones en estos animales. En este estado interferían

en el metabolismo del calcio por lo que, al poner huevos de cáscaras frágiles, los halcones perdían las puestas. El interés por conocer y controlar este tipo de procesos de *bioacumulación* sobre la salud humana, junto con la creciente preocupación por las implicaciones ambientales y económicas de la contaminación, condujo a promover el desarrollo de programas de seguimiento (Niemi y McDonald 2004). Así nació y creció la idea de utilizar a ciertas especies como indicadoras de los cambios ambientales (capítulo 10). Y lo que empezó como un mero uso de las especies en el control de ciertos productos tóxicos o de la eutrofización de las aguas, terminó por ampliarse al seguimiento de la biodiversidad en su conjunto.



Figura 9.1. Contaminación, estrés y supervivencia. Un vertido de petróleo en las islas Galápagos produjo situaciones de estrés en las iguanas marinas (*Amblyrhynchus cristatus*) petroleadas. Sus niveles de corticosterona en sangre aumentaron de 4 a 13 mg/ml. Tal incremento se asoció con un aumento del 30 % en la mortalidad de estos animales (Wikelski *et al.* 2002).

Las especies como indicadoras

Si las especies responden a los cambios ambientales (recordemos el *nicho grinelliano*; capítulo 6), será posible utilizarlas como indicadoras de la salud ambiental de los sistemas ecológicos en los que viven. Por *salud de un ecosistema* se entiende la ausencia de signos de estrés en su estructura, funcionamiento, composición específica o habilidad para reponerse del efecto de las perturbaciones (*resiliencia*).

La idea de la especie indicadora es bastante intuitiva. Se trata de que refleje la intensidad de determinados cambios ambientales a través de cambios cuantificables en sus organismos o poblaciones (concentración de productos en determi-

nadas partes del cuerpo, cambios en su condición física, supervivencia, abundancia, etc.; figura 9.1). Los cambios pueden tener que ver con las concentraciones de un pesticida, las variaciones de ciertos parámetros físico-químicos del agua, las modificaciones en la conectividad de un paisaje fragmentado o el impacto de las especies invasoras. En este mismo contexto, puede hablarse también del papel de ciertas especies como indicadoras de lo que ocurre con otros taxones menos abundantes, accesibles o conocidos. Por eso, en relación con esta disparidad de objetivos, se han propuesto diversos nombres para las especies indicadoras (Niemmi y MacDonald 2004, Goodsell *et al.* 2008) que, de forma simplificada, clasificaremos en dos grandes grupos:

- a) Las *especies bioindicadoras* nos informan directamente de las perturbaciones sufridas por el sistema ecológico que las alberga con cambios demográficos, fisiológicos o etológicos. Entre estas podemos citar a las especies *biomarcadoras*, que son las que responden fisiológicamente (alteraciones en el crecimiento y la reproducción, etc.) a la presencia de ciertos contaminantes a través de procesos de *bioacumulación*.
- b) Las *especies sombrilla* representan las necesidades de otros organismos por lo que su seguimiento nos informa sobre los cambios en la calidad o cantidad de hábitat de sus representados. Dentro de este epígrafe podemos referirnos a las *especies subrogadas* o *sustitutas* que son utilizadas para investigar lo que ocurre con otras especies poco asequibles por su rareza o ciertas restricciones legales (se estudia la especie A para saber qué ocurre con la B).

Criterios de selección

La selección de las *especies bioindicadoras* debe hacerse de forma cuidadosa y tras un estudio científico que avale su utilidad. En realidad, no existe ningún criterio previo que predetermine su mayor o menor aptitud siempre que cumplan con una serie de requisitos (tabla 9.1). Es muy importante estudiar anticipadamente sus relaciones con los agentes ambientales objeto de seguimiento y, además, parece lógica la necesidad de trabajar con organismos muy ligados al área de estudio con el objeto de ubicar en el espacio los cambios ambientales rastreados. Esto es fácil en el caso de las especies que viven fijas en un sustrato, como las plantas y muchos invertebrados acuáticos o edáficos. Pero no lo es en muchos organismos planctónicos o animales movedizos o migratorios que, a lo largo de su ciclo vital, se ven sometidos a las condiciones ambientales de áreas muy dispares. En estos casos, suele ser difícil ligar los cambios detectados en las especies a un entorno concreto.

En ciertas ocasiones interesa que los organismos indicadores sean capaces de responder con rapidez a los cambios ambientales. Esto parece cumplirse en las especies de crecimiento rápido y reproducción temprana, que reflejarán en su condición corporal, éxito reproductivo, etc. las circunstancias ambientales de cada momento. Sin embargo, hay que tener en cuenta que estas especies, capaces de producir un gran número de generaciones por unidad de tiempo, serán también candidatas al desarrollo de procesos evolutivos que les permitan adaptarse a los cambiantes rasgos ambientales. En otras ocasiones interesará seleccionar especies más longevas que acumulen sobre sus organismos los efectos mantenidos de ciertas perturbaciones (contaminación).

Tabla 9.1. *Criterios de selección de una especie bioindicadora (Hilty y Merenlender 2000).*

Criterio de selección	Razones
Taxonomía clara	Evitar confusiones debidas a una mala clasificación en el estudio rutinario de los organismos seleccionados
Suficiente información biológica	Para comprender las causas de sus respuestas a los cambios ambientales rastreados
Niveles de tolerancia conocidos o asociación demostrada con los cambios ambientales estudiados	Para sentar las bases de la cuantificación del cambio ambiental en función de la respuesta poblacional
Rápida respuesta a través de cambios numéricos, cambios en el éxito reproductivo, etc. y gran capacidad para sobrevivir en condiciones extremas	Para rastrear los cambios ambientales en todo su rango de manifestación
Gran especialización trófica y/o en la selección de hábitat	Para rastrear los cambios en ciertos rasgos ambientales peculiares a los que sea muy sensible
Distribución amplia	Para comparar la evolución de los rasgos a amplias escalas
Sedentarismo y área residencial pequeña (animales)	Para fijar con exactitud el lugar en el que tiene lugar el cambio ambiental rastreado
Fácil de encontrar y medir	Para disminuir los costos del seguimiento

O que, por estar ubicadas en puntos altos de la *pirámide trófica*, actúen como *bioacumuladores* sobre los que será más fácil detectar la existencia de contaminantes en muy bajas concentraciones (recordemos el caso de los halcones). Dife-

rentes investigadores han insistido, además, en la necesidad de seleccionar organismos y rasgos fáciles de medir (Niemi y MacDonald 2004). Los más utilizados son los macro-invertebrados acuáticos, los peces, las aves y las plantas vasculares. También existen ciertos grupos reputados por su utilidad en el control de problemas concretos, como los líquenes y su capacidad para reflejar los niveles de contaminación atmosférica. Esto no impide, sin embargo, que se trate de un campo abierto a nuevas incorporaciones (desde el fitoplancton a los elefantes) a medida que se amplía la necesidad de analizar nuevos problemas o de trabajar a diferentes escalas espaciales.

Aspectos metodológicos

Dada la relación multi-variante de las *especies bioindicadoras* con su medio (capítulo 6), no siempre es fácil definir la forma en que los organismos se relacionan con los rasgos ambientales objeto de estudio (capítulo 12). Por eso, y este es el aspecto más difícil del uso de estas especies, es imprescindible comprender la relaciones causa-efecto entre lo detectado en ellas y el rasgo ambiental que pretendemos medir. Las dificultades aumentan al hacerlo la complejidad del sistema estudiado, en el que pueden dispararse las interacciones y sinergias entre variables. Estos estudios suelen desarrollarse en dos etapas consecutivas (Goodsell *et al.* 2008). En primer lugar, hay que corroborar la relación causal entre el rasgo medido sobre la especie y la variable ambiental objeto de estudio. En segundo lugar, hay que cuantificar la respuesta del organismo a diferentes intensidades de la variable en estudio para establecer un modelo que nos prediga la magnitud del efecto. Este modelo será luego utilizado para conocer la intensidad del rasgo ambiental medido a partir del estado de la especie indicadora. Cuando se trata del efecto de un contaminante estos estudios pueden realizarse en el laboratorio y en el campo. Por ejemplo, pueden añadirse concentraciones crecientes del contaminante para estudiar sus efecto sobre los organismos y/o, en el caso de los estudios de campo, pueden trasplantarse dichos organismos a zonas contaminadas para ver sus efectos.

Aproximaciones multi-específicas

No es fácil, por no decir imposible, controlar los cambios ambientales de un territorio mediante el seguimiento de una sola especie. Por lo tanto, es lógico que se seleccione una batería de organismos. Por ejemplo, James Karr propuso en 1981 el uso de un *índice de integridad biótica* (conocido como IBI, Index of Biotic

Integrity) con el que clasificaba la integridad de los ríos según la estructura de las *comunidades* de peces. A partir de las comunidades típicas de los lugares no alterados (máxima integridad) valoraba el deterioro creciente de los ríos mediante la pérdida de especies sensibles, la desaparición de ciertos depredadores, el aumento de formas omnívoras, la escasez de ejemplares más viejos o el incremento de las especies introducidas. Esta aproximación, que requiere un buen conocimiento del significado de cada grupo de organismos en el proceso de deterioro, ha tenido mucho éxito en la caracterización de los ríos y ha sido también utilizada en comunidades de plantas, macro-invertebrados o aves (Niemi y MacDonald 2004).

Pero estas aproximaciones se basan en la comparación del sistema ecológico estudiado con un estado de referencia que puede desconocerse. Por eso, han continuado las propuestas sobre el uso de varias especies partiendo de otros supuestos. Robert Lambeck (1997) propuso, por ejemplo, el uso de un conjunto de especies para monitorizar la evolución de los territorios australianos objeto de una explotación agrícola, forestal y ganadera. Para ello sugirió que se identificasen las especies más sensibles a la fragmentación de los hábitats, la escasez de ciertos recursos, las dificultades de dispersión o la incidencia de ciertos procesos limitantes (fuego, especies invasoras o sobre-pastoreo). Y sobre la información aportada a través del seguimiento de cada una de esas especies, aconsejó definir una estructura y uso del territorio que garantizase su supervivencia indefinidamente (figura 9.2). Daniel Simberloff (1997) y Reed Noss (1999) ampliaron esta visión sugiriendo la inclusión de las *especies clave* en este seguimiento, lo que nos retrotrae a la necesidad de conocer la importancia de su papel en los sistemas ecológicos donde se integran (capítulo 8). El deterioro de una *especie clave* (o *dominante*) es, sin duda, un problema grave para el mantenimiento de la salud de un ecosistema y la conservación de las especies que alberga, por lo que su seguimiento tiene un interés especial.

Especies sombrilla

Ya hemos dicho que las *especies sombrilla* tienen unos requerimientos ambientales que engloban los de aquellas especies que representan (figura 9.2). Si además tienen grandes requerimientos espaciales y bajas densidades, su conservación garantizará la protección de muchísimos individuos de las especies más densas con las que ocupan un mismo territorio (Caro y O'Doherty 1999). Recordemos que un oso pardo (*Ursus arctos*) recorre en sus movimientos rutinarios un área miles de veces más grande que la necesitada por un topillo (*Microtus* sp.; figura 3.7). Pese a lo atractivo de la idea, su aplicabilidad no ha dado resultados

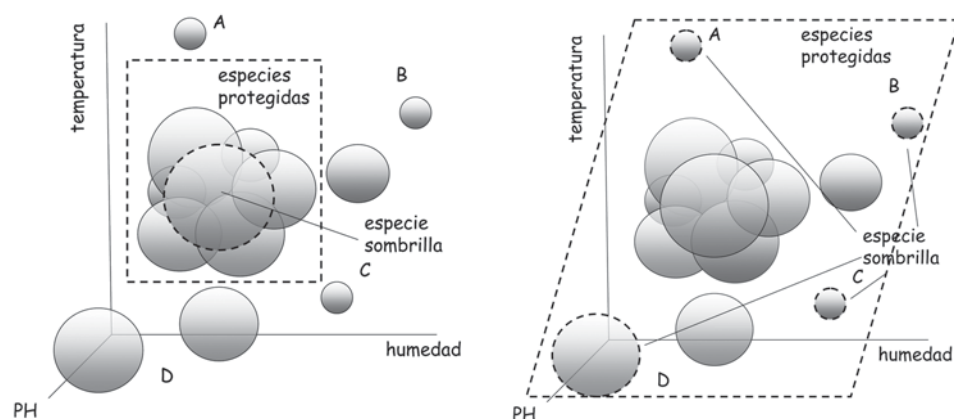


Figura 9.2. *Aproximación multi-específica. Izquierda.* Las especies sombrilla tienen un nicho que solapa con el de otras especies. De esta forma, la conservación de las condiciones ambientales que les son propicias garantizan la conservación del resto de organismos (las esferas representan el nicho de diferentes especies en un hipotético espacio tridimensional definido por la temperatura, la humedad y el pH del suelo). Aquellas que presentan preferencias muy dispares (A,B,C y D), quedan fuera del amparo de la especie sombrilla. *Derecha.* La aproximación multi-específica rastrea los requerimientos de varias especies con necesidades extremas (A, B, C y D) que encapsulen los requerimientos de toda la comunidad. Conservándolas es posible proteger al conjunto del sistema.

concluyentes pues ya sabemos que los requerimientos de una especie no siempre engloban a los de muchas otras. Por ejemplo, una revisión de 20 estudios en los que se analizó el efecto de las *especies sombrilla* (con aproximaciones uni o multi-específicas) sobre la conservación de otros taxones dio resultados desiguales: en 5 fueron efectivas, en 12 tuvieron una utilidad limitada a ciertos grupos y en 3 fueron inefectivas (Roberge y Angelstam 2003). Entre las especies que demostraron ser efectivas estaba el urogallo (*Tetrao urogallus*), útil para definir áreas de conservación para las aves amenazadas de los bosques de coníferas de Suiza; o el uso de unas cuantas especies de mariposas para seleccionar lugares para la conservación de otros muchos lepidópteros en Estados Unidos. Entre los de eficacia limitada estuvo la selección de áreas adecuadas para el oso pardo (*Ursus arctos*) en las Montañas Rocosas, que no solaparon bien con las de otros mamíferos, anfibios, reptiles, aves y comunidades de plantas. Y entre los ineficaces, destacó el uso generalizado de los mamíferos para definir las áreas interesantes para la conservación de los invertebrados. Una conclusión interesante fue que, en general, las aproximaciones multi-específicas eran más eficaces que las mono-específicas. Revisiones ulteriores han obtenido patrones similares, con luces y sombras en la efectividad de este procedimiento. Esta situación se atribuye a la falta de estudios empíricos con grupos dispares donde se analicen mejor los rasgos de las especies sombrilla que las hacen buenas indicadoras de los requerimientos de otros taxones próximos o distantes (Branton y Richardson 2010).

Especies bandera

Algunas especies sombriamente se caracterizan porque sus poblaciones presentan unos requerimientos territoriales tan grandes que su conservación implica la protección de muchos otros organismos de necesidades espaciales más limitadas (Simberloff 1997). Los grandes vertebrados, a quienes los amigos de la jerga dura gustan denominar *megavertebrados carismáticos* (ballenas, elefantes, osos, leones...), son los clásicos representantes de este grupo de especies. Además, presentan la ventaja añadida de suscitar en la opinión pública un interés superior al de otros organismos menores. ¿Quién no se ha dejado impresionar por el tamaño de las ballenas, la majestuosidad de los elefantes o el elegante vuelo de las águilas? ¿Quién no conoce el anagrama del oso panda y se entristece por el declive de tan entrañable criatura (figura 9.3)? Pero los grandes vertebrados no son los únicos que se han beneficiado de este plus de atención. Recordemos que una de las más veteranas organizaciones conservacionistas (Sierra Club de California, 1892; capítulo 1) se creó para proteger a las gigantescas secuoyas.



Figura 9.3. *Papel simbólico de las especies en conservación.* Las especies grandes y llamativas (como ciertos vertebrados o algunas especies de árboles), que atraen la atención y suscitan la simpatía de una sociedad cada vez más interesada en proteger a la naturaleza, han sido utilizadas en los logotipos de muchas prestigiosas organizaciones conservacionistas.

Estas especies, que fascinan a las sociedades urbanas por representar la esencia de los territorios más vírgenes e inalterados, incluso los restos espectaculares de una historia de interacciones ya pasadas (lo “barroco” de la naturaleza, según expresión de Ramón Margalef 1980), son conocidas como *especies bandera*. Con ellas es más fácil conseguir los apoyos sociales, políticos y económicos necesarios para desarrollar las labores de conservación que frecuentemente se niegan a otros organismos. Se trata, sin duda, de una aproximación sociológica y no biológica aunque su uso mediático no debiera considerarse algo torticero (hay quien las define como un “anzuelo social” al servicio de ciertos conservacionistas). El hecho de que los osos, leones y elefantes gusten a nuestros conciudadanos

no es ningún demérito. Se trata de una singularidad cultural cuyo origen se remonta sin duda a nuestros tiempos cavernarios y que debe utilizarse con sinceridad y sin complejos a la hora de activar medidas conservacionistas. Otra cosa bien distinta es no reconocer el carácter subjetivo y arbitrario de la simpatía que suscitan, frecuentemente alejada de criterios más objetivos (Martín-López *et al.* 2007), o las injustas consecuencias sobre la conservación de otros organismos tan interesantes e importantes pero menos glamurosos a los ojos de nuestros conciudadanos (Cardoso *et al.* 2011).

Pese a su utilidad objetiva en un contexto de degradación galopante de la biodiversidad, no se deben ocultar sus contradicciones (Simberloff 1997). En primer lugar, porque las especies objeto de nuestra atención pudieran ser excesivamente originales en sus requerimientos de hábitat y no compartir con el resto de organismos asentados en su territorio los beneficios de nuestras medidas conservacionistas (ver arriba). Además, al medir el éxito de nuestra gestión mediante la evolución de sus poblaciones se corre el riesgo de intervenir activamente en su beneficio exclusivo (creación de refugios, mejora del hábitat, aporte de nutrientes, etc.) olvidándonos —incluso perjudicando— al resto de las especies. En tercer lugar porque, desaparecidas las especies carismáticas, pudiera perder interés a los ojos de nuestros conciudadanos la siempre costosa conservación de los territorios que las mantienen. ¿Qué haremos con un área protegida para conservar unos tigres si estos desaparecen?

Diagnóstico de los problemas



Mariposa ochenta y ocho
(*Diaethria anna*)

*Para solucionar los problemas de conservación de las especies
tenemos que diagnosticar las causas de su declive.
Hay que saber que la degradación y fragmentación del hábitat,
la sobre-explotación de sus poblaciones o el efecto
de la hibridación y la endogamia crean sinergias perversas
que terminan por eliminarlas.*

Capítulo 10. Gestión del territorio

*Al fin entro en la selva. Me gusta el espectáculo de los árboles.
Pero la carretera es demasiado lisa y los pueblecitos que han
venido a instalarse en ella desde su construcción
demasiado civilizados.*

Michel Leiris (1934)

El África Fantasmal. De Dakar a Yibuti.

Pre-Textos, Valencia

Introducción

El *territorio* es el espacio donde trabajamos en la conservación de las especies, el lugar donde hemos de diagnosticar las causas de su declive y proponer soluciones compatibles con otros intereses y preferencias. Un quehacer que encaja bien en los objetivos prácticos de la *ordenación del territorio*, una aproximación multidisciplinaria a la gestión de los recursos naturales donde trabajaremos bajo el escrutinio de los agentes sociales implicados y las autoridades que les representen.

La *ordenación del territorio* busca una integración espacial armónica de las interacciones del hombre con su entorno, lo que implica organizar el uso del espacio buscando la mejor ubicación de las zonas urbanas, las vías de comunicación, las áreas agrícolas o los espacios protegidos. Se concreta en *planes de ordenación* donde se plasman aquellas estrategias que garanticen un desarrollo socioeconómico equilibrado, la mejora de la calidad de vida de las personas, la gestión responsable de los recursos naturales y la protección del medio ambiente. Por eso, se considera que estos planes son la expresión espacial de la política económica, social, cultural y ecológica de cada sociedad.

En condiciones ideales, los planes de ordenación de un territorio debieran ir acompañados de una *evaluación ambiental estratégica* que analice a gran escala el impacto de los diferentes planes de intervención sobre el territorio, considerando sus sinergias y efectos acumulativos. Por ejemplo, la legislación europea (Directiva 2001/42/CE) obliga a elaborar un informe donde se identifiquen y valoren dichos problemas, haciéndolos públicos a los sectores socio-económicos afectados. Se crea así un sistema de alerta precoz que permite detectar a tiempo potenciales problemas o conflictos de intereses (Gómez Orea 2007). Estas evaluaciones sirven, por lo tanto, para acotar el desarrollo de futuras intervenciones a menor escala

que, a su vez, serán objeto de *evaluaciones de impacto ambiental* individualizadas (capítulo 17). Todo ello implica la existencia de una legislación que regule estas actividades, la voluntad de trabajar de forma transparente y la presencia de estructuras de decisión que controlen el cumplimiento de sus recomendaciones.

En este contexto, y como participantes en los diagnósticos dirigidos a un uso del territorio compatible con la conservación de las especies, deberemos tener presentes dos principios de actuación.

Principios de precaución y prevención

El *principio de precaución* nos indica cómo hemos de actuar ante la falta de certezas, algo habitual en la aplicación del método científico a la conservación de las especies (capítulo 1). Busca evitar el riesgo de que se produzcan daños graves o irreversibles por falta de información científica suficiente. Está reconocido como criterio de decisión por el Consejo de Europa (desde la reunión de Niza en 2000) y constituye uno de los núcleos argumentales de la Declaración de Río sobre Medio Ambiente y Desarrollo (1992; apartado 15). Dicho principio (también utilizado en medicina) formaliza la idea de que no se debe esperar hasta que se tenga certeza del daño producido por una intervención pues puede ser demasiado tarde (Cooney 2004). Es lógico que su aplicación sea siempre controvertida pues se enfrenta a los intereses de quienes promueven las intervenciones problemáticas. El *principio de prevención*, por su parte, se aplica para evitar o atenuar los daños conocidos de una determinada acción. Mucho de lo comentado en los capítulos siguientes de este libro tiene que ver, precisamente, con los conocimientos acumulados sobre los efectos de ciertas intervenciones sobre las especies y la forma de evitarlos.

La consideración del territorio como marco espacial de nuestro trabajo nos plantea también dos aspectos previos. En primer lugar, deberemos evaluar si sus límites espaciales son coherentes con nuestros objetivos de gestión. En segundo lugar, tendremos que ilustrar ante nuestros interlocutores el interés conservacionista de las especies que lo habitan.

Delimitación espacial

La delimitación espacial del territorio gestionado debiera estar condicionada por criterios ambientales. Recordemos que muchos sistemas ecológicos tienen límites difusos y una estructura espacial heterogénea, con parcelas de menor tamaño contenidas en otras más amplias donde los procesos y las especies asociadas ac-

túan a diferentes velocidades (figura 3.2). Esta imbricación de escalas espaciales y temporales puede ser abordada desde la perspectiva de la *ecología del paisaje* (Forman y Godron 1986), una disciplina que ve al territorio como un cambiante caleidoscopio de parcelas dispares (bosques, ríos, pastos, cultivos, ciudades, carreteras, embalses, etc.), con diferente régimen de perturbaciones, que albergan diferentes comunidades de especies y que interactúan entre sí a través de flujos diversos (figura 10.1). En tal escenario, nuestro objetivo será identificar las diferentes escalas espaciales de actuación con el fin de garantizar el funcionamiento de los procesos ecológicos esenciales y la supervivencia de las especies (Folke *et al.* 2004).

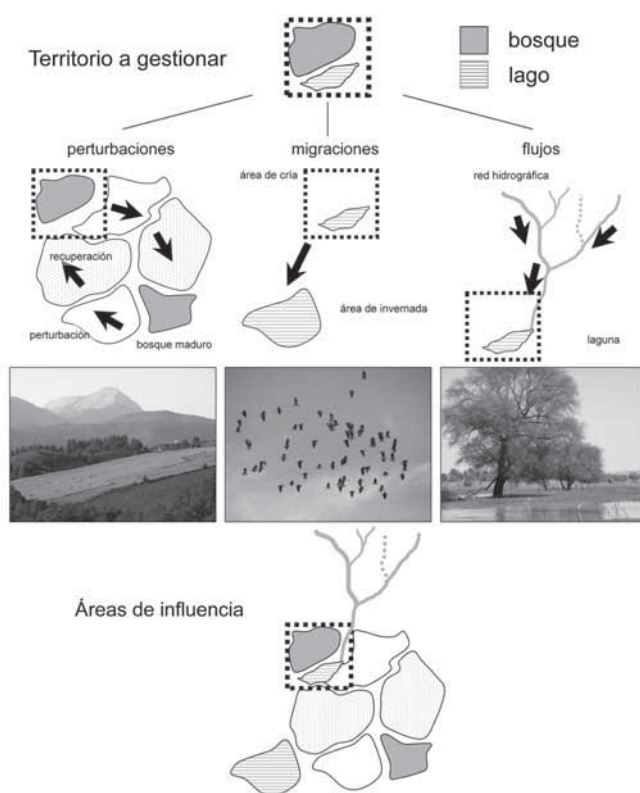


Figura 10.1. *Conexiones espaciales y temporales del territorio gestionado.* Arriba. La gestión de un territorio (cuadro punteado) implica el manejo de un bosque desarrollado y un lago. Para ello, hemos de considerar el alcance espacial de los procesos que garantizan su mantenimiento a largo plazo. Centro. Por ejemplo, la sola protección del bosque maduro pudiera no garantizar su recuperación tras un incendio si no se conservan parcelas en diferentes estados de desarrollo desde donde puedan llegar las especies vinculadas a la sucesión forestal; la conservación de una especie migratoria no se consigue solo con la protección de su área de cría pues ha de considerarse también el conjunto de sectores que conforman su circuito migratorio; y la conservación de una laguna solo es posible si se garantiza el flujo de agua de toda una cuenca hidrográfica. Abajo. Se representan las áreas de referencia que deberían ser consideradas para realizar una gestión adecuada del territorio.

Desgraciadamente, la delimitación espacial del territorio gestionado suele ser el resultado de decisiones políticas o administrativas. De hecho, el Diccionario de la Lengua Española (2001) define el *territorio* como la “porción de la superficie terrestre perteneciente a una nación, región, provincia, etc.”. Esto suele implicar que la gestión de una especie compartida por diferentes administraciones requiera una actuación coordinada. Es un viejo problema que comenzó a abordarse en 1932, inicio del Programa de Áreas Protegidas Transfronterizas (<http://www.tbpa.net/index.php>) dirigido a coordinar la conservación de especies o procesos que no conocen fronteras (cuadro 19.2). Esta limitación fue también abordada a escala europea en la Convención sobre Evaluación de Impacto Ambiental en Contextos Transfronterizos celebrada en Espoo (Suecia) en 1991, germen de la actual directiva que consagra la necesidad de realizar evaluaciones ambientales estratégicas a escalas amplias (ver arriba).

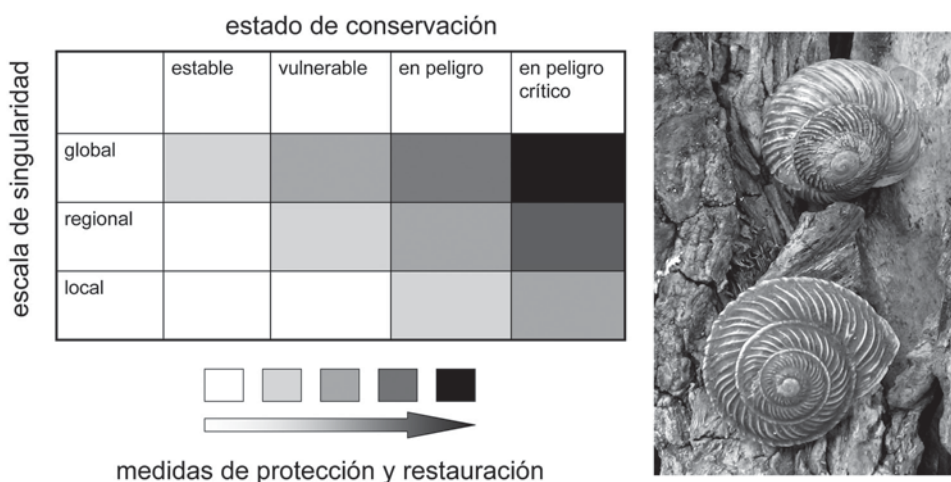


Figura 10.2. Valoración conservacionista de las especies de un territorio. Matriz para la caracterización del interés conservacionista de las comunidades de especies y la conveniencia de adoptar medidas de protección y restauración. En el eje de ordenadas se valora su singularidad filogenética a diferentes escalas geográficas (máximo valor para las comunidades con especies únicas a escala global) y en el de abscisas el grado de amenaza (máximo valor para los taxones más amenazados; Noss 1999). Se representa a dos caracoles endémicos de Canarias (*Canariella canariensis* y *Canariella canariella*; familia Hygromiidae).

Interés y apremio conservacionista

La valoración del interés conservacionista de las especies de un territorio suele basarse en tres tipos de criterios. En primer lugar, desde un planteamiento utilitarista, se puede considerar su *valor de uso* directo, los *servicios ambientales*

que nos brindan o su utilidad en un futuro más o menos lejano (tabla 2.1). Se trata de una buena vía de actuación si logramos vincular el aprovechamiento de determinadas especies o sistemas ecológicos con la conservación indirecta de otros muchos organismos (capítulo 2).

En segundo lugar, se puede analizar la singularidad y escasez de las especies que componen sus comunidades para plasmar objetivamente el interés de protegerlas. Desde esta perspectiva, un territorio tendrá tanto más *interés conservacionista* cuanto más amenazadas e irremplazables sean las especies que lo pueblan. Por ejemplo, si nuestro territorio alberga especies en peligro a escala global, deberemos defender con energía su excepcionalidad (figura 10.2). Un repaso a la lista roja de las especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (www.iucnredlist.org/; figura 3.7) nos informará pronto sobre la situación de muchos organismos, aunque hemos de recordar que no todos los grupos han sido suficientemente analizados (tabla 4.2). Estos análisis pueden desarrollarse también a escalas nacionales o regionales, utilizando los catálogos de especies amenazadas elaborados por las diferentes administraciones. Estos cambios de escala suelen producir situaciones paradójicas y frecuentemente conflictivas: una especie amenazada a escala mundial puede ser muy abundante a escala local o regional con lo que las autoridades implicadas intentarán evitar las limitaciones impuestas por su conservación. Y una especie abundante a escala global puede ser rara a escala local (ocurre frecuentemente con las poblaciones que ocupan áreas periféricas al grueso de la distribución de la especie) y gozar de una protección impensable en otros escenarios (Carrascal y Palomino 2006).

En tercer lugar, es posible que los territorios sobre los que trabajemos estén encuadrados en alguna de las *áreas de interés conservacionista* identificadas por la comunidad científica internacional de acuerdo con diferentes criterios (cuadro 10.1). Y esto puede ser un sólido punto de apoyo para defender la necesidad de iniciar medidas de gestión dirigidas a conservar su bagaje natural.

Además del *interés conservacionista*, es importante considerar el apremio por evitar pérdidas irreversibles: no es lo mismo gestionar una comunidad de especies amenazadas que permanezca estable y sin perspectivas objetivas de riesgo que cuidar de otra similar pero en peligro inminente de desaparición. Por eso, suele hablarse de *estrategias preventivas y reactivas* (Brooks *et al.* 2006). Las primeras (las ocho primeras del cuadro 10.1), tratan de anticiparse a los problemas de conservación solicitando la protección de las áreas identificadas. Las segundas (las dos últimas del cuadro 10.1), tratan de atajar los riesgos que las amenazan mediante intervenciones rápidas y explícitas. Ambas aproximaciones son complementarias pues la identificación de las áreas más interesantes no excluye una reacción contundente para evitar su deterioro ante un peligro obvio. Es lógico

que las situaciones reactivas añadan una presión adicional a nuestro trabajo pues, si no actuamos eficazmente, es fácil que se pierdan especies irremplazables.

Cuadro 10.1. Algunos programas de identificación de áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad. Desde hace años se vienen proponiendo estrategias de priorización del interés conservacionista de diferentes lugares del planeta. A continuación se citan algunas de ellas y se comentan sus objetivos (basado en Brooks *et al.* 2006; ver UNEP-WC 2010).

1. Centros de diversidad vegetal (*Centres of Plant Diversity*). Selecciona áreas de gran riqueza de plantas por unidad de superficie.
2. Países megadiversos. (*Megadiversity countries*). Selecciona países de alta riqueza de especies.
3. Bosques de frontera. (*Frontier forests*). Busca conservar los últimos bosques vírgenes.
4. Ecorregiones globales G200 (*Global 200 ecoregions*). Selecciona una muestra variada de los hábitats más interesantes del planeta.
5. Puntos calientes de biodiversidad. (*Biodiversity hot spots*). Selecciona territorios con la mayor riqueza de especies por unidad de superficie.
6. Áreas endémicas para las aves (*Endemic bird areas*). Prioriza las áreas con mayor número de especies endémicas de aves.
7. Lo último salvaje (*Last of the wild*). Busca conservar los últimos lugares amplios y salvajes. E. W. Sanderson 2002.
8. Áreas salvajes de alta biodiversidad (*High-biodiversity wilderness areas*). Selecciona áreas de alta diversidad, poco fragmentadas y con baja densidad humana.
9. Ecorregiones en crisis (*Crisis ecoregions*). Prioriza la conservación de los ecosistemas más amenazados.
10. Centros de extinción inminente (*Centers of imminent extinction*). Cartografía lugares concretos donde hay especies a punto de extinguirse.

Clasificación internacional de las áreas importantes para la conservación

La guía elaborada por la UNEP-WC (2010) desvela una gran variedad de inventarios dirigidos a la protección de áreas singulares que pueden ayudarnos a ilustrar el interés conservacionista del territorio objeto de estudio (cuadro 10.1). Sin embargo, no debíamos olvidar dos aspectos importantes. En primer lugar, como hemos indicado anteriormente, cada escala tiene su propio nivel de análisis por lo que no hay que embelesarse con los oropeles concedidos por la calificación conservacionista internacional del área analizada. La desaparición del último bosque o marjal de un municipio es, pese a la potencial vulgaridad de sus componentes, una pérdida grave a su escala ya que, de repetirse el patrón, puede suponer

la pérdida regional o global de sistemas ecológicos enteros con sus correspondientes especies (figura 3.2). En segundo lugar, hemos de recordar que estas clasificaciones han sido establecidas con diferentes criterios científicos o administrativos por lo que sirven para resaltar diferentes objetivos conservacionistas. Ilustremos con dos ejemplos el carácter complementario de estas aproximaciones.

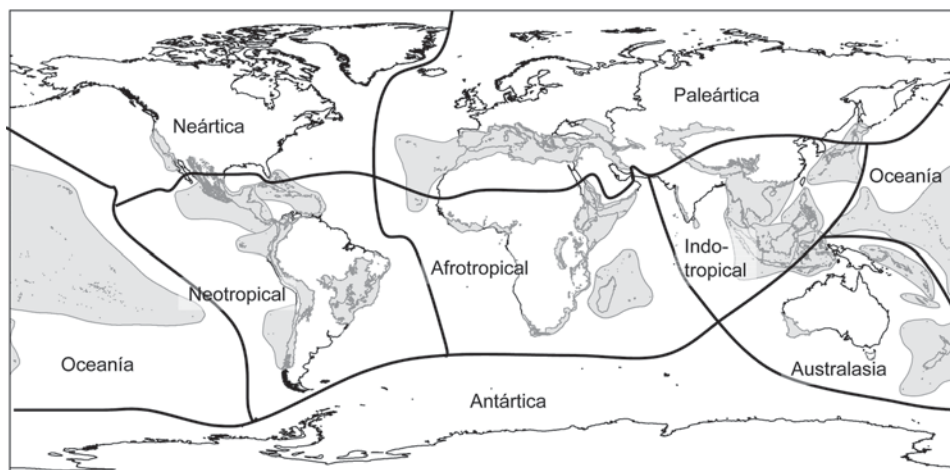


Figura 10.3. *Puntos calientes de la conservación.* Distribución de las áreas (sombreado gris) en las regiones biogeográficas del planeta donde se ubican los enclaves con mayor riqueza de especies. Estos lugares, que ocupan el 2,3% de la superficie de tierra emergida, concentran el 42 % de las especies de vertebrados terrestres y el 50% de las plantas vasculares (Myers *et al.* 2000; www.biodiversityhotspots.org/).

Los puntos calientes de la biodiversidad

Hay regiones que albergan una gran variedad de especies únicas e irremplazables. Atendiendo a este criterio, Norman Myers y colaboradores delimitaron 34 áreas que mantienen un espectacular porcentaje de las especies de plantas y vertebrados del planeta (figura 10.3). Es lógico asumir que su conservación sea algo importante a escala internacional. Especialmente si consideramos que muchos de estos *puntos calientes* están siendo alterados a una velocidad alarmante por situarse en áreas muy productivas y codiciadas por el hombre. Por lo tanto, desde esta aproximación, no es lo mismo defender la conservación de las especies en un territorio de la rica ceja de selva andina (¿Sabían que Colombia alberga el 20% de las especies de aves del planeta?) que en las llanuras centrales de Norteamérica. Recordemos como ejemplo que el bosque de Kakamega (Kenia), ubicado en el *hotspot* de África oriental (figura 10.3), alberga en sus 240 km² más especies de árboles que toda Europa (figura 3.5). Pero, pese a su indudable interés, la protección de estos puntos calientes

debe ser completada con otras aproximaciones menos selectivas por dos razones. En primer lugar, porque ya sabemos que la distribución de la riqueza de especies de un grupo taxonómico no siempre representa lo que ocurre con otros grupos (figura 7.6). De hecho, hay taxones enteros cuya distribución planetaria no se corresponde con estos *hotspots*. Y, en segundo lugar, porque estos *puntos calientes* ocupan áreas restringidas que no recogen la mayoría de los ambientes de nuestro planeta, como muchas de las selvas intertropicales, las sabanas o los desiertos, por no referirnos al mar, ese gran desconocido (cuadro 4.2). Por eso, se reclama la necesidad de inventariar de forma más equitativa la diversidad biológica a escala internacional.

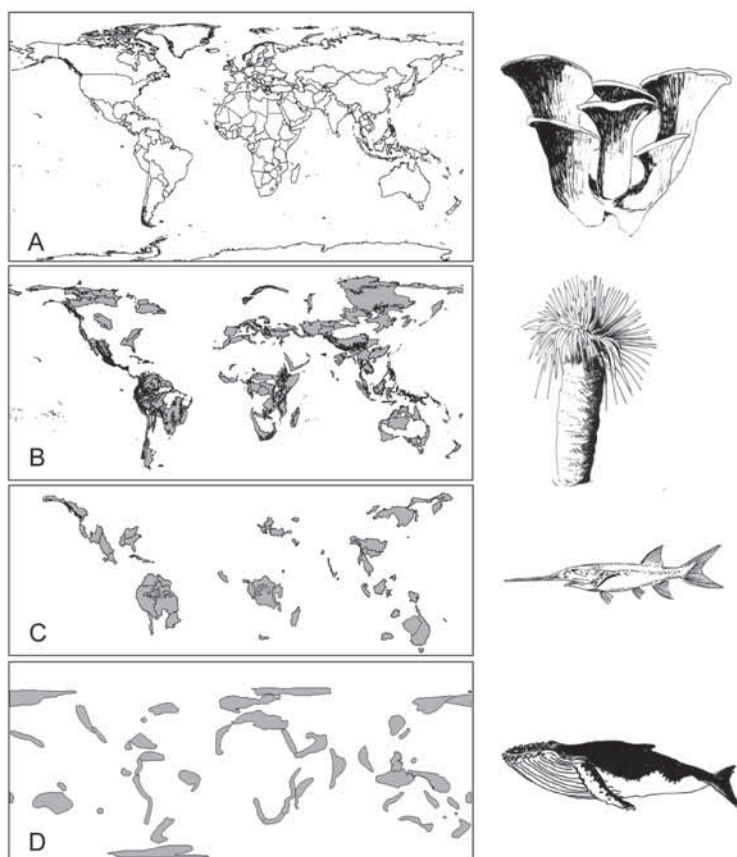


Figura 10.4. Ecorregiones. Distribución de las 238 ecorregiones más representativas de nuestro planeta de acuerdo con WWF. A. Límites administrativos de los países más extensos. B. Ecorregiones terrestres. C. Ecorregiones dulceacuícolas (cuencas hidrográficas). D. Ecorregiones marinas (fuente WWF). Se representan cuatro especies características de estas ecorregiones: el hongo *Pleurotus nebrodensis* endémico de Sicilia y típico de la ecorregión de los bosques y matorrales mediterráneos; una puya andina (*Puya raimondii*), característica de la puna seca de los Andes; un pez espátula (*Polyodon spathula*) habitante de la cuenca del Missisipi y una yubarta (*Megaptera novaeangliae*), que migra entre diferentes ecorregiones marinas del Pacífico y del Atlántico.

Las ecorregiones

El inventario de *ecorregiones* promovido por WWF es una estrategia que responde bien a estos objetivos (figura 10.4). Asume que “solo conservando la mayor variedad de hábitats del planeta será posible conservar la mayor variedad de especies, incluidas las más amenazadas, así como el conjunto de comunidades y ecosistemas” (Olson y Dinersten 1998). Además, propone una metodología básica con la que delimitarlas y gestionarlas (Grumbine 1994): 1) deberán abarcar una región lo suficientemente grande como para permitir gestionar una muestra representativa e interrelacionada de sus sistemas ecológicos; 2) conservarán los procesos ecológicos y evolutivos que garanticen el normal funcionamiento de sus sistemas biológicos; 3) mantendrán en el tiempo poblaciones viables de todos los organismos que las ocupen; 4) garantizarán, a través del tamaño y características del territorio conservado, la *resiliencia* de sus ecosistemas a las perturbaciones humanas y 5) integrarán los usos humanos de ese territorio en el resto de objetivos conservacionistas. Todos estos requisitos definen un escenario adecuado para trabajar de forma integradora en la conservación de las especies. Sabemos, sin embargo, que la realidad no es tan complaciente.

Cuadro 10.2. Participación ciudadana.

La elaboración y gestión de los *planes de ordenación del territorio* suele ser un atributo de las administraciones públicas. A ellas les corresponde prever los abusos y desarrollar los mecanismos de protección, atenuación y compensación de los impactos. En este contexto, el papel de los agentes sociales es crucial y frecuentemente contradictorio. En unos casos, demandarán intervenciones que generen impactos sobre las especies. En otros, reclamarán un desarrollo compatible con la conservación. Las *organizaciones no gubernamentales* suelen desempeñar un papel muy relevante en estos debates y son esenciales como contrapeso de otros intereses al contar con un creciente apoyo social. Además, alrededor de este cambio cultural se han creado nuevas estrategias de protección. Por ejemplo, muchas empresas extractivas o contaminantes buscan un *certificado de sostenibilidad* emitido por alguna organización conservacionista prestigiosa que avale su correcto comportamiento ambiental a los ojos de sus clientes. También se han desarrollado fórmulas de *custodia del territorio* por las que, a través de una organización que actúa como garante, los gestores de un territorio se comprometen voluntariamente a realizar un uso respetuoso de la naturaleza. Este es el contexto moderno en el que se trabaja para conservar a las especies: dentro y no fuera de los movimientos culturales, económicos y sociales que condicionan cualquier actividad humana.

Conservación del territorio

Las grandes áreas prioritarias para la conservación (como los *puntos calientes* o las *ecorregiones*) suelen carecer de figuras legales que obliguen conservarlas. Son iniciativas de investigadores y organizaciones que no tienen por qué ser asumidas por las administraciones. Su inclusión en estos catálogos sirve, simplemente, para llamar la atención sobre su importancia a escala global y sólo recibirán alguna atención si las administraciones implicadas son sensibles a esos valores.

Afortunadamente, la mayoría de los países han firmado los diferentes convenios internacionales útiles para la conservación de las especies (tabla 1.1). Esto les obliga teóricamente a emprender medidas de conservación preventiva o

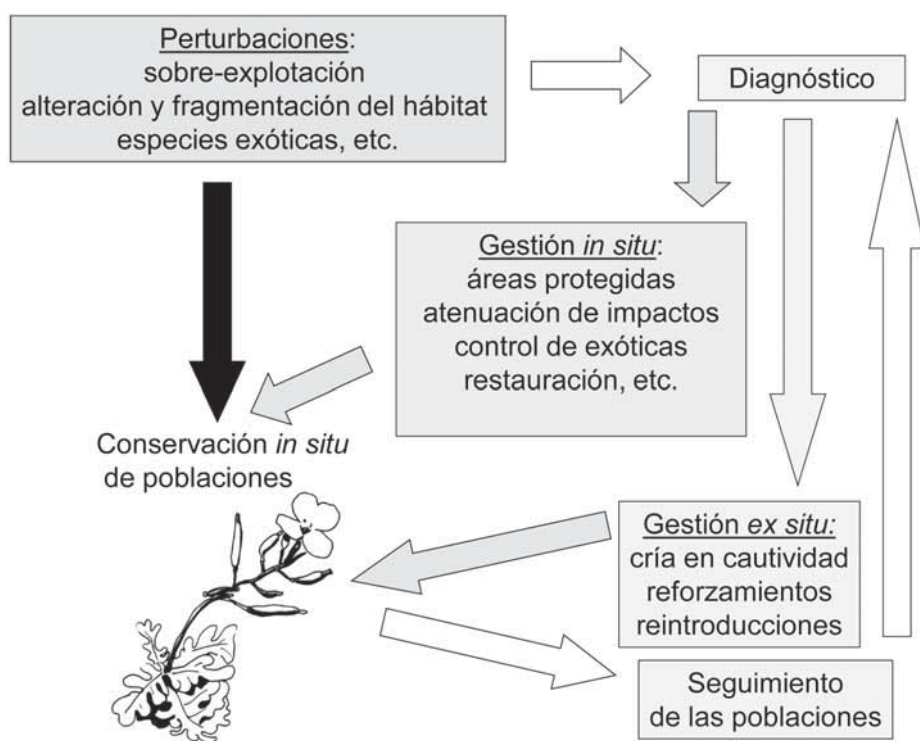


Figura 10.5. Manejo adaptativo y conservación de especies. El estudio de la respuesta de las especies a las perturbaciones producidas por el hombre en un determinado territorio nos permite establecer hipótesis con las que diseñar estrategias de gestión cuyos efectos pueden controlarse mediante el seguimiento de las poblaciones afectadas. La flecha negra representa el efecto de las perturbaciones sobre la especie, las grises las medidas de gestión dirigidas a solventarlas y las blancas el flujo de información que debemos generar para diagnosticar los problemas y comprobar la adecuación de las medidas adoptadas. Se representa a *Diplotaxis siettiana* (familia Brassicaceae), endemismo de la isla de Alborán (España) que, tras extinguirse en estado salvaje y gracias a la recuperación *ex situ* de sus semillas, ha sido reintroducida y es objeto de un plan de recuperación.

reactiva en los territorios que administran. En situaciones de legislación ambiental avanzada, estos aspectos han de incluirse en las evaluaciones y planes con las que se coordina la planificación territorial (ver arriba) e implican la creación de figuras legales de conservación homologables internacionalmente. La UICN (1994), por ejemplo, ofrece toda una gama de áreas protegidas diseñadas para cubrir diferentes objetivos (reserva natural estricta, área natural silvestre, parque nacional, monumento natural, área de manejo de hábitat, etc.), aunque hay otras estrategias de homologación internacional muy populares y extendidas, como las avaladas por la Red de Reservas de la Biosfera o la convención Ramsar. En todos estos casos, las administraciones implicadas en la creación y gestión de estos espacios naturales protegidos se comprometen a cubrir unos objetivos que suelen ser revisados periódicamente por los organismos internacionales implicados o los agentes sociales más interesados (cuadro 10.2). En algunos casos, estos procesos de verificación se realizan mediante la adhesión voluntaria de sus administradores a sistemas de evaluación de la calidad de gestión como EMAS (Eco-Management and Audit Scheme o Reglamento Comunitario de Ecogestión y Ecoauditoría) o ISO (International Organization for Standardization; ver Euro-parc-España 2008).

Planes de conservación de especies

Ya sabemos que el científico dedicado a la conservación de las especies ha de desenvolverse con prudencia en un campo donde convergen intereses muy variados. Será un privilegiado si su actividad viene avalada por una legislación ambiental avanzada y, más aún, si su trabajo es comprendido y aceptado por sus conciudadanos (capítulo 2). En este contexto, su papel consistirá en interactuar con otros profesionales para consensuar estrategias de conservación aceptables por el entorno social donde se trabaje. Aplicará el *principio de precaución* para advertir sobre los efectos desconocidos de ciertas actuaciones y empleará el *principio de prevención* para informar de lo que probablemente ocurrirá con las especies si se realiza una determinada intervención o persisten ciertos usos incorrectos. En algunos casos, además, es posible que su papel se vea realzado si las especies con las que trabaja, debido a un reconocimiento legal de su delicada situación, forman parte de *programas de conservación y recuperación* avalados y financiados por las administraciones competentes. En cualquier caso, el diseño de cualquier estrategia de gestión implicará siempre la aplicación de la lógica científica (figura 10.5): se estudiarán sus tendencias a través del seguimiento de sus poblaciones, se diagnosticarán las causas de su declive mediante la aplicación del método científico (hipótesis validadas a través del estudio de sus predicciones)

y se propondrán medidas de *conservación in situ* (es decir, atajando los problemas en el territorio considerado) o *ex situ* (en instalaciones ajenas al medio natural). El seguimiento, objeto del siguiente capítulo, servirá además para saber, siguiendo los presupuestos del *manejo adaptativo* (capítulo 1), si las medidas de gestión están ayudando o no a recuperar a las especies afectadas.

Capítulo 11. Prevención: seguimiento de las especies

Como somos tan notoriamente descuidados en lo de cuidar de los seres (...), no tenemos idea (realmente ninguna en absoluto) de cuántas especies han desaparecido definitivamente, o pueden hacerlo pronto, o nunca...

Bill Bryson (2003)

Breve historia de casi todo.

RBA, Barcelona

Introducción

La desaparición de las especies puede percibirse como algo rápido e imprevisto. En ocasiones, es un reflejo de la realidad: un vertido contaminante o un incendio forestal pueden acabar en pocas horas con las especies asentadas en un territorio dado. Sin embargo, la aparente rapidez con la que se alcanzan situaciones críticas puede responder a nuestra incapacidad para detectarlas a tiempo. Es frecuente que los agentes del cambio sean imperceptibles y que solo reparemos en la gravedad de la situación cuando, alcanzado un determinado umbral, los procesos se aceleren y el desplome de las especies sea imparable. Por eso, para evitar la desidia denunciada por Bill Bryson, es importante diseñar programas de seguimiento que nos ayuden a prevenir la desaparición de las especies. Es decir, controles periódicos de sus tendencias numéricas. Esta necesidad fue apuntada hace dos décadas por el Convenio sobre Diversidad Biológica de Río de Janeiro en 1992 (Artículo 7b: “*Procederá mediante muestreo y otras técnicas, al seguimiento de los componentes de la diversidad biológica...*”) y ha sido reiterada por la Agenda 21 desarrollada por el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente.

La información obtenida en los programas de seguimiento es muy útil: en el caso de las especies de interés comercial es básica para el diseño de los planes de explotación, en las especies plaga ayuda a prevenir sus irrupciones y en el campo de la conservación sirve para advertirnos del declive de las especies antes de que sea irreversible. Además, desde la perspectiva del *manejo adaptativo* (figura 10.5), es imprescindible para informarnos sobre la evolución de las especies tras una perturbación o sobre la eficacia de las medidas de gestión que hayamos adoptado.

Escasez de información

Pese a la importancia de los programas de seguimiento, resulta llamativa la escasez de este tipo de proyectos. De hecho, solo hay uno con vocación geográfica global (el Living Planet Index; Loh *et al.* 2008) que ilustra la evolución numérica de algunas poblaciones de vertebrados (figura 4.5). Otro gran proyecto de inventario general, el Consorcio para el Censo de la Vida Marina (cuadro 4.2), considera que el seguimiento de la abundancia de las especies marinas es una importante labor a desarrollar en un futuro inmediato aunque, por el momento, su principal objetivo sea el inventario de las especies marinas. El resto son aproximaciones parciales. Entre las que llevan varias décadas de seguimientos, podemos citar, por ejemplo, los controles de las poblaciones de aves en Norteamérica y Europa, el seguimiento de pulgones, polillas y mariposas en el Reino Unido o los controles de las poblaciones de peces objeto de explotación comercial en sectores septentrionales de los océanos Atlántico y Pacífico (Spellerberg 1993). Por lo demás, menudean aquí y allí los programas de seguimiento que incluyen plantas y animales y que distan todavía mucho de dar una visión comprensible de lo que está ocurriendo en el conjunto del planeta (tabla 11.1). Es particularmente grave la falta de programas de seguimiento en territorios que, como los situados en latitudes intertropicales, sufren hoy los mayores zarpazos del avance humano (capítulo 4). Estos sesgos taxonómicos y geográficos han llevado a Andy Dobson (2005) a comparar nuestros conocimientos sobre el deterioro de la biodiversidad con los que obtendríamos de los océanos si nos limitásemos a observar las olas. Si en el capítulo 4 comentábamos que la falta de taxónomos está haciendo invisible la desaparición de muchas especies, la falta de proyectos de seguimiento de sus poblaciones contribuye a acentuar aún más nuestro desconocimiento sobre lo que ocurre. Está todo por hacer y, en la medida de lo posible, deberemos de preocuparnos por organizar estos programas de seguimiento en los territorios que gestionemos. Sin ellos, es muy difícil que nos enteremos de los que ocurre.

Tabla 11.1. *Problemas y limitaciones del seguimiento de las poblaciones de organismos en la actualidad (Balmford et al. 2005).*

-
- Los datos disponibles no se han tomado para abordar el seguimiento de las poblaciones desde una perspectiva conservacionista.
 - Están muy sesgados geográfica y taxonómicamente.
 - Se encuentran dispersos y en formatos frecuentemente inaccesibles.
 - Faltan especialistas para estudiar la evolución de muchos grupos taxonómicos.
 - Hay poca información sobre los procesos subyacentes a los cambios detectados.
 - Faltan estudios interdisciplinarios y experiencias en la aplicación del *manejo adaptativo*.
-

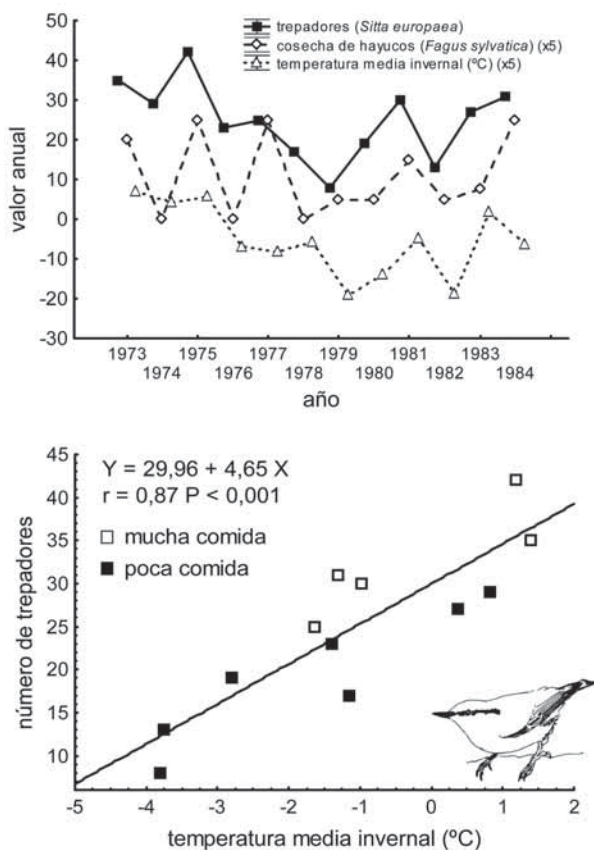


Figura 11.1 Cambio interanual de la población reproductora de trepadores azules (*Sitta europaea*) en los bosques de Stenbrouhult (Suecia). Arriba. Variación del número de trepadores reproductores, de la abundancia de hayucos (*Fagus sylvatica*) el otoño anterior (índice) y de las temperaturas medias durante el invierno previo. Abajo. Relación entre la temperatura invernal y la población de trepadores en la primavera siguiente de los doce inviernos de estudio. En blanco se marcan los cinco años con buena cosecha de hayucos. Estos resultados apoyaron la hipótesis de que la abundancia primaveral de trepadores dependía del efecto del rigor climático invernal sobre su supervivencia. Además, había un efecto positivo de la abundancia de hayucos pues, a igual temperatura, la supervivencia aumentaba en años con más comida (Nilsson 1987).

Seguimiento: ideas generales

Comencemos por afirmar la utilidad del seguimiento temporal de las especies en investigación biológica (Goldsmith *et al.* 1991, Clutton-Brock y Sheldon 2011). Es decir, su probada eficacia a la hora de obtener conclusiones relevantes sobre los factores que condicionan su biología (figura 11.1). Este es, después de todo, el objetivo último del seguimiento de las especies en un proyecto de conservación

(figura 10.5). También es importante indicar que los programas de seguimiento suelen diseñarse como protocolos de detección precoz con los que, tras detectar un cambio, se activa una investigación *ad hoc* para conocer lo que ocurre. Esta vocación preventiva tiene consecuencias metodológicas que afectan a la selección de las especies y al propio diseño del seguimiento.

Selección de especies. Aunque el seguimiento puede centrarse en el control de las especies amenazadas, es importante saber lo que ocurre con aquellas otras que, siendo hoy abundantes, pueden desplomarse en el futuro. Por eso, la mayor parte de estos programas se diseñan para controlar la evolución de aquellas *comunidades* de especies accesibles a nuestros conocimientos taxonómicos y métodos de estudio (recordemos el *concepto operacional de comunidad*; capítulo 7). Se ha propuesto el uso de plantas vasculares y aves como grupos más asequibles para realizar un seguimiento de la evolución planetaria de la biodiversidad (Pereira y Cooper 2006). Las primeras son importantes productoras primarias cuya abundancia y diversidad determinan la abundancia de muchos otros organismos. Cuentan, además, con experiencias y expertos suficientes para abordar tal reto. Las aves son fáciles de identificar y controlar, cuentan con muchos voluntarios dispuestos a hacerlo y acumulan experiencias muy rodadas en diferentes países (tabla 11.2). Además, dado su carácter migratorio, su seguimiento viene reforzado por diferentes convenios internacionales (tabla 1.1)

Diseño del muestreo. En su planteamiento más básico, el seguimiento de las especies consiste en el control rutinario de su abundancia para que, de rebasarse un umbral dado, salten las alarmas (Thomson *et al.* 1998). Para ello, se delimitan una serie de *estaciones de seguimiento (unidades de muestreo)* donde se evalúa periódicamente la abundancia de individuos. Se supone que esta *muestra* (el conjunto de n estaciones donde se controla la abundancia) representa lo que está ocurriendo en el territorio analizado. Aunque no tengamos un objetivo específico, ni trabajemos para comprobar una determinada hipótesis sobre lo que ocurre con las especies, es importante considerar la posibilidad de que una misma especie presente tendencias demográficas dispares en diferentes hábitats o territorios (tabla 11.2). De esto se deduce la conveniencia de que nuestro estudio cubra toda el área ocupada por las especies monitoreadas.

Estudio de la abundancia

La abundancia de las especies puede cuantificarse de varias maneras (Sutherland 2006). Hay ocasiones en las que se busca conocer la evolución del *tamaño de una población (N)*. Es decir, el número de individuos que ocupan una zona. Esto es posible en organismos tan grandes o escasos (árboles y arbustos,

grandes animales, nidos de aves raras, termiteros, etc.) que pueden ser registrados individualmente mediante geo-referenciación, marcaje, observaciones simultáneas o alguna técnica de identificación individual. Esta metodología también se aplica en especies que se concentran en lugares donde es fácil contarlas directamente, como ocurre con las aves acuáticas o coloniales, los rodales de árboles y arbustos, etc. En otras ocasiones, es imposible acceder a la totalidad de los individuos y optamos por las *estimas de densidad* (número de individuos por unidad de superficie) obtenidas en las *n unidades de muestreo* (u_i). Se obtiene así una *media* ($\bar{u}$; por ejemplo, número medio de individuos por km²):

$$\bar{u} = \sum u_i / n \tag{11.1}$$

que si se extrapola al conjunto del área del territorio (A) nos da el tamaño de la población (N):

$$N = \bar{u} \cdot A \tag{11.2}$$

Encajan aquí los censos en pequeñas parcelas o a lo largo de itinerarios donde contamos los individuos en una banda de recuento.

Tabla 11.2. *Seguimiento internacional de especies. Tendencias en la poblaciones de tres especies de aves en Europa Occidental en 2010. Cada especie presenta una tendencia general para Europa obtenida como resultado de la media ponderada de sus tendencias en cada país. Por ejemplo, las alondras decrecen uniformemente, los petirrojos aumentan o se mantienen salvo en Suecia y los zorzales, pese a presentar una tendencia media estable, reflejan un patrón heterogéneo. Datos tomados de BirdLife International (<http://www.birdlife.org>).*

	Alondra (<i>Alauda arvensis</i>)	Petirrojo (<i>Erithacus rubecula</i>)	Zorzal común (<i>Turdus philomenos</i>)
Europa	Disminuye (–)	aumenta (+)	Estable (=)
Por países:			
Noruega	–	=	+
Suecia	–	–	=
Dinamarca	–	=	=
Alemania	–	=	–
Holanda	–	+	+
Bélgica	–	=	–
R.Unido	–	+	=
Irlanda	–	=	=
Francia	–	+	+
España	–	+	+
Portugal	=	=	+

Sin embargo, en la mayor parte de los seguimientos de fauna, se utilizan los *índices de abundancia* (I_i), que son cantidades que reflejan las variaciones temporales o espaciales del tamaño de las poblaciones sin conocer realmente su verdadero tamaño (N). Estos índices se obtienen de las diferentes unidades de muestreo y se relacionan con el número de individuos realmente existentes (u_i) mediante un coeficiente (K). Es importante destacar que K (denominada *detectabilidad* o *capturabilidad*, según se basen las técnicas de censo en la observación o en la captura de los individuos) debe ser constante para que las variaciones de I reflejen las oscilaciones numéricas de la especie controlada:

$$I_i = K \cdot u_i \quad [11.3]$$

De esta forma, la abundancia de una especie se referirá al número de individuos contactados por Km. de recorrido, recolectados por hora de trabajo, capturados por trampa o, en el caso de ciertos animales esquivos, por los indicios detectados sobre el terreno (número de grupos fecales, daños en la vegetación, fototrampeo, etc.). Tienen la ventaja de ser fáciles de aplicar, lo que permite reunir grandes *tamaños de muestra* y una amplia distribución espacial y temporal del esfuerzo de seguimiento. Uno de los casos más espectaculares de aplicación de esta metodología es el del North American Breeding Bird Survey. Consiste en repetir cada año un itinerario de 24.5 millas en automóvil, por la mañana y en las fechas señaladas por los organizadores del seguimiento. En cada itinerario, el responsable del censo (normalmente un aficionado a las aves) realiza una parada cada media milla (50 estaciones de censo por cada itinerario) donde anota todas las aves vistas u oídas en un radio de 0.25 millas durante 3 minutos de observación. Este programa de seguimiento de aves comunes se inició en 1966 con 600 itinerarios distribuidos por toda Norteamérica. Hoy se controlan 3.000 itinerarios anualmente, que configuran una espléndida red de seguimiento de la evolución regional e interanual de las poblaciones de varios cientos de especies (Sauer *et al.* 2008).

Exactitud y precisión

Conviene recordar dos conceptos útiles en la evaluación de la calidad de los controles numéricos de las poblaciones. La *exactitud* es el grado de semejanza entre lo estimado y lo real. Las estimas inexactas pueden tener consecuencias graves cuando sobreestimen el tamaño de las poblaciones: pueden fomentar tasas de explotación excesivas en las especies comerciales (capítulo 12) o ignorar, por ejemplo, la situación crítica de una población.

La *precisión* es el grado de repetibilidad de los resultados obtenidos. En aquellas aproximaciones basadas en el cálculo de índices o densidades medias ($\bar{u}$)

a partir de los valores obtenidos (u_i) en n estaciones de censo, la precisión se suele estimar mediante el *error estándar (es)* de la media

$$es = s/\sqrt{n} \quad [11.4]$$

donde s es la *desviación típica*

$$s = \sqrt{s^2} \quad [11.5]$$

y s^2 la *varianza*

$$s^2 = \sum (u_i - \bar{u})^2 / (n-1) \quad [11.6]$$

A partir del *error estándar* podemos calcular la precisión mediante el cálculo de

$$\bar{u} \pm t_{0.05} es \quad [11.7]$$

donde $t_{0.05}$ es un estadístico (se obtiene de un tabla t -Student para $n-1$ grados de libertad y una $p=0,05$ o $p=0,01$, etc.). Asumiendo una distribución normal de la *muestra*, nos indica que cualquier nuevo cálculo de u_i tendrá una probabilidad menor del 5% (será del 1 % si seleccionamos $t_{0.01}$, etc.) de encontrarse fuera de sus valores extremos.

Estos intervalos de confianza son clave en cualquier programa de detección precoz pues nos permiten saber si la abundancia de las especies en un momento dado difiere o no significativamente de los valores detectados al inicio del control (figura 11.2). Como el error estándar está inversamente relacionado con el tamaño de la muestra [11.4], podemos incrementar la precisión aumentando el número de

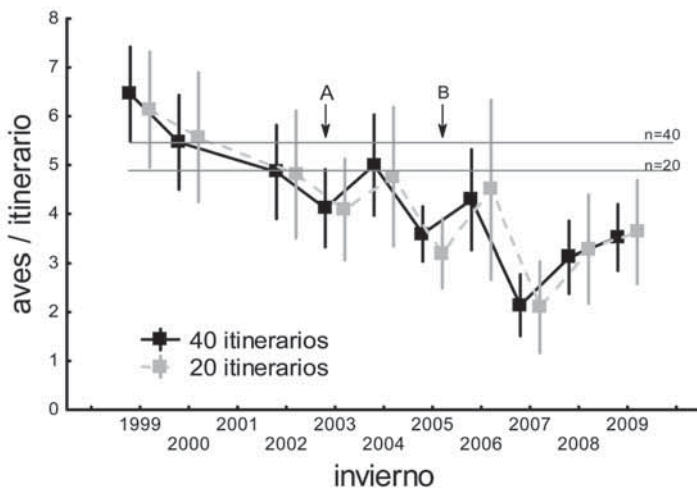


Figura 11.2. Efecto del tamaño de muestra sobre la precisión de los resultados. Un seguimiento puede detectar antes o después la existencia de diferencias significativas entre la abundancia anual y su nivel de referencia (primer año del seguimiento) según la precisión de sus estimas. Por ejemplo, el seguimiento de los petirrojos (*Erithacus rubecula*) invernantes en un bosque del sur de España con 40 itinerarios de censo dio una evolución similar a la detectada con la mitad de la muestra ($n=20$). Sin embargo, como el tamaño de la muestra afecta a la precisión (las barras verticales marcan el intervalo de confianza al 95 %), el primer diseño detectó la existencia de diferencias significativas antes (flecha A) que el segundo (flecha B).

estaciones de censo (n). Pero no siempre es fácil por limitaciones presupuestarias, de tiempo o de personal cualificado. Afortunadamente, podemos aumentarla recurriendo a la *estratificación del muestreo*.

Muestreo estratificado

Las especies presentan una distribución espacial heterogénea (capítulo 6), con sectores (*estratos*) donde cambia su abundancia (por ejemplo, una ardilla roja *Sciurus vulgaris*, un roedor forestal, ocupará solo los bosques y no se presentará en los ambientes deforestados; figura 11.3). Una vez definidos los estratos (esto implica conocer la biología de las especies o realizar un estudio preliminar), concentramos nuestro esfuerzo de censo (las n unidades de muestreo) en los que estén ocupados (¿Para qué censar ardillas en un pastizal?). Se combate así la *varianza* (s^2) asociada a la distribución heterogénea de las especies (valores muy cambiantes de u_i en la ecuación 11.6) aumentando la precisión de las estimas (figura 11.3).

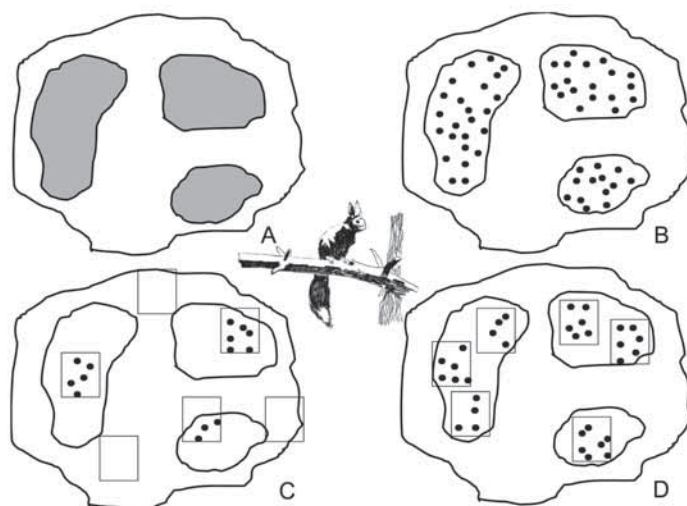


Figura 11.3. Ventajas del muestreo estratificado. En un área de 3.000 ha (A) cubierta por bosques (1.000 ha) y pastizales (2.000 ha), viven 54 ardillas (*Sciurus vulgaris*) acantonadas en tres bosques (B). Un muestreo al azar, con 6 parcelas de 100 ha, distribuirá el esfuerzo de censo por todo el área, ocupando sectores donde no hay ardillas (C). Un muestreo estratificado lo concentrará sólo en los bosques (D). El muestreo no estratificado (C) nos da una densidad media ($\pm$ e.s.) de $2,33 \pm 1,12$ animales/100 ha que, extrapolado a las 3.000 ha del área, estima una población de 69.9 individuos y un intervalo de confianza al 95% ($t_{0,05} = 2,01$, 5 g.l.) que oscila entre 9,6 y 137 individuos. El muestreo estratificado (D), sin embargo, nos da una media de $5,33 \pm 0,49$ animales/100 ha en los bosques (el error estándar ha disminuido notablemente) que, extrapolado a las 1.000 ha de esta vegetación, estima una población de 53 individuos con un intervalo de confianza al 95% que oscila entre 43 y 63 animales. El muestreo estratificado ha aumentado la precisión de nuestra estima.

Cuando se trabaja con varios estratos se les suele asignar un esfuerzo de muestreo diferente para mejorar nuestros resultados (Cochran 1977). Esta *asignación* puede ser proporcional a la superficie ocupada (por ejemplo, dedicamos el 80% de las unidades de censo al estrato A si supone el 80% del espacio ocupado por la especie y el 20% al B si ocupa el resto del territorio) una estrategia habitual cuando se controla simultáneamente un gran número de especies. Pero cuando se trabaja con una especie podemos asignar el esfuerzo en función de nuestra información sobre su distribución en el territorio gestionado. Esta se puede conocer mediante un muestreo previo e incompleto que nos oriente sobre las diferencias de abundancia entre estratos. Por ejemplo, si el estudio nos indica que hay una media de 2 y 4 individuos/unidad de muestreo en los estratos A y B, ponderaremos la asignación del esfuerzo de censo con el porcentaje de las superficies ocupadas por los estratos (80% y 20%). De esta forma, a los estratos A ($2 \times 80=160$) y B ($4 \times 20=80$) se les asignará, respectivamente, un 66 % ($160/(160+80)$) y un 33 % ($80/(160+80)$) de las estaciones de seguimiento.

La estratificación tiene, además, otras dos ventajas. En primer lugar nos permitirá obtener *índices ponderados* para tener una visión global de lo que ocurre. Estos índices se obtienen mediante una *media ponderada*

$$I_p = (\sum I_a \cdot A + I_b \cdot B) / (A+B) \quad [11.8]$$

donde I_a e I_b son los índices de abundancia de la especie en los estratos de cobertura A y B. Por ejemplo si una especie aumenta entre el año 1 y el 2 de 2 a 4 individuos detectados por km en el estrato A (8.000 ha) y disminuye de 6 a 3 en el estrato B (2.000 ha), su evolución media en el territorio gestionado será de 2,8 a 3,8 individuos por km después de ponderar los resultados (año 1: $(2 \times 8.000 + 6 \times 2.000)/(8.000 + 2.000) = 2,8$ individuos/km; año 2: $(4 \times 8.000 + 3 \times 2.000)/(8.000 + 2.000) = 3,8$ individuos/km).

En segundo lugar nos ayudará a conocer el comportamiento de las poblaciones en cada uno de los estratos que, después de todo, representan unidades de vegetación, sustratos líticos, tramos de río, etc. que las especies ocupan diferencialmente según sus preferencias (recordemos el *concepto tipológico de hábitat*; figura 6.3). Si las tendencias difieren según estratos será porque hay rasgos de los mismos que afectan diferencialmente a las especies. Pero si el comportamiento es similar, pensaremos en alguna causa que actúa a mayor escala afectando a la especie en todos los estratos por igual. Toda una invitación a investigar qué es lo que ocurre...

El seguimiento como experimento

El seguimiento de las especies no nos informa por sí mismo sobre las causas de las tendencias numéricas. Para diagnosticarlas se ha de recurrir al *método*

científico (capítulo 1). De esto se deduce que cualquier programa de seguimiento estará abocado a implicarse tanto en el estudio de las tendencias numéricas de las especies como en el diagnóstico de lo que ocurre (Nichols y Williams 2006). Aunque esto último suele realizarse *a posteriori* (por ejemplo, utilizando información sobre cambios en el clima, los usos del suelo, el impacto de ciertas perturbaciones, etc.), es útil preverlo con antelación diseñando subprogramas dirigidos a controlar las condiciones que afectan a las especies monitoreadas. Aunque esto es relativamente fácil cuando se trabaja sobre especies conocidas, puede presentar dificultades si se trabaja con muchas especies de requerimientos desconocidos o dispares. Es muy importante indicar, sin embargo, que no siempre es necesario esperar el paso de los años para acumular evidencias sobre los efectos de un agente de cambio: sus variaciones en el espacio pueden ayudarnos a comprender lo que ocurre. Por ejemplo, el conocimiento de los factores determinantes de la distribución del trepador azul (figura 11.1) pudiera haberse realizado en un solo año seccionando *estratos de muestreo* con diferentes temperaturas y abundancia de hayucos. En el capítulo 13 describiremos la forma de abordar este tipo de estudios mediante los denominados *experimentos observacionales*.

Seguimiento integrado

Las tendencias numéricas de las especies son la punta del iceberg, el resultado visible de otros procesos que subyacen en las poblaciones analizadas. Por ejemplo, los cambios ambientales responsables de su evolución numérica actúan directamente sobre su *condición corporal*, *mortalidad* o *éxito reproductivo*. Y el conocimiento de estos procesos es clave para realizar un buen diagnóstico de lo que ocurre (figura 11.4). Por ejemplo, hay una buena base documental de cómo la reducción numérica de las poblaciones de peces comerciales por sobrepesca afecta a su estructura de edades, eliminando a los adultos y aumentando la proporción de individuos jóvenes que, a su vez, pueden reproducirse peor comprometiendo la recuperación de las pesquerías (Hutchings y Baum 2005). Por eso, cualquier manual de biología de poblaciones reclamará la necesidad de considerar el seguimiento de otras variables además de la abundancia (Caughley 1977). No debe extrañarnos que los programas más avanzados desarrollen un *seguimiento integrado* donde se considere también la evolución de la *condición corporal* (un índice del estado físico de los individuos), la reproducción, la mortalidad o los movimientos de las poblaciones controladas (figura 11.4).

Gracias a esta combinación de programas es posible abordar el diagnóstico de procesos complejos como los que determinan la abundancia de las especies migratorias. Estas son difíciles de controlar porque dependen de las condiciones

ambientales de las áreas que utilizan a lo largo de sus circuitos migratorios. Por ejemplo, las oscilaciones interanuales de la abundancia de un ave migratoria en el Reino Unido, el carricerín común (*Acrocephalus schoenobaenus*), no podían re-

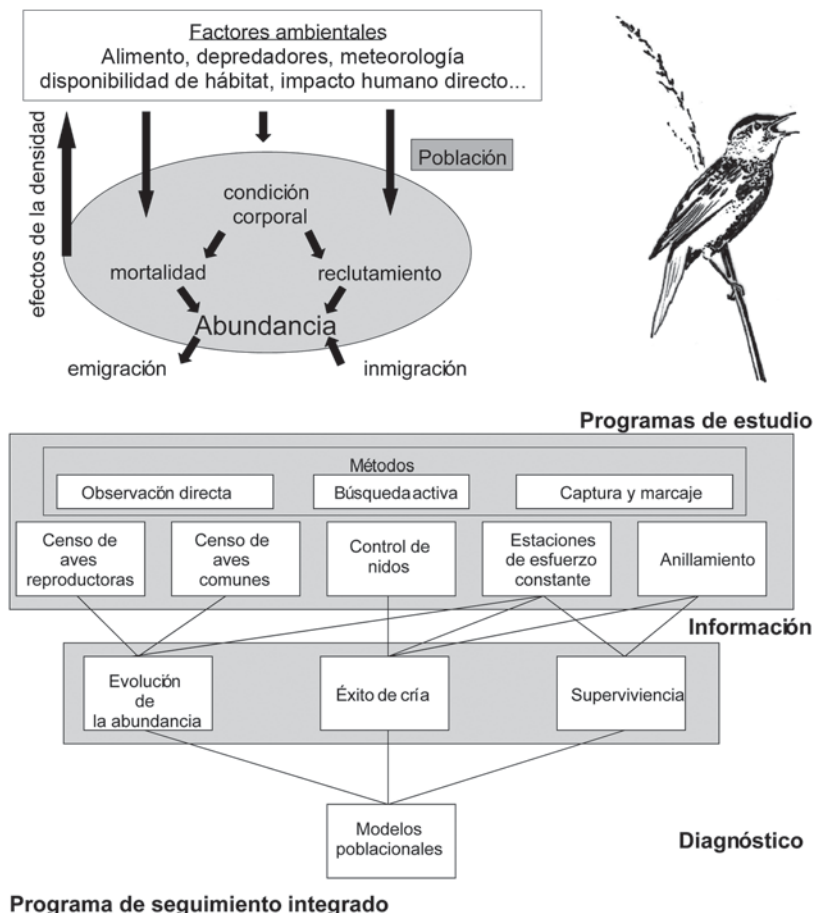


Figura 11.4. Seguimiento integrado. Arriba. Interacciones entre el ambiente y los rasgos de una población. La condición corporal y la mortalidad-reclutamiento vendrán determinados por el efecto del ambiente (alimento, depredación, meteorología, etc.). Si las condiciones son favorables, las poblaciones aumentarán su abundancia. Además, esta se verá afectada por los aportes o pérdidas de individuos desde otras poblaciones (inmigración y emigración). Sin embargo, una población no es un ente pasivo en este sistema de interacciones ya que puede reducir su crecimiento a medida que utiliza los recursos disponibles (*efecto de la densidad*). Abajo. Ejemplo de seguimiento integrado. Esquema en el que se resume la estrategia desarrollada por el British Trust for Ornithology para realizar, a través de diferentes programas de estudio, el seguimiento integrado de las poblaciones de aves comunes del Reino Unido (Common Bird Census del British Trust for Ornithology, <http://www.bto.org>). Se representa un carricerín común (*Acrocephalus schoenobaenus*), especie migratoria cuya evolución numérica en el Reino Unido fue interpretada gracias al seguimiento integrado de sus poblaciones (ver texto).

lacionarse con cambios ambientales en las islas Británicas (Peach *et al.* 1991; figura 11.4). Sin embargo, el programa de marcaje diseñado para estudiar sus migraciones facilitó una información preciosa: el número de adultos que regresaba a las áreas de cría disminuía los años con inviernos secos en el Sahel, su área de invernada. Esto se relacionó con la escasez de zonas húmedas y la consiguiente mortalidad de esta especie palustre. La regulación de su población tenía lugar en África, a miles de kilómetros de los cuidados carrizales del Reino Unido.

Finalmente, es evidente que dada la potencia analítica de la Biología moderna y la disparidad de problemas que afectan a las especies, el *seguimiento integrado* no puede quedarse en este tipo de aproximaciones demográficas tradicionales. Si hay recursos suficientes, hoy es posible investigar la evolución numérica de las poblaciones, los eventos de hibridación interespecífica, el flujo génico entre poblaciones o la prevalencia de ciertos parásitos a través de métodos de análisis molecular de uso común en este campo (Schwartz *et al.* 2007). Todo ello nos ayudará, en última instancia, a conocer y controlar lo que ocurre con las especies objeto de seguimiento.

Análisis de la viabilidad poblacional

La disponibilidad de información sobre los parámetros demográficos de las especies puede permitirnos predecir su viabilidad a largo plazo. Para ello se utilizan simuladores donde se integra información sobre la calidad del hábitat, el régimen de perturbaciones y los rasgos demográficos de las especies (tasas de reproducción, estructura por edades, mortalidad, evolución numérica, etc.). De esta forma, se puede estimar el tamaño de la *población mínima viable* (PMV) de cada especie (figura 11.5). Es decir, el menor número de efectivos requeridos para mantenerla en un intervalo de tiempo dado bajo unas condiciones previamente acordadas (Shaffer 1981; tabla 15.4). Estos análisis han sido criticados por las dificultades para validar sus predicciones (un problema común a cualquier extrapolación), la frecuente inexactitud de la información biológica utilizada (resultado de la falta de programas de estudio y seguimiento) y la exclusión de los ajustes microevolutivos (capítulo 15). Pero se puede defender la utilidad de esta metodología indicando que sirve para explorar el futuro de las especies en diferentes escenarios. Y que sus predicciones pueden corroborarse o rechazarse en el contexto de un programa de seguimiento.

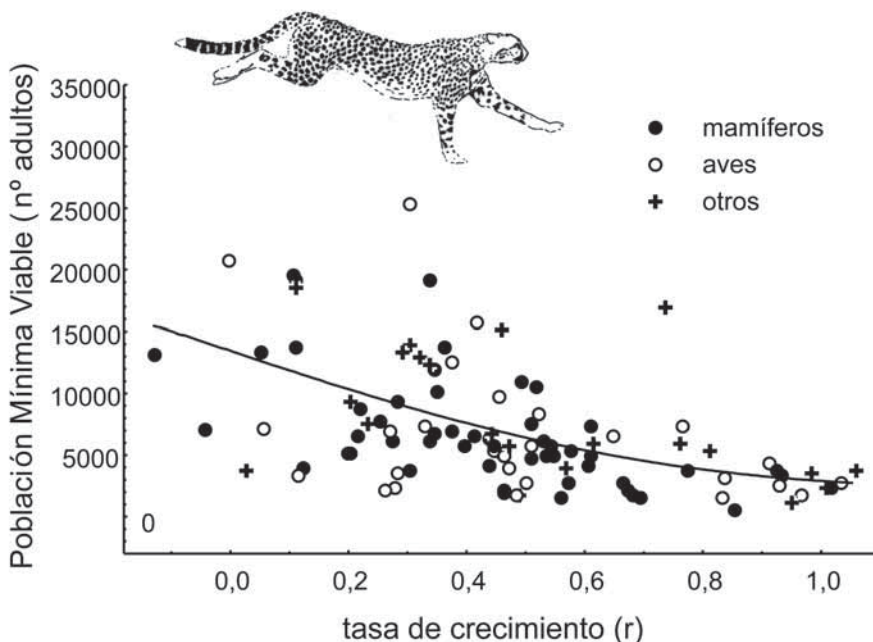


Figura 11.5. *Población mínima viable.* Relación entre el tamaño de las poblaciones mínimas viables (PMV) de 102 especies de vertebrados y su *tasa de crecimiento* (r). Reed *et al.* (2003) calcularon la PMV de un centenar vertebrados. La definieron como aquella población con una probabilidad del 99% de sobrevivir durante 40 generaciones. Tras aplicar el programa VORTEX® alimentado con datos sobre la biología de las especies y las previsible incertidumbres de su evolución numérica, genética y ambiental, calcularon una población media de 7.316 adultos (otras estimas han dado valores próximos a los 4.000 individuos; Trail *et al.* 2007). No hubo diferencias debidas a su identidad taxonómica, distribución geográfica o nivel trófico. Según este estudio, las especies capaces de crecer más rápidamente necesitan poblaciones menores para sobrevivir en el intervalo de tiempo acordado. Los autores concluyeron que una forma de prevenir su extinción era la promoción de todo lo que aumentara su tasa de crecimiento (capítulo 12), como la mejora de la calidad del hábitat o el incremento de su éxito reproductor. Se representa un guepardo (*Acinonyx jubatus*), félido africano cuya población mínima viable sería de 4.036 individuos adultos.

Capítulo 12. Explotación de las poblaciones

*Continuamos costeanado por la misma ruta hacia el
polo antártico hasta encontrar dos islas llenas
de patos y de lobos marinos: en una hora
llenamos las cinco naves.*

Antonio Pigafetta 1522. El primer viaje alrededor del mundo.
Elefante Blanco, Madrid

Introducción

Pudiéramos plantear la hipótesis de que la reducción numérica de las especies se debe al deterioro paulatino de su hábitat. Algo normal en un mundo sometido a profundos cambios ambientales. Pero, como viene ocurriendo desde antes que Antonio Pigafetta (1491-1531) viajara alrededor de la Tierra con Magallanes y Elcano, también puede deberse a una eliminación sistemática de sus individuos (capítulo 3). Es posible que los guepardos (género *Micracinonyx*), mamuts (*Mammuthus primigenius*) y caballos (género *Equus*) de Norteamérica desaparecieran por la persecución humana durante el Pleistoceno y no hay muchas dudas de que la vaca marina de Steller (*Hydrodamalis gigas*) o el alca gigante (*Pinguinus impennis*) sucumbieron por sobrecaza en unos océanos aún inalterados. Hoy siguen desapareciendo poblaciones en muchos lugares por efecto del deterioro ambiental y de una abusiva recolección de individuos (figura 12.1). Por eso, nuestro análisis de qué es lo que está ocurriendo con las poblaciones explotadas debiera de considerar el impacto y sinergias de ambas perturbaciones.

Ya sabemos que la inferencia histórica no es excepcional en Biología, donde las especies de hoy son el resultado de una historia de transformaciones, divergencias, convergencias y extinciones (capítulo 5). Por eso, esta disciplina organiza muchas de sus hipótesis alrededor de narrativas históricas donde uno se pregunta sobre lo que ocurrió en el pasado para comprender el presente o predecir el futuro. Pero ¿cómo organizar nuestras hipótesis sobre lo sucedido con una población en declive? ¿Cómo estructurar nuestras ideas integrando la calidad del hábitat con su explotación? ¿Con qué variables podemos verbalizar nuestras hipótesis? Para abordar este asunto se suele recurrir a los planteamientos de la veterana *ecuación logística de crecimiento* (figura 12.2).



Figura 12.1. *Sobreexplotación de poblaciones.* Hace 2.000 años, los elefantes africanos (*Loxodonta africana*) ocupaban toda África. En 1970 comenzó a evidenciarse su drástica reducción numérica por pérdida de hábitat y una sobre-caza asociada a la explotación del marfil. En 1989 se prohibió la comercialización de este producto por CITES (tabla 1.1). Esta prohibición, a la que siempre se opusieron algunos países que gestionaban correctamente sus poblaciones, ha sido levantada parcialmente. Hoy, el Grupo de Especialistas en Elefante Africano de la UICN (<http://www.iucn.org/themes/ssc/sgs/afesg/>) realiza el seguimiento de sus poblaciones para adoptar medidas allí donde se identifiquen declives alarmantes.

Crecimiento logístico

Las poblaciones no pueden crecer ilimitadamente sino que se ven condicionadas por la escasez de recursos. Por ejemplo, un estudio sobre la evolución de la gran población de ñus (*Connochates taurinus*) del Serengueti (Tanzania) durante 40 años reflejó que aumentaba en los años que había más hierba. Esto no evitaba que, alcanzado un cierto umbral (alrededor de un millón de individuos), decreciera al hacerlo la comida disponible por cabeza (Sinclair y Krebs 2002).

Esta evolución del crecimiento controlado por los recursos puede describirse con la *ecuación logística del crecimiento* (figura 12.2) propuesta por el matemático belga Pierre Francois Verhulst (1804-1849). A diferencia de lo que ocurre con el *crecimiento exponencial* (crecimiento de una población cuando los recursos no son limitantes...), el logístico asume que la progresiva escasez de recursos *per cápita* termina por estabilizar los efectivos alrededor de la *capacidad de carga* (k) del ambiente colonizado. Conviene recordar que este modelo “funciona bien hasta que deja de hacerlo” según expresión de J. H. Cohen (en Seild y Tisdell 1999) al referirse al incierto conocimiento y/o comportamiento de las dos variables que lo definen: la *tasa de crecimiento* (r) y la *capacidad de carga* (k).

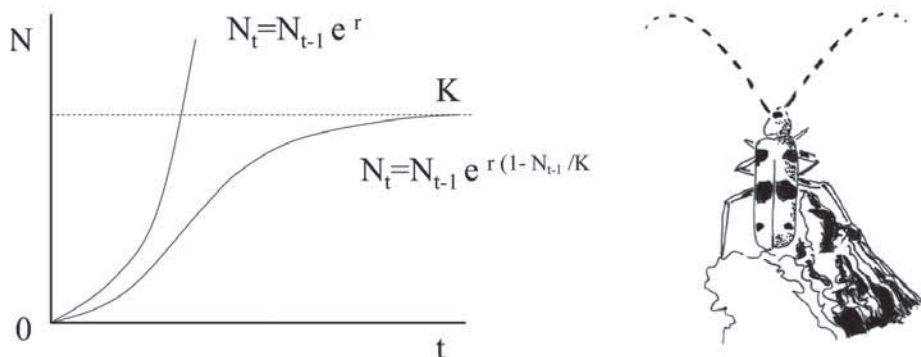


Figura 12.2. Desarrollo numérico de dos poblaciones de acuerdo con los modelos de crecimiento exponencial y logístico. N_t y N_{t-1} representan el tamaño de la población en el tiempo t y en el $t-1$; k es la capacidad de carga del medio (número de individuos que pueden mantenerse indefinidamente en un hábitat dado), e es la base del logaritmo neperiano y r la tasa de crecimiento, un valor que mide la producción de individuos por unidad de tiempo. En ambos casos e^r es una constante que nos indica la tasa de producción de nuevos individuos entre los tiempos $t-1$ y t . En la ecuación exponencial, la producción es constante pero en la logística este valor tiende a reducirse cuando la población se aproxima a la capacidad de carga (k). Cuando N_{t-1} es igual a k , r valdrá 0 y $e^r=1$. Es decir la población se mantiene estable ($N_t = N_{t-1}$). En la imagen, el cerambícido *Rosalia alpina* (orden Coleoptera), una especie vinculada a bosques caducifolios húmedos rara en ciertos sectores meridionales de su área de distribución europea.

Tasas de crecimiento

El *crecimiento logístico* asume que el hábitat es capaz de mantener indefinidamente un número dado de efectivos (k), por lo que el incremento de la población se ralentizará al disminuir la *tasa de crecimiento* (r) con el aumento de la población (figura 12.3). Esta evolución *denso-dependiente* de la tasa se calcula en función del número de individuos presentes en la población (N) a partir de la *tasa máxima de crecimiento* (r_m) de la población en el hábitat en cuestión, que es constante.

De acuerdo con el modelo logístico más sencillo, la producción de individuos por unidad de tiempo (dN/dt) viene dada por el algoritmo

$$dN / dt = Nr = N r_m (1 - N/K) \quad [12.1]$$

donde el crecimiento es igual al número de individuos multiplicado por una función decreciente de r_m . De esta forma, la población crecerá menos en cuanto más se acerquen sus efectivos (N) a la capacidad de porte del medio (k). De hecho, el crecimiento será cero cuando $N=k$. Pero esta relación entre la producción de individuos y el tamaño poblacional no tiene por qué ser uniforme a lo largo de todo el rango de variación de N , sino que puede adoptar formas diferentes. Por eso se incorporó θ a la ecuación 12.1 (Gilpin *et al.* 1976)

$$dN / dt = Nr = N r_m (1 - N/K)^\theta \quad [12.2]$$

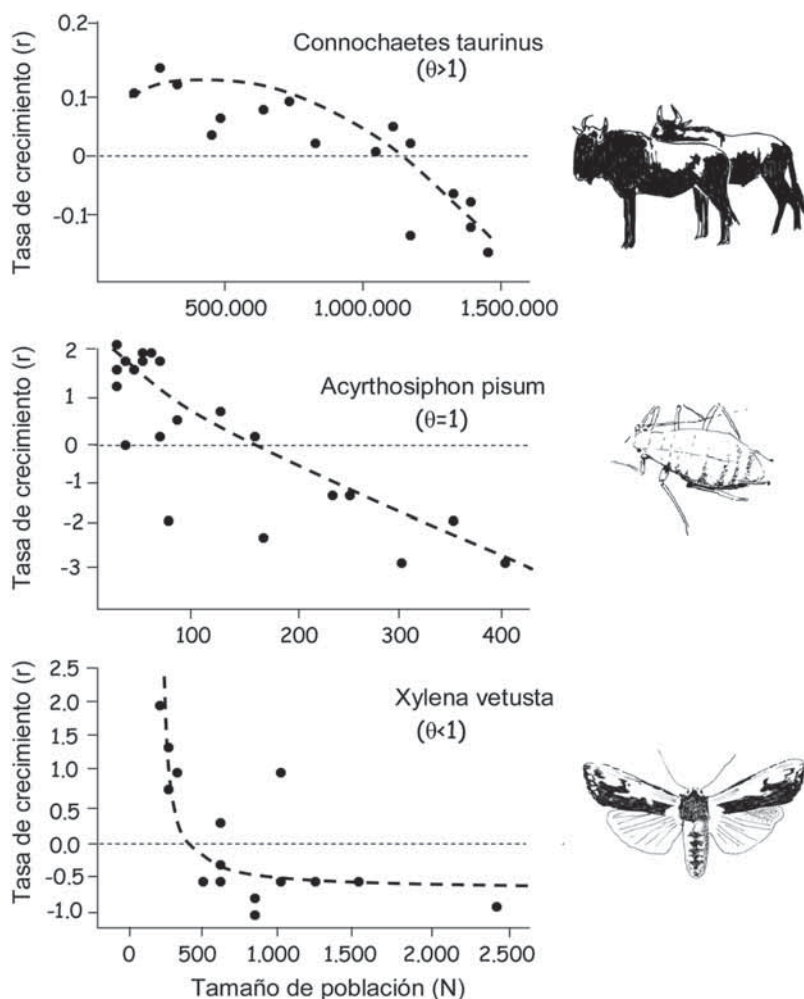


Figura 12.3. *Tasa de crecimiento.* Evolución de la tasa de crecimiento (r) en función del tamaño de la población en tres especies (Sinclair y Krebs 2002). *Connochaetes taurinus*, el ñu azul, es un gran ungulado (orden Artiodactyla); *Acyrthosiphon pisum* es el pulgón de la alfalfa (orden Hemiptera) y *Xylena vetusta* es un noctuido nocturno (orden Lepidoptera).

Cuando $\theta=1$ la relación es uniforme a lo largo de todo el rango de variación del tamaño de la población. Pero esta relación lineal negativa entre r y N dista de ser la más extendida. Por ejemplo, se ha observado que la tasa de crecimiento de los grandes animales se mantiene constante a bajas densidades y solo cuando alcanza altas densidades comienza a decrecer. En este caso $\theta > 1$ y la relación entre r y N tiende a ser convexa. Sin embargo, en muchos pequeños animales ($\theta < 1$) la tasa de crecimiento tiende a decrecer rápidamente en fases iniciales del crecimiento de la población dando lugar a un patrón cóncavo (figura 12.3).

La forma adoptada por la relación entre r y N es muy importante desde la perspectiva de la regulación de las poblaciones y de las estrategias de conservación. Como los organismos con $\theta > 1$ tienden a regular sus efectivos cuando alcanzan altas densidades, ajustan su crecimiento a las oscilaciones numéricas alrededor de k . Pero lo hacen mucho peor a bajas densidades donde son más vulnerables a repentinos aumentos de la mortalidad por acción del clima, los depredadores o los competidores. Estas dificultades de reacción a bajas densidades pueden facilitar la extinción de sus pequeñas poblaciones. Por el contrario, los organismos con $\theta < 1$ ajustarán bien su crecimiento cuando las densidades son bajas, siendo por ello capaces de encajar rápidamente los cambios ambientales y evitar la extinción. En cambio, experimentarán pocas variaciones en su crecimiento a altas densidades, siendo incapaces de reaccionar a las perturbaciones en situaciones de saturación numérica. Esto hace que sus grandes poblaciones puedan desplomarse dando lugar a espectaculares sucesiones de crecimiento y colapso.

De lo dicho se deduce la necesidad de conocer la forma en que las poblaciones reaccionan a las variaciones de la densidad. Este es un tema objeto de debate científico dado que no es fácil disponer de series temporales fiables con las que estudiar estas relaciones. Pero dicha información es importante si queremos aplicar la relación correcta entre r y N a la hora de predecir las tendencias numéricas de las poblaciones. De no ser así, de desconocer la forma en que las poblaciones reaccionan al aproximarse sus efectivos a la capacidad de carga, la ecuación logística “dejará de funcionar”.

Capacidad de carga

El otro problema de la ecuación logística tiene que ver con la *capacidad de carga* (K). Este concepto fue definido en 1922 por S. Hawden y L. J. Palmer al describir la evolución numérica de la población de renos (*Rangifer tarandus*) introducida en la isla de San Mateo (Alaska). La población creció hasta alcanzar un tamaño en el que se estabilizó. Hawden y Palmer definieron la *capacidad de carga* como el número de renos que podían mantenerse en la isla sin causar daños por sobre-pastoreo. Aldo Leopold, una década después (1933), definió de forma parecida este concepto al considerar que tal capacidad sería el número máximo de individuos que puede mantener un territorio indefinidamente. Esta última idea, que entronca con el concepto de *resiliencia* (si una especie sobrepasa la capacidad de porte puede cambiar el estado del sistema ecológico en el que vive; capítulo 8), completaba la definición de Hawden y Palmer en la que no quedaba claro qué se entendía por daños. Desde entonces este concepto viene siendo clave en las estrategias de gestión productiva (ganadería, caza, pesca...) o conservacionista (Seidl y Tisdell 1999).

Hay diferentes métodos para caracterizar la capacidad de carga de un hábitat, como el estudio de otros hábitats de referencia, el cálculo de los flujos de energía a través de las cadenas tróficas, el estudio empírico del impacto sobre el hábitat de poblaciones con diferente tamaño, etc. (McLeod 1997). Pero, pese a lo complicado o trabajoso de estas aproximaciones, es posible calcular lo que ofrece un sistema ecológico a una población de organismos. En realidad, el problema radica en que la capacidad de carga dista mucho de ser un valor estable al ser objeto, como cualquier otro proceso natural, de perturbaciones imprevisibles (*estocasticidad ambiental*). Su valor podrá oscilar en ambientes variables con lo que su utilidad predictiva (por ejemplo, a la hora de calcular los cupos de captura; ver apartado siguiente) se circunscribe a ambientes estables y/o a períodos de tiempo relativamente cortos. Nada parece ajeno al “*paradigma del desequilibrio*”, a las dificultades para predecir los efectos de ciertas perturbaciones sobre los sistemas ambientales que estamos gestionando (Pickett *et al.* 1992).

Como evitar la sobreexplotación

En cualquier caso, la ecuación logística puede ayudarnos a organizar nuestras ideas a la hora de diseñar un uso responsable de las especies explotadas. Digamos que el criterio básico es que la explotación pueda perdurar. Es decir, que seamos capaces de obtener beneficios constantes de una población sin afectar negativamente a su tamaño (suele utilizarse aquí el símil bancario de vivir de las rentas sin afectar al capital). Nuestro objetivo, por lo tanto, es recolectar la producción de nuevos individuos por unidad de tiempo (dN/dt ; ecuación 12.2) manteniendo constante la población. Es interesante resaltar que esta explotación ha de realizarse cuando la población se encuentra por debajo de la capacidad de carga (K). Solo entonces la población crecerá hasta alcanzar k y lo hará con tanta más fuerza en cuanto más alejada se encuentre de esa situación de equilibrio. Esta última idea es importante, pues ya hemos visto que $dN/dt=0$ cuando $N=k$ por lo que no habrá ningún crecimiento neto aprovechable por nosotros en aquellas poblaciones en equilibrio con el ambiente. Solo si $N < k$ estaremos en condiciones de explotarla manteniendo sus efectivos constantes.

Para ver cómo se gestiona esto podemos volver a la formulación más sencilla de la producción de individuos por unidad de tiempo [12.1]. Esta ecuación puede representarse bajo la forma de una ecuación polinómica de segundo grado del tipo $y=a+bx-cx^2$, donde a (el intercepto) es 0.

$$\frac{dN}{dt} = r_m N (1 - N/k) = r_m N - r_m \frac{N^2}{K} \quad [12.3]$$

Describe una parábola simétrica que nos permite visualizar la relación entre la producción de individuos por unidad de tiempo (dN/dt) y el tamaño de la

población (N). Según esta ecuación, una población puede ofrecer una *producción máxima mantenida* (PMM) cuando sus efectivos han alcanzado la mitad de la capacidad de porte ($K/2$). Pero también se pueden obtener *producciones óptimas mantenidas* (POM) similares con tamaños diferentes de la población explotada (figura 12.4). En unos casos nos interesará trabajar con pocos individuos si se trata de una especie problemática por interferir negativamente con otros usos y servicios de los sistemas ecológicos donde trabajemos (por ejemplo, los jabalíes, ciervos o conejos que capturan los cazadores europeos producen, a veces, abultados daños en los cultivos o la vegetación). En otros casos, considerando el papel de la especie explotada en los sistemas ecológicos que la mantienen, su valor estético y turístico o su propia organización social (evitar los efectos negativos de una exagerada reducción de su población, *efecto Allee*, etc.), pueden aconsejar la selección de los niveles numéricos superiores.

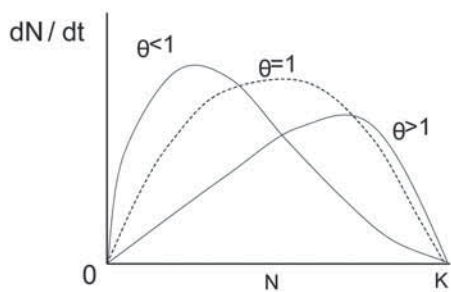
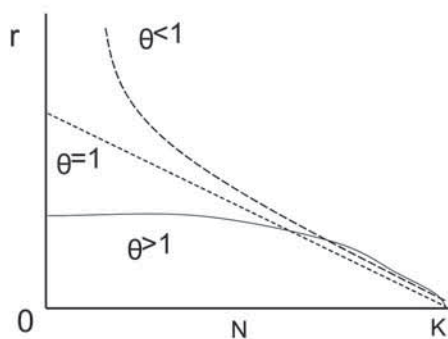
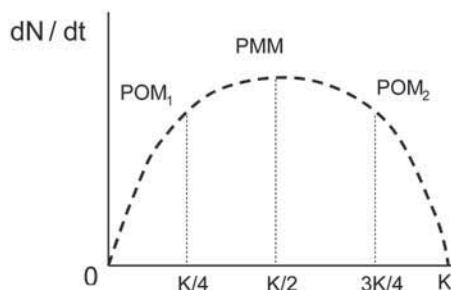


Figura 12.4 Explotación de una población. *Arriba.* Producción de individuos por unidad de tiempo (dN/dt) con diferentes tamaños poblacionales (N) de acuerdo con el modelo logístico. POM_1 y POM_2 es la *producción óptima mantenida* en los tiempos 1 y 2 (misma producción con dos tamaños de población diferentes) y PMM es la producción máxima que, en este caso, se obtiene para una población de $K/2$ individuos. *Abajo.* Las diferentes relaciones entre la tasa de incremento (r) y el tamaño poblacional (N) dan lugar a otros tantos patrones de producción de individuos por unidad de tiempo (dN/dt). En la imagen una caja de sardinas (*Sardina pilchardus*) preparada para la venta. Esta especie es objeto de una intensa explotación comercial en Europa.

En resumen, a un tamaño de población dado es posible obtener unos beneficios mantenidos en el tiempo al recolectarse solo tantos ejemplares como los que produce. La explotación racional de una población implica, por lo tanto, la reducción de sus efectivos por debajo de K para forzarla a producir nuevos individuos hasta alcanzar el equilibrio. Los problemas de conservación surgen cuando la captura es superior a la producción óptima o máxima dando lugar a un progresivo declive de la población explotada que puede terminar en su extinción.

Seguimiento y manejo adaptativo

El modelo de explotación arriba expuesto tiene dos limitaciones. La primera es que la función de relación entre la producción (dN/dt), el tamaño poblacional (N) y la capacidad de porte (K) no tiene por qué representarse bajo la forma de una relación simétrica (ecuación 12.2). Esto solo ocurre cuando la relación entre r y N es lineal ($\theta=1$), pero no cuando adopta relaciones cóncavas ($\theta<1$) o convexas ($\theta>1$; figura 12.3). Entonces, la producción máxima se desplaza hacia valores menores o mayores de $K/2$ respectivamente (figura 12.4). Por lo tanto, como ya hemos comentado al hablar de los ajustes demográficos a las perturbaciones, es conveniente conocer el tipo de relaciones entre r y N para establecer una correcta estrategia de explotación.

La segunda es la ya comentada inestabilidad de K por el efecto de perturbaciones imprevisibles. Por eso, aunque la aproximación derivada del modelo logístico sirve como base de las actividades extractivas, son válidas otras aproximaciones complementarias que trabajan con criterios más interactivos al asumir los problemas derivados de la *estocasticidad ambiental* (Milner-Gulland y Akçakaya 2001). Esto ocurre en aquellas situaciones en las que se controla la evolución de la abundancia de la especie explotada mediante *índices de abundancia* basados en el rendimiento de las capturas (por ejemplo, toneladas de peces obtenidas por barco, número de perdices por cazador, etc.) para identificar cambios de tendencia que aconsejen la reducción de las capturas (cuadro 12.1). Como en otros casos relacionados con la conservación, frente a los planteamientos muy deterministas (“la capacidad de porte se mantiene constante...”) se impone el uso de estrategias de explotación basadas en el *manejo adaptativo* de las poblaciones (figura 10.5). Es decir, se usan las decisiones de manejo como experimentos con los que corroborar o rechazar nuestras predicciones: si un cupo de capturas dado produce la disminución de la población, habrá que rebajarlo hasta conseguir que la población remonte. Esto exige, lógicamente, un *programa de seguimiento* (capítulo 11).

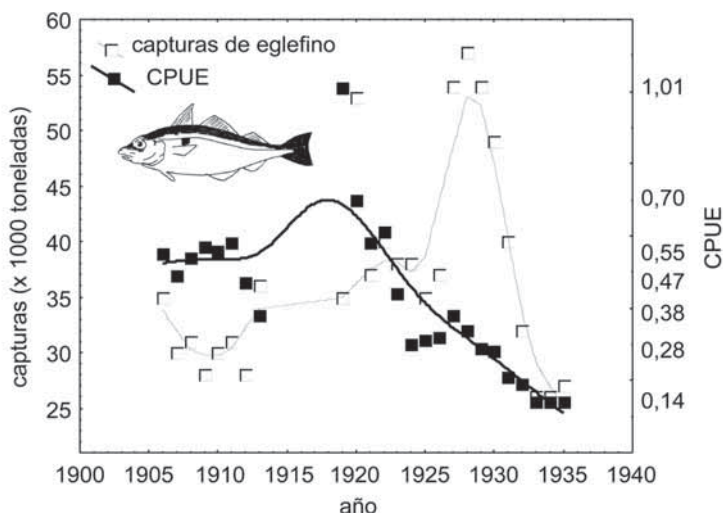


Figura 12.5. Evolución de las capturas del eglefino (*Melanogrammus aeglefinus*) por los arrastres británicos en Islandia. La serie recoge las capturas entre 1906 y 1935, aunque falta el intervalo de años correspondiente a la Primera Guerra Mundial. A partir de 1920 se disparan las capturas, que alcanzan su máximo diez años después. A lo largo de este periodo se desplomó la captura por unidad de esfuerzo (CPUE). Es posible que la población no se hubiera derrumbado de haber disminuido la presión pesquera (Gulland 1971).

Cuadro 12.1. Manejo de una pesquería: Ideas básicas.

La gestión de las pesquerías, al igual que ocurre con otras poblaciones de animales objeto de explotación comercial (como las especies cinegéticas), suele basarse en el estudio de las relaciones entre el esfuerzo de captura (número de barcos, potencia de estos, número de días de actividad) y su rendimiento (toneladas pescadas). Esto permite obtener un *índice de su abundancia* para conocer sus tendencias numéricas (figura 12.5). La ecuación básica de esta forma de seguimiento puede representarse mediante $C=qEN$ donde C es la *tasa de captura* o *captura por unidad de esfuerzo* (CPUE), E es el esfuerzo de pesca, N el tamaño de la población pescada y q un *coeficiente de capturabilidad*. Conociendo C y E podemos conocer las variaciones temporales de N mediante la relación $(C/E)=qN$ siempre que q permanezca constante (ecuación 11.3). Esto no siempre ocurre pues, por ejemplo, puede variar la eficacia de la flota pesquera o cambiar las facilidades para acceder a las especies en diferentes lugares. Esto implica que se han de controlar los cambios de la *capturabilidad* para aplicar esta estrategia de gestión (Maunder y Punt 2004). Cuando la captura por unidad de esfuerzo empieza a disminuir, ha de reducirse el esfuerzo de pesca para evitar que la población se desplome. Siguiendo la evolución en el tiempo de estos parámetros es posible diseñar una estrategia de gestión de las capturas, analizando el impacto de otros factores (cambios ambientales, etc.) desde la perspectiva del *manejo adaptativo*. Pero esto exige trabajar con datos fiables, algo que no ocurre en muchas ocasiones por fallos en el control de las capturas realizadas por las empresas y/o países que se benefician de estos recursos (Watson y Pauly 2001; cuadro 1.2).

Gestión de la capacidad de carga

Al margen de la acción recolectora del hombre, hay un sinfín de intervenciones directas o indirectas sobre la *capacidad de carga* (figura 12.6). En unos casos k disminuye por ciertas perturbaciones (incendios, pesticidas, vertidos contaminantes) y su recuperación pasa por el celoso cumplimiento de la legislación sobre el particular. Esto no siempre es fácil, pues hay países incapaces de afrontar estas medidas preventivas o que toleran los incumplimientos por dejadez o para reducir los costes de producción. Su solución es un tema más político que científico y depende de la decisión con la que se haga cumplir la legislación conservacionista (capítulo 2). En otros casos, las razones no están tan claras y las decisiones dirigidas a solucionar el deterioro de k van asociadas a un diagnóstico de lo que ocurre. Esto implica una investigación sobre los factores que condicionan la *calidad del hábitat* de las especies consideradas, algo que abordaremos en el capítulo siguiente.

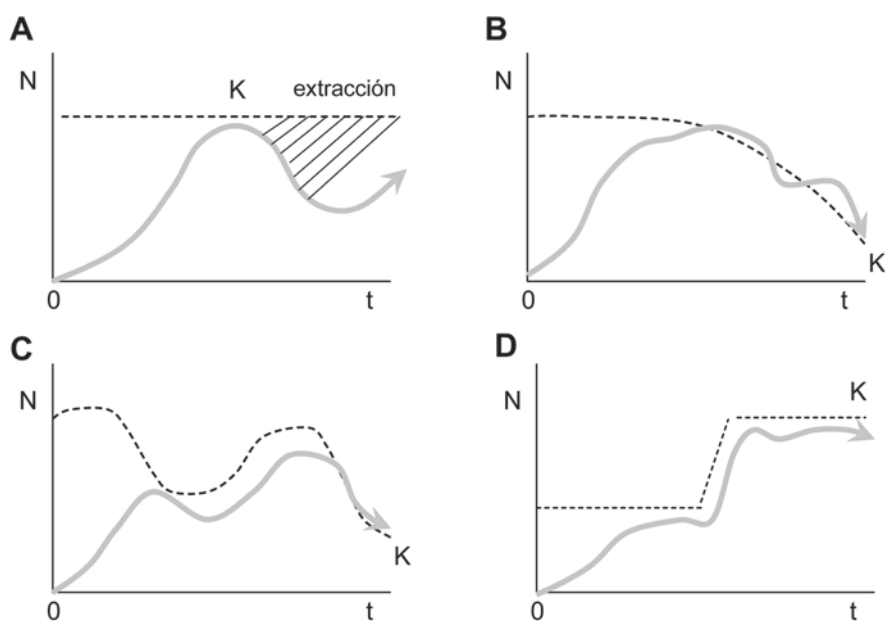


Figura 12.6. Capacidad de carga y evolución numérica de las poblaciones. La evolución numérica de las poblaciones (N) en el tiempo (t) se ajusta a la capacidad de carga del medio (K). Esta puede permanecer estable facilitando una explotación mantenida de sus efectivos (A). Para ello, la población es reducida por debajo de K mediante la extracción de una parte de sus efectivos y su explotación se basa en el aprovechamiento de la producción de nuevos individuos. Pero puede ocurrir que el hábitat se deteriore (B) o que esté sujeto a perturbaciones impredecibles (C). También puede manipularse el hábitat (D) para restaurar o aumentar su capacidad de carga, un objetivo de gestión importante en conservación y en la explotación comercial de las poblaciones.

Capítulo 13. Calidad del hábitat

*Cerca de Shey Gompa, donde los monjes budistas han prohibido
que se los moleste, se asegura que había corderos azules en abundancia.
Y donde hay muchos bharal, es inevitable que aparezca el
menos frecuente y más hermoso de los grandes felinos,
el leopardo de las nieves.*

Peter Matthiessen (1979). El Leopardo de las nieves.

Siruela, Madrid

Introducción

El conocimiento de las condiciones propicias para la observación de las especies ha sido, probablemente, uno de los primeros elementos de transmisión cultural humana. Nuestros antepasados tuvieron que esforzarse por comunicar a sus hijos las claves de su éxito en la localización de las plantas y animales de las que dependían. Y, todavía hoy, los buenos observadores conocen las querencias de muchas especies y son capaces de predecir su presencia a partir de ciertos rasgos del suelo, la vegetación, la calidad del agua o la abundancia de alimento. Por eso el zoólogo George Schaller y su cronista Peter Matthiessen buscaban a los esquivos leopardos de las nieves (*Uncia uncia*) en la Tierra de Dolpo a través de sus presas, los corderos azules del Himalaya (*Pseudois nayaur*). No ha de extrañarnos entonces que el ecólogo Eugene Odum (1971) definiera el *hábitat* de las especies como “el lugar donde uno iría a buscarlas”.

El estudio conservacionista del hábitat intenta racionalizar estos conocimientos o generar otros nuevos. Este es el primer paso de cualquier estrategia de *gestión in situ* de sus poblaciones (figura 10.5). Para ello, analiza los factores ambientales que determinan su abundancia y los manipula si es necesario (o posible) para garantizar su conservación. Parte de una visión hutchinsoniana del *nicho* (capítulo 6) al considerar que las poblaciones están sometidas a factores que varían en el espacio y en el tiempo. Y, desde tales planteamientos, trata de identificar primero y corregir después los procesos que pudieran afectarlas negativamente: ¿Destrucción de un sustrato clave? ¿Exceso de depredadores? ¿Falta de agua? ¿Algún contaminante?

Estudio del hábitat

El estudio del hábitat suele iniciarse desde aproximaciones puramente descriptivas. Busca conocer los *patrones* de distribución de las especies en diferentes sustratos o a lo largo de ciertos gradientes ambientales: la distribución del tanager escarlata en América del Norte (figura 6.4) o la riqueza de especies de musgos en Australia (figura 7.5) reflejan la existencia de lugares mejores y peores en un entorno geográfico concreto. Pero esta aproximación descriptiva, útil para delimitar los sectores más o menos interesantes, no sirve para comprender lo que ocurre. Es decir, la relación causa-efecto entre la distribución de las especies y el efecto de ciertas variables relevantes. Para ello es necesario proponer alguna hipótesis que lo explique: ¿Por qué hay más tanagers en ciertos sectores orientales de Norteamérica y más musgos donde los líquenes son escasos? ¿Se debe a causas naturales o hay algún efecto de la acción humana? Por eso, es inevitable que la descripción de los *patrones* de distribución de las especies nos lleve a investigar los *procesos* que los generan. Esto implica analizar su respuesta a ciertos rasgos ambientales o su reacción a nuestras perturbaciones (Kearney 2006).

Modelos

La aplicación del *método científico* al estudio y gestión del hábitat de las especies implica la elaboración de *modelos* con los que diagnosticar lo que ocurre (James y McCulloch, 1985). Pero que nadie se alarme al pensar que los modelos son siempre construcciones matemáticas complejas. Pueden definirse, sin más, como “la representación de una parte del mundo real”, lo que se aplica a cualquier objetivo o circunstancia. Puede tratarse, por ejemplo, de una construcción verbal (*modelo verbal*) con la que se concreta una idea determinada. En ocasiones, es suficiente para describir el efecto de ciertas perturbaciones: un vertido tóxico es tan manifiestamente dañino que no se necesitan muchos más argumentos para explicar sus consecuencias inmediatas. En otras, es el resultado de la experiencia: la abundancia de corderos azules a los que se refiere la cabecera de este capítulo parece un buen punto de partida para explicar la presencia del leopardo de las nieves. Pero podemos estar interesados en configurar un *modelo matemático* capaz de describir de forma más objetiva estas relaciones. Por ejemplo, una ecuación que nos permitiera calcular la abundancia de leopardos en función de la densidad de corderos.

La visión grinnelliana del nicho (el *hiper-volumen* de G. E. Hutchinson, compuesto por muchas variables que actúan sobre las especies; figura 13.1; capítulo 6) es útil como armazón conceptual de nuestra investigación. Por ejemplo,

podemos visualizar las relaciones entre una especie y su ambiente a través de modelos del tipo

$$y_i = f(x_i, z_i) \quad [13.1]$$

donde las *variables dependientes o de respuesta* (y_i ; por ejemplo, abundancia de individuos, condición corporal, éxito reproductivo, etc.) son función (f) de una serie de *variables independientes o explicativas* (x_i ; concentración de contaminantes, abundancia de alimento, abundancia de depredadores, intensidad de la explotación etc.; z_i son las variables que no controlamos, de las que trataremos en el siguiente apartado). Nuestro estudio consistirá entonces en cuantificar estos dos grupos de variables en diferentes lugares o momentos y analizar sus relaciones. Otro tanto podemos decir si y_i representa ciertos parámetros comunitarios (como la riqueza de especies) y x_i a variables tales como el tamaño del área estudiada, su ubicación geográfica, la intensidad de las perturbaciones, la productividad o la diversidad ambiental del territorio considerado (capítulo 7).

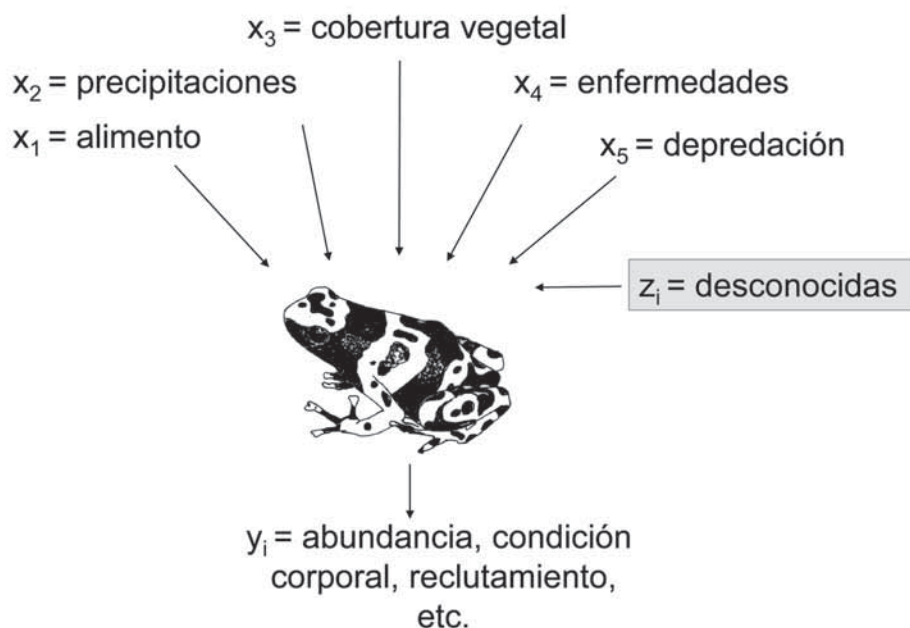


Figura 13.1. *Aproximación multivariante al nicho.* La relación de una especie con su ambiente puede visualizarse mediante la interacción de una serie de variables independientes o explicativas (x_i) que afectan a alguna variable dependiente o de respuesta (y_i) que caracterizan a la población sobre la que trabajemos. Siempre se ha de tener en cuenta el potencial efecto de las variables secundarias o confundidores (z_i) no consideradas en nuestro diagnóstico por desconocimiento o incompetencia. En la imagen una rana dardo venenoso (*Dendrobates leucomelas*), con algunos de los potenciales efectos ambientales que afectan a sus poblaciones. Según la UICN, es una especie no amenazada que, sin embargo, está reduciendo sus efectivos en ciertas áreas del Neotrópico por pérdida de hábitat o sobre-explotación para el comercio de especies.

Estructura de los modelos e incertidumbre científica

Las *variables independientes* representan otras tantas hipótesis sobre sus relaciones con las especies o comunidades. Hemos de considerarlas, por lo tanto, como explicaciones complementarias de los factores que afectan a los organismos estudiados. Además, hemos de proponer un efecto positivo o negativo sobre el rasgo analizado. De esta forma, la relación 13.1 podría esquematizarse como

$$y_1 = f(+x_1, -x_2, +x_3, \dots, z_i) \quad [13.2]$$

donde y_1 se relaciona positivamente con x_1 , negativamente con x_2 , etc. No hay que incluir variables sin una hipótesis que explique su relación causal con la especie o comunidad analizada. Por idéntica razón hemos de ser concientes de que una asociación entre variables no implica una relación de causalidad si no va avalada por una explicación lógica de lo que ocurre. De no hacerlo, podemos llegar al absurdo de no entender por qué una determinada variable se asocia con la especie estudiada en nuestro modelo.

También hay que tener presente que, pese a la larga lista de potenciales variables independientes (resultado de la información disponible sobre los factores que afectan a las especies), habrá siempre una serie de *variables secundarias o confundidoras* (z_i) omitidas en nuestro estudio. Su lista es desconocida y previsiblemente grande pues, además de incluir las variables importantes que hayamos omitido por incompetencia (hay que estar bien informado sobre las especies o comunidades sobre las que trabajemos), incluye interacciones aún desconocidas. ¿Cómo vamos a considerar el efecto de procesos aún ignorados por la ciencia? Es importante resaltar que las variables confundidoras nos permiten reflexionar sobre dos aspectos muy importantes de nuestro trabajo. En primer lugar, encarnan una parte de la *incertidumbre científica*. Es decir, la posibilidad de que solo estamos analizando y comprendiendo una parte del problema (capítulo 1). En segundo lugar, nos hacen observar con interés los avances de la *investigación básica*. Solo el libre ejercicio de la investigación científica, ajena a la utilidad o aplicabilidad de lo investigado, puede abrir nuevos horizontes y aportarnos evidencias de la existencia de procesos aún desconocidos que mejorarán nuestros diagnósticos en el futuro.

Diseño experimental

La verificación experimental de nuestras predicciones sobre los factores que afectan a una especie implica, en sus planteamientos más básicos, la manipulación de las variables independientes con el fin de comprobar si su efecto sobre las dependientes coincide con nuestras predicciones. Para responder a tales

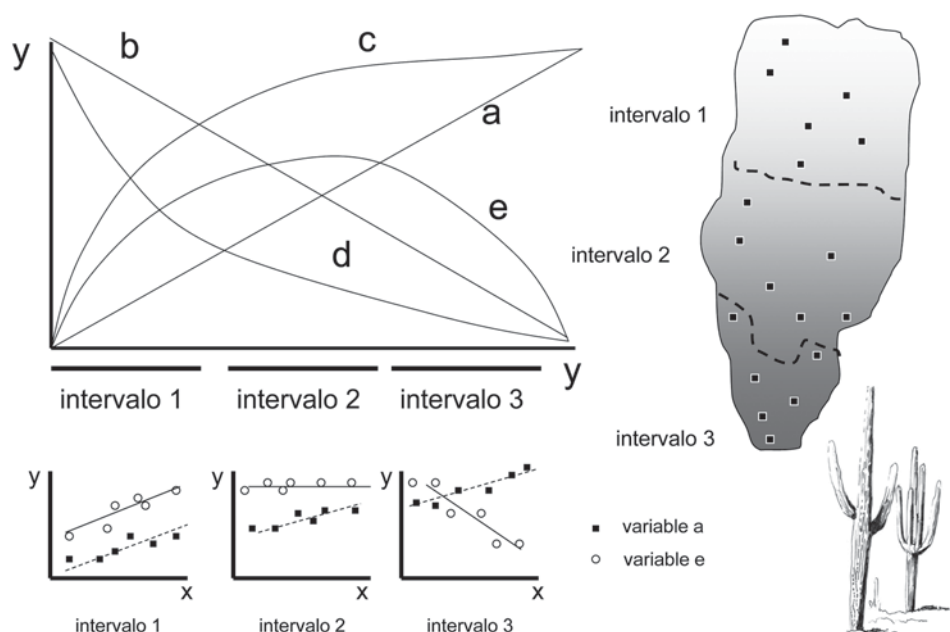


Figura 13.2. *Relaciones entre variables.* Posibles relaciones entre variables dependientes (y) y una independiente (x) en tres intervalos diferentes del área de distribución de una especie (derecha; los puntos representan las unidades de muestreo donde se ha estudiado la especie y las variables que le afectan) que pudieran representar otros tantos hábitats. Salvo en el caso de las *variables independientes* a y b, que mantienen sus relaciones constantes en cualquiera de los intervalos, las demás muestran cambios en su intensidad de asociación (c y d) o en el sentido de su relación (e). De esta forma, los factores determinantes de la abundancia de una especie variarán en los diferentes territorios que configuran su área de distribución total. Se representa unos saguaros gigantes (*Carnegiea gigantea*), especie adaptada a vivir en las condiciones más extremas del desierto de Sonora.

preguntas diseñaremos un *experimento*. Esto implica la selección de una serie de *unidades de muestreo* (diferentes regiones en un continente, diferentes parcelas en una región, diferentes individuos en una parcela...) donde evaluaremos la *variable dependiente* (y_1) y las *independientes* (x_1). De esta forma, veremos si sus patrones de asociación coinciden o no con nuestras predicciones. Un *diseño experimental* correcto implica que las *unidades de muestreo* cumplan cuatro condiciones básicas (James y McCulloch 1985): a) Que las variables independientes se manifiesten con diferente intensidad con el fin de analizar sus efectos sobre la variable dependiente. No sacaremos ninguna conclusión si la variable se comporta como una constante. b) Que su rango de variación sea representativo del ambiente donde vive la especie o la comunidad estudiada. Esto es lógico si atendemos a la desigual respuesta de las especies al efecto de las variables ambientales según lugares o momentos (figura 13.2). c) Que la selección de las unidades de muestreo evite la acción sistemática de las *variables confundidoras*.

Esto es difícil de controlar, pero se puede intentar seleccionando al azar la ubicación de las unidades de muestreo en el área de estudio. d) Que haya un número suficiente de evaluaciones independientes con las que ilustrar lo que ocurre. En este contexto, hay que evitar el problema de la *pseudorréplica*. Es decir, considerar como datos independientes las mediciones efectuadas sobre una misma unidad de muestreo.

Llegado a este punto, es importante indicar que hay dos grandes tipos de diseños experimentales, conocidos en la jerga científica como *experimentos manipulativos* y *observacionales* (Hurlbert, 1984; tabla 13.1).

Tabla 13.1. *Diferencias entre experimentos manipulativos y observacionales.*

Experimentos manipulativos	Experimentos observacionales
Normalmente se desarrollan en el laboratorio (ver, sin embargo, el manejo adaptativo)	Normalmente se desarrollan en el campo, estudiando el registro histórico, comparando rasgos de las especies, etc.
Manejamos a nuestra voluntad las variables independientes (x_i)	Usamos la variabilidad ambiental de la naturaleza para definir situaciones con diferentes valores de x_i
Mejor control de las variables secundarias (z_i)	Peor control de las variables secundarias
Fácil de repetir (en el laboratorio)	La repetición del experimento puede estar sujeta a ciclos naturales (estacionalidad)

Experimentos manipulativos

Son aquellos en los que modificamos una de las *variables independientes* para comprobar si, tras mantener constantes al resto, la *variable dependiente* responde de acuerdo con nuestras predicciones. Son los clásicos experimentos de laboratorio en los que se estudian las variaciones en el peso de unos ratones a los que se administra diferentes comidas o la supervivencia de unas plántulas a una u otra temperatura (figura 13.3). Tienen la gran ventaja de que se pueden controlar bien las *variables secundarias* (el laboratorio es un templo de la asepsia y el control) y repetir los experimentos con la frecuencia deseada (tabla 13.1). Estos experimentos suelen ser raros en los estudios científicos realizados en la naturaleza por problemas logísticos, legales, éticos o por la delicada situación demográfica de las especies investigadas.

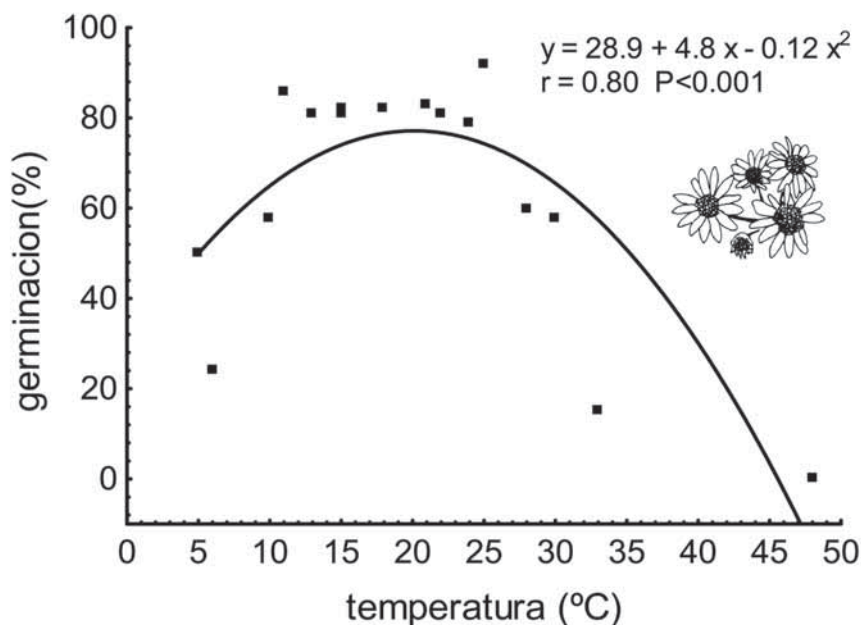


Figura 13.3. Experimento manipulativo. Germinación de semillas del cardo *Senecio jacobea*. Las semillas, colocadas en 16 placas de Petri cubiertas de arena húmeda fueron sometidas a diferentes temperaturas. Los resultados demostraron que germinaban mal en condiciones térmicas extremas. Según estos resultados, la temperatura del suelo, a través de su efecto sobre la germinación, puede ser un importante condicionante de la calidad del hábitat de esta planta. La relación entre germinación y temperatura se ajusta a una ecuación polinómica de segundo grado (Van der Meijden y Van der Waals-Kooi, 1979).

Sin embargo, hay situaciones en las que es posible desarrollar este tipo de experimentos en el campo si se aprovechan ciertas manipulaciones programadas (cambio en la estructura de la vegetación, construcción de una infraestructura, extracción de ciertos recursos, etc.). Ya sabemos que esta es la lógica del *manejo adaptativo* (capítulo 1) con el que se pretende guiar cualquier intervención sobre el territorio. Por ejemplo, Susan Moegenburg y Douglas Levey aprovecharon la recolección de los frutos de la palma *Euterpe oleracea* por los campesinos del Estado de Pará (Brasil) para evaluar su efecto sobre las aves frugívoras (papagayos, trogones, etc.). Para ello, controlaron la presencia de estas aves en parcelas donde los campesinos extrajeron diferentes cantidades de frutos. Así demostraron que unas especies eran insensibles a este impacto (tenían alimentos alternativos), otras eran sensibles a niveles bajos de extracción (por ejemplo, *Trogon viridis*) y otras solo desaparecían en las parcelas más explotadas (por ejemplo, el gran papagayo *Ara macao*). Estos investigadores no manipularon el medio, pero aprovecharon la recolección de frutos para estudiar y proponer un modelo de uso de la palma que atenuara su impacto sobre las aves.

Tabla 13.2. Algunos modelos básicos de diseño experimental y los principales métodos de análisis estadístico utilizados en el estudio del hábitat de las especies.

Variable dependiente	Variables independientes	Métodos de análisis	Ejemplos
Disponibilidad vs. uso			
Catórica	Catóricas	Test de Chi-cuadrado, análisis log-lineal	Distribución de contactos de la marta (<i>Martes martes</i>) en diferentes sustratos (cuadro 13.1).
Continua	Catóricas	Análisis de la varianza (ANOVA)	Comparación de rasgos ambientales entre sectores ocupados por los lince (<i>Lynx pardinus</i>) o no (cuadro 13.1, tabla 13.3).
Análisis multivariante			
Continua	Continuas	Análisis de regresión múltiple	Relación entre la abundancia de corzos (<i>Capreolus capreolus</i>) y diferentes rasgos ambientales (cuadro 13.2)
Continua	Continuas y catóricas	Análisis de la covarianza (ANCOVA)	Relación entre el número de especies de aves, el tamaño de los fragmentos forestales (<i>covariante</i>) y su ubicación en España o Reino Unido (figura 14.3)
Catórica	Continuas y catóricas	Análisis de regresión logística	Relación entre la presencia-ausencia de ciertas especies de aves en islas forestales y su relación con ciertos rasgos ambientales (tabla 14.2)

Experimentos observacionales

La forma más habitual de estudiar el hábitat de las especies, se basa en el uso de la heterogeneidad ambiental del territorio para definir gradientes en los que las *variables independientes* se manifiesten con diferente intensidad. De esta forma, según se asocien con la *variable dependiente* y asumiendo un control razonable de las *variables secundarias*, se corroborará o rechazará la predicción estudiada.

Cuadro 13.1. Disponibilidad frente al uso del hábitat de dos carnívoros en la Región Mediterránea.

La marta (*Martes martes*) es una especie introducida en la isla de Menorca. Para estudiar su selección de hábitat, Anthony Clevenger (1994) recorrió 614 itinerarios de 50 m donde encontró 1.118 excrementos de este animal. Clasificó los itinerarios en húmedos (orientados al norte o ubicados cerca de los arroyos) y secos (pastizales, encinares y pinares). Un 9,7 % y un 90,3 % de los itinerarios transcurrieron sobre zonas húmedas y secas. Si las martas no hubieran seleccionado este rasgo ambiental (*hipótesis nula*) se hubieran detectado $1.118 \times 0,097 = 108$ excrementos en las zonas húmedas y $1.118 \times 0,903 = 1010$ en las secas. Sin embargo, se recolectaron 245 y 873 excrementos en zonas húmedas (más de los esperados por azar) y secas (menos de los esperados). Para ver si la distribución observada difería de la predicha por la *hipótesis nula* (no hay selección), se realizó un test del Chi-cuadrado ($\chi^2 = 192,4$ gl=1, $p < 0,001$) donde se demostró que la marta sí seleccionaba significativamente los sectores más húmedos.

El lince ibérico (*Lynx pardinus*) es uno de los mamíferos más amenazados a escala mundial. Para conocer las preferencias de hábitat de los individuos dispersantes en Doñana y obtener conclusiones sobre la estructura de los corredores útiles para sus movimientos, Francisco Palomares (2001) seleccionó 162 puntos al azar donde la especie no estaba presente. Luego, eligió al azar 128 localizaciones de 5 lince residentes y 310 localizaciones de 9 animales dispersantes que habían sido marcados con radio-emisores. En los tres casos (azar, residentes y dispersantes) midió en un radio de 100 m algunas variables relacionadas con la cobertura de la vegetación (cobertura de árboles y matorrales) y la abundancia de conejos (*Oryctolagus cuniculus*), la principal presa del lince. Esta fue evaluada mediante el número de excrementos detectados en nueve círculos de 40 cm de radio en cada uno de los puntos de estudio. Los resultados se analizaron mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de una vía, donde el factor de clasificación fue la falta de lince (1), el uso por dispersantes (2) y el uso por residentes (3). Se realizó además un test por pares para comprobar las diferencias entre lo no usado y lo utilizado por los lince dispersantes o residentes (tabla 13.3). Los resultados demostraron que los lince dispersantes eran poco selectivos con la vegetación siempre que hubiera bastantes conejos. Sin embargo, la abundancia de estas presas era menos abundante que en las áreas elegidas por los residentes, donde también había una menor cobertura vegetal.

Aunque hay muchas formas de diseñar estos estudios, repasaremos aquí las más habituales y sus técnicas de análisis básicas (tabla 13.2). Estas últimas sirven para modelizar las relaciones entre *variables categóricas* (por ejemplo, presencia o ausencia de una especie; tipos de sustrato, etc.) y *continuas* (abundancia, tamaño, condición corporal, número de especies, ph, etc.). En este contexto, hay dos grupos de diseños básicos utilizados en el estudio de las especies.

Tabla 13.3. Disponibilidad vs. uso. Resultados de un ANOVA en el que se comparan las coberturas (%) de árboles y arbustos y la abundancia de conejos (medida por el número de excrementos/m²) en los lugares usados y no usados por los lince dispersantes y residentes en Doñana (España). En todos los casos, hay diferencias significativas en el uso de los rasgos ambientales considerados (F). La última columna da los resultados de un test por pares en los que solo se indican aquellas combinaciones que presentan diferencias significativas (Palomares 2001).

Variable	No usado (1)	Usado por dispersantes (2)	Usado por residentes (3)	F	P	Pares que difieren significativamente (p<0,05)
Árboles (%)	39,1±2,0	31,9±3,4	14,2±4,5	38,6	<0,001	1-3, 2-3
Matorrales (%)	10,1±1,4	13,4±1,2	20,4±3,5	17,7	<0,001	1-3, 2-3
Conejos (ex./m ²)	87,5±7,7	122,3±12,7	243,9±37,6	20,5	<0,001	1-2, 1-3, 2-3

Estudios de disponibilidad vs. uso

Hay ocasiones en las que queremos comprobar si un determinado tipo de vegetación o sustrato (*variable independiente categórica*) es clave para la conservación de una especie. Podemos comparar entonces con un test del Chi-cuadrado si la distribución de los individuos entre los *estratos* de muestreo se ajusta a su disponibilidad (medida a partir de su cobertura) o si, por el contrario, los usan más o menos. Si nuestra clasificación del territorio es irrelevante para la especie (que responde a otras variables que no hemos considerado) no habrá diferencias entre la distribución observada y la esperada de acuerdo con la hipótesis nula (no selección; ver el ejemplo de la marta en el cuadro 13.1). En el caso de muchos animales difíciles de detectar (por ser nocturnos o de comportamiento muy reservado), se puede optar por seguir sus huellas o la ubicación de ciertas observaciones puntuales (por ejemplo, contactos de individuos provistos de radio-emisores; cuadro 13.1). En otras ocasiones, los estudios de disponibilidad vs. uso buscan demostrar la hipótesis de que una variable dada es relevante a la hora de explicar la presencia/ausencia de una especie. Por ejemplo, la abundancia de conejos es clave para la presencia de lince en un territorio como lo demuestran las diferencias significativas obtenidas en un análisis de la varianza entre los lugares ocupados y no ocupados por los lince residentes y dispersantes de Doñana (cuadro 13.1).

Análisis multivariante

En otras ocasiones estaremos interesados en elaborar modelos con los que investigar los cambios producidos en una población por el efecto conjunto de diferentes variables ambientales (tabla 13.2.). De acuerdo con nuestra visión multivariante del nicho (figura 13.1), este es el más realista de los diseños. Un caso particular es el *análisis de la covarianza*, útil cuando se intenta describir el efecto de una o más variables categóricas considerando, además, el efecto de ciertas variables continuas (llamadas *covariantes*; figura 14.3).

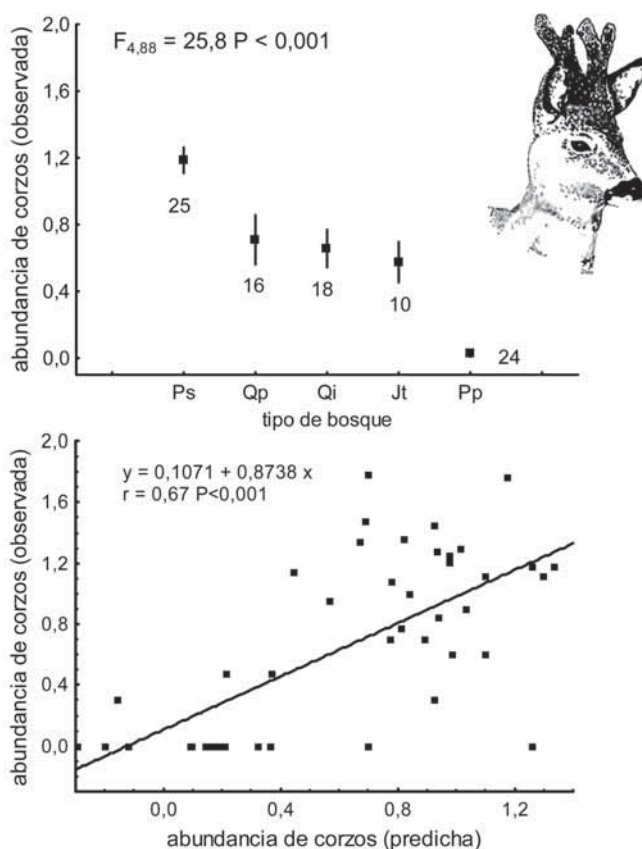


Figura 13.4. *Análisis de la distribución del corzo (Capreolus capreolus).* Arriba. Distribución del corzo en los bosques del centro de España. Se representa en escala logarítmica el número medio ($\pm$ error estándar) de grupos fecales encontrados en cada tipo de vegetación. Las cifras indican el tamaño de la muestra (número de itinerarios de censo). También se da el resultado de un análisis de la varianza (ANOVA) con el tipo de bosque como factor de clasificación donde se detectan diferencias significativas en la distribución del animal. Especies de árboles dominantes: *Pinus sylvestris* (Ps), *Quercus pyrenaica* (Qp), *Quercus ilex* (Qi), *Juniperus thurifera* (Jt), *Pinus pinaster* (Pp). Abajo. Relación entre las abundancias de corzos observadas y las predichas por el modelo obtenido en el cuadro 13.2.

Una variante de estos análisis es la *regresión logística*, en la que se relaciona la presencia/ausencia de una especie (valor 1/0) con una serie de variables continuas o categóricas (tabla 14.2). Esta estrategia de análisis, u otras similares, se aplica hoy para modelizar la distribución de la calidad del hábitat gracias al concurso de los *sistemas de información geográfica* y la creciente disponibilidad de datos cartográficos (Worldclim, Corine, Landscan, Humanfootprint, etc.). Los modelos disponibles (Maxent, Garp, Enfo, Bioclim, etc.; Elith *et al.* 2006) permiten trabajar con datos geo-referenciados donde se ubica la presencia de la especie en una determinada zona geográfica. Esto abre la posibilidad de generar mapas de adecuación a partir de la información acumulada en herbarios, museos u otras bases de datos (figura 13.5). Aunque difieren en sus procedimientos analíticos, estos modelos comparan la magnitud de las variables independientes (cartográficas) asociadas a las presencias de los ejemplares con la registrada en puntos seleccionados al azar.

Cuadro 13.2. Análisis multivariante de la distribución del corzo (*Capreolus capreolus*) en el centro de España.

El corzo es un herbívoro que se ha expandido desde las montañas hacia las mesetas castellanas. Su distribución parece estar condicionada por la calidad (digestibilidad) de la vegetación y la distancia de los bosques a las montañas. Puede predecirse que, a igualdad de calidad de la vegetación, los bosques más alejados tendrán menos corzos por no haber alcanzado aún su *capacidad de carga*. En marzo de 2003, los estudiantes de la Universidad Complutense de Madrid realizaron 94 itinerarios de 500 m donde cuantificaron la abundancia de excrementos de corzo (y). También se cuantificó la distancia a las montañas (x_1) y la variedad y abundancia de comida (x_2 : número de especies de árboles y arbustos, x_3 : cobertura de robles *Quercus pyrenaica*, x_4 : cobertura de encinas *Quercus ilex*, x_5 : cobertura de zarzas *Rubus* y otras rosáceas, etc.). Se seleccionaron los 47 itinerarios impares para hacer un análisis de *regresión múltiple por pasos* y se obtuvo la ecuación: $y = 0,5 - 0,7 x_1 + 1,4 x_2 - 0,5 x_3$ ($r = 0,7$ $p < 0,001$) [1]. Esta indicaba que la abundancia de corzos se asociaba negativamente con la distancia a la sierra (x_1) y la cobertura de encinas (x_3 ; un árbol esclerófilo de hojas poco digeribles) y positivamente con la mayor variedad de árboles y arbustos sobre los que alimentarse (x_2). Se corroboraba así la hipótesis de un efecto combinado de la ubicación geográfica y la calidad trófica de los bosques. Para verificar el modelo, recurrieron a los 47 itinerarios pares donde con los valores observados de x_1, x_2 y x_3 y el modelo [1] se calculó el valor esperado (y'). Este fue comparado con los grupos fecales realmente contactados (y'') mediante un análisis de regresión simple (figura 13.3). Esta ecuación se aproxima a una ecuación del tipo $y = a + bx$ donde $a = 0$ y $x = 1$ (es decir, donde $y = x$).

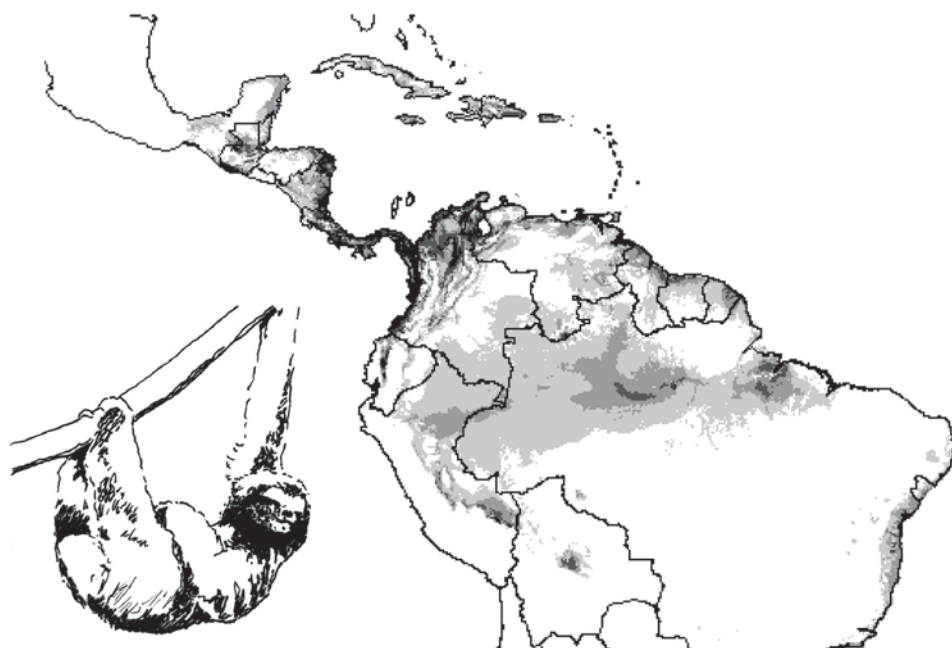


Figura 13.5. *Índices de adecuación del hábitat.* Distribución de la calidad ambiental de América para el perezoso (*Bradypus variegatus*). Se ha calculado con el programa Bioclim (Busby 1986) a partir de los rasgos climáticos de una serie de localidades donde la especie ha sido detectada. Los sectores más oscuros son los más adecuados según las predicciones del modelo. Estos modelos son aproximaciones útiles para situar los lugares adecuados donde encontrar un organismo raro, definir la potencialidad de ciertos territorios para la recuperación de una especie amenazada o predecir los sectores potencialmente adecuados para la instalación de una especie. Obsérvese, por ejemplo, que las Grandes Antillas (Cuba, Santo Domingo) presentan una adecuación media pese a que la especie no ha logrado colonizar estas islas.

Test de hipótesis y validación de modelos

La parte final de cada uno de nuestros estudios intentará comprobar si las variables consideradas (dependientes e independientes) se asocian de acuerdo con nuestras predicciones. Se cierra así la aplicación del *método científico*. Si los resultados apoyan nuestra hipótesis sobre los factores que modelan la calidad del hábitat de las especies analizadas (el cardo no germina bien a temperaturas extremas; las martas seleccionan los lugares más húmedos; los linces necesitan zonas abiertas y con muchos conejos; el corzo necesita comida variada y se hace raro al alejarse de la Sierra de Guadarrama...) podemos decir que hemos avanzado sustancialmente en el conocimiento del proceso estudiado. Estaremos en condiciones de dictaminar qué perturbaciones pueden ser más nocivas para la conservación de las especies. Si no, empezaremos de nuevo (cuadro 1.2). Pero aún en el caso de

que hayamos demostrado convincentemente las relaciones predichas entre una serie de variables, es conveniente validar el modelo. Es decir, comprobar con nuevos datos que nuestras predicciones se cumplen también en esas nuevas circunstancias. De no ser así, es posible que el patrón de asociación surgido en nuestro experimento sea, pese a su lógica intachable, un hecho fortuito resultado de la acción descontrolada de variables no consideradas o desconocidas. Incluso en el supuesto de que el modelo quede validado, es muy posible que solo sirva para trabajar en las peculiares condiciones del *universo de muestreo* en el que nos hayamos movido y que sus resultados no sean extrapolables a otras circunstancias (¿Servirá el modelo del corzo elaborado en Castilla para predecir su abundancia en Baviera?). Hay por lo menos dos razones para explicar estas dificultades: la primera tiene que ver con la desconocida acción de las *variables secundarias*, cuyo efecto sobre el proceso estudiado puede variar de un sector a otro disminuyendo la capacidad predictiva de las variables independientes seleccionadas. La segunda se explicaría por la desigual respuesta de las poblaciones o comunidades a los factores ambientales analizados en los diferentes sectores de su área de distribución (figura 13.1).

Aproximaciones teóricas: los índices de adecuación del hábitat

Los estudios arriba comentados son aproximaciones empíricas a situaciones concretas (los intervalos de la figura 13.2). Pero la suma de los conocimientos parciales así acumulados acaban produciendo una información general sobre los requerimientos de hábitat de las especies (conjunto de la figura 13.2) útiles para diagnosticar el efecto de ciertas alteraciones ambientales o predecir la distribución de la *calidad del hábitat* en cualquier lugar o circunstancia. Por esta razón, el US Fish and Wildlife Service propugna el establecimiento de *Índices de Adecuación del Hábitat* (IAH) para las especies de fauna amenazada, cinegética y de interés pesquero. Su objetivo es cartografiar la calidad del territorio de los Estados Unidos de América con el fin de gestionarlo de acuerdo con los requerimientos de las especies. Para ello, solicita a los especialistas en cada especie que establezcan, según su conocimiento y experiencia, un número limitado de variables importantes para las especies (y_i) que sean fácilmente cuantificables con la información cartográfica disponible (topografía, usos del suelo, vegetación, productividad). Estos expertos han de consensuar la forma de valorar la adecuación de cada variable para la especie en un rango comprendido entre 0 y 1 ($0 \leq y_i \leq 1$) y han de establecer los perfiles de sus efectos sobre las especies. Por ejemplo, la abundancia de bosques en la cuadrícula evaluada puede ser una función lineal positiva de la adecuación del territorio para un pájaro carpintero, con $y_i=0$ donde

no hay bosques ($x_1=0$), $y_1=0,5$ donde la cobertura forestal sea del 50% ($x_1=0,5$) e $y_1=1$ donde esta sea del 100% ($x_1=1,0$). Pero la cobertura de bosque puede tener una relación de otro tipo en el caso de los ciervos: estos no ocupan las áreas totalmente forestales ni las deforestadas, por preferir una mezcla entreverada de bosques y prados ($y_2=0$ con 0% de cobertura forestal, $y_2=1$ con 50 % y $y_2=0$ con 100%). Las n variables así consideradas conforman un *índice de adecuación del hábitat* (IAH) cuyos valores pueden cartografiarse sobre el territorio

$$IAH = (y_1 \cdot y_2 \cdot y_3 \dots y_n)^{1/n} \quad [13.3]$$

Hay dos razones por las que no deben obviarse este tipo de aproximaciones teóricas. En primer lugar, porque suponen la proyección en el espacio de los conocimientos acumulados por la comunidad científica. Esta información es un instrumento útil en cualquier política de gestión (diseño de reservas, predicción del impacto de ciertos cambios en el uso del territorio, rastreo de *hábitats potenciales*, etc.). Y, en segundo lugar, porque puede ser una metodología adecuada para abordar con rapidez ciertos estudios en los plazos exigidos: se puede realizar el estudio del potencial impacto de una carretera o un embalse en un área ocupada por una especie amenazada cartografiando la distribución de las variables que les afectan e integrándolas en índices sintéticos que permitan evaluar el interés conservacionista de los diferentes sectores del territorio considerado.

Capítulo 14. Pérdida y fragmentación del hábitat

*Cualquier tipo de hábitat puede ser fragmentado.
Los efectos de dividir una pradera en retazos entremezclados
con campos agrícolas y urbanizaciones no son diferentes de los que acompañan a
la fragmentación de los bosques.*

John Wiens (1989)

The ecology of bird communities.
Cambridge University Press, Cambridge

Introducción

Ya sabemos que la calidad del hábitat de las especies no se distribuye de forma continua. Varía al hacerlo el clima, el sustrato o la comunidad de organismos con la que interactúan. Por eso, las especies suelen distribuirse de una manera irregular y discontinua al variar aquí y allá la combinación de condiciones ambientales que favorecen su presencia. Además, el régimen natural de perturbaciones (corrimientos de tierra, actividad volcánica, huracanes, incendios, etc.) contribuye a producir cambios abruptos en la estructura espacial del hábitat dando lugar a la aparición de parcelas que difieren en aspecto y calidad. Este es el estado natural de las cosas. Sin embargo, no es esto lo que preocupa a los conservacionistas, sino la creciente intervención humana sobre el territorio. Esta ha intensificado y acelerado la parcelación de los sistemas naturales generando rupturas y espacios que han alterado las continuidades y gradientes dominantes en el mundo natural. Todos estamos familiarizados con la reducción y atomización de los bosques para que expandan cultivos y pastizales (figura 14.1), su sustitución por otras plantaciones o su eliminación en beneficio de terrenos urbanizados, embalses o carreteras. Y, en todos estos casos, las especies asociadas a los ambientes en retroceso ven mermar las superficies disponibles y se enfrentan a una creciente reducción y aislamiento de sus poblaciones. No debe extrañarnos, por lo tanto, que la pérdida y *fragmentación* de los hábitats naturales haya sido considerada desde hace años como una de las amenazas más frecuentes y ubicuas para la conservación de la biodiversidad (Harris 1984, Harrison y Bruna 1999, Fahrig 2003).

Patrones en el hábitat fragmentado

Si proyectáramos sobre un plano la evolución temporal de la superficie de un hábitat en retroceso, observaríamos que aparecen cuatro patrones en la configuración del paisaje que nos advierten de la perniciosa incidencia de la fragmentación sobre la supervivencia de las especies (figura 14.2).

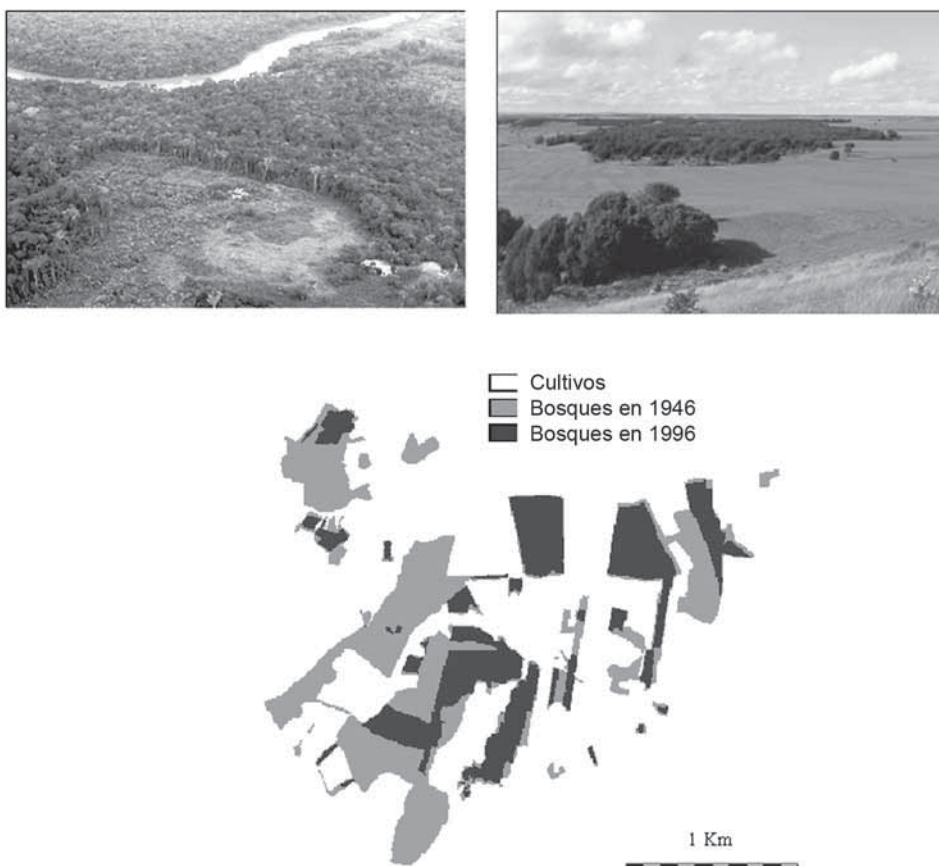


Figura 14.1. Fragmentación forestal. Arriba. Inicios de la sustitución del bosque por cultivos en el bosque amazónico de Miraflores (Colombia) y bosques fragmentados en una zona agrícola española (Lerma, Burgos) en la que durante el período 1940-1970 (*debajo*) se acentuó el proceso de fragmentación al eliminarse una parte de la superficie forestal para incrementar la superficie cultivada. En 50 años, el bosque se redujo en un 55,6%, el número de fragmentos pasó de 16 a 29, su tamaño medio se dividió por 4 y la distancia entre fragmentos aumentó un 25 % (Santos y Tellería 1998).

En primer lugar, se produce una pérdida neta de la cantidad de hábitat. Es decir, disminuye su superficie con la consiguiente retracción de las especies asociadas. Como consecuencia, también disminuye su *densidad regional* (número de

individuos por unidad de superficie en toda la región considerada), un buen índice de su capacidad para restañar las extinciones locales mediante el aporte de individuos desde otros sectores no alterados. En segundo lugar, se reduce el tamaño medio de los fragmentos supervivientes. Esto tiene consecuencias negativas sobre las especies que los ocupan pues, por debajo de un determinado umbral, serán incapaces de mantener sus poblaciones. En tercer lugar, suele aumentar la distancia entre los fragmentos con la consiguiente dificultad de intercambiar individuos con el resto de las poblaciones aisladas o de reponerse, por recolonización, de eventuales extinciones. Y, en cuarto lugar, la aludida reducción superficial de los fragmentos produce un aumento de la relación perímetro/superficie. Esta es una regla física que suele visualizarse comparando la relación entre perímetro ($P=2\pi r$) y la superficie ($S= \pi r^2$) de un fragmento circular, tanto mayor en cuanto menor es r ($P/S=2/r$). En consecuencia, la reducción superficial implica una mayor permeabilidad del hábitat fragmentado a las perturbaciones procedentes de los ambientes periféricos. Se da así un creciente *efecto de borde* (interferencias entre los hábitat vecinos) que, por alterar la calidad del hábitat en regresión, puede ser pernicioso para los individuos acantonados en los fragmentos (Murcia 1995).

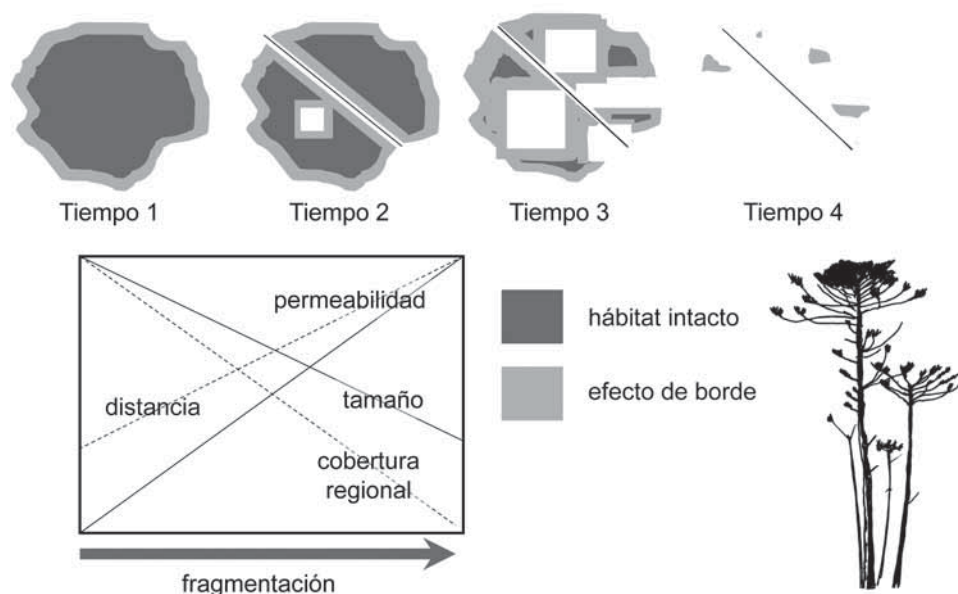


Figura 14.2. Esquema de la reorganización espacial de un territorio donde un hábitat es sustituido por otro. Hay un proceso de penetración (carretera) y perforación (campos de cultivo; tiempo 2) que al expandir dan lugar a la fragmentación (tiempo 3) y reducción extrema del hábitat original (tiempo 4). A lo largo del proceso, el hábitat en retracción (gris) pierde superficie y sus fragmentos están más aislados y son cada vez más pequeños y vulnerables al efecto de borde. La mayor parte de los estudios sobre fragmentación se han realizado en ambientes forestales (en la imagen, fustes de *Araucaria humboldtensis*, un árbol amenazado endémico de Nueva Caledonia).

Estas tendencias en la organización del paisaje suelen manifestarse conjuntamente a lo largo de los procesos de fragmentación (Andrén 1994). Por eso, aunque es frecuente utilizar el tamaño de los fragmentos como el descriptor más evidente de las condiciones ambientales impuestas por esta alteración ambiental (figura 14.3), no ha de olvidarse la incidencia simultánea del resto de los efectos.

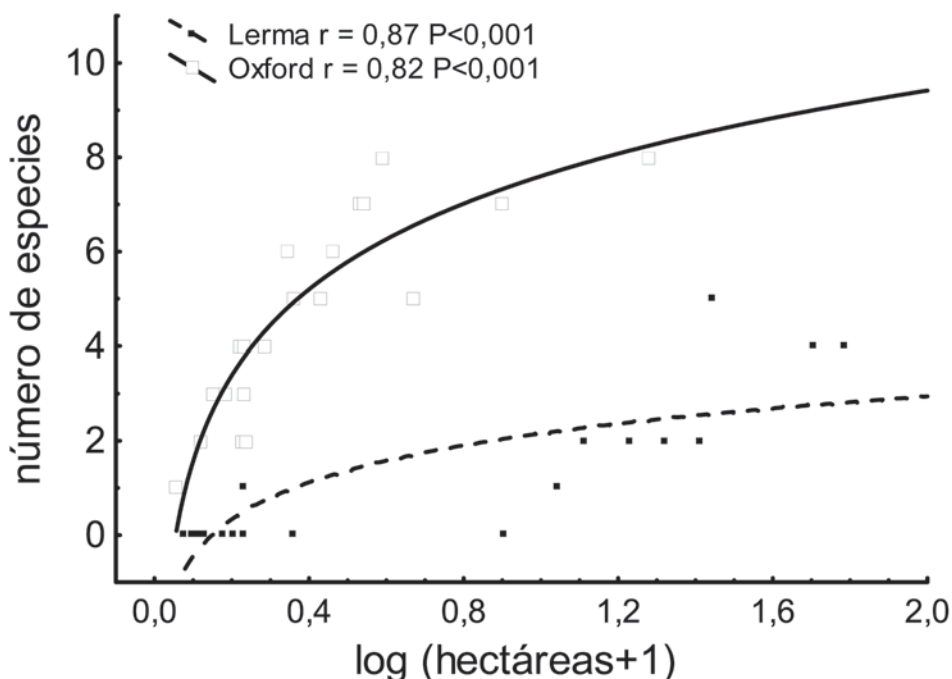


Figura 14.3. Relación entre el tamaño de los fragmentos forestales y el número de aves insectívoras reproductoras en Oxford (Reino Unido) y Lerma (España). La abundancia de aves forestales decrece en el Sur de Europa al disminuir las precipitaciones y deteriorarse las condiciones óptimas para el desarrollo del bosque. Para ilustrar este efecto sobre la riqueza de aves insectívoras forestales en fragmentos de diferente superficie, se utilizaron los datos de dos archipiélagos forestales situados en una localidad centroeuropea (Oxford, Ford 1987) y otra mediterránea (Lerma, Santos y Tellería 1997a). En ambos casos, el tamaño del fragmento se asocia significativamente con el número de especies (ver los valores de r en la figura), pero no explica las diferencias entre localidades. Un análisis de la covarianza (ANCOVA, tabla 13.2), con el efecto de la localidad como factor de clasificación (Oxford vs. Lerma) y el tamaño del fragmento como covariante, demostró que la riqueza de especies se asocia positivamente con la superficie de los bosques ($F_{1,35}=45,7$, $P<0,001$) aunque hay un fuerte efecto de la localidad ($F_{1,35}=97,1$, $P<0,001$). Esto ilustra que, a igualdad de tamaño, los fragmentos de Oxford tienen más aves forestales que los de Lerma.

Tabla 14.1. Patrón encajado en la distribución de aves insectívoras forestales en encinares (*Quercus ilex*) del centro de España. Las especies que antes desaparecen son las dependientes de los troncos (trepador azul *Sitta europaea* o el agateador común *Certhia brachydactyla*), un sustrato que se reduce rápidamente en los bosques menores o de las escasas coníferas (el carbonero garrapinos *Parus ater* se asocia a las sabinas, *Juniperus thurifera*). Las más extendidas son las que dependen de los insectos de follaje (el reyezuelo listado, *Regulus ignicapillus*, y el herrerillo común *Cyanistes caeruleus*). La pérdida de especies es encajada, con un fallo (*Regulus regulus* en el bosque 3). Es importante destacar que la pérdida de especies no se relaciona siempre con el tamaño de los fragmentos ya que el bosque 4 presenta más especies que los bosques 5 y 6 pese a ser de menor tamaño (Tellería y Santos 1995).

Bosque nº	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Tamaño (ha)	170	150	27	10	60	20	1,3	0,3	2	0,8	0,6	0,5	0,3	0,2	0,1
Nº de especies	9	8	5	4	3	3	3	3	2	2	2	2	2	1	1
<i>Regulus ignicapillus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cyanistes caeruleus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>Periparus major</i>	X	X	X	X	X	X	X	X							
<i>Regulus regulus</i>	X	X	*	X											
<i>Aegithalos caudatus</i>	X	X	X												
<i>Lophophanes cristatus</i>	X	X	X												
<i>Certhia brachydactyla</i>	X	X													
<i>Sitta europaea</i>	X	X													
<i>Periparus ater</i>	X														

Pérdida de especies

La reducción del tamaño de los fragmentos da lugar a una progresiva pérdida de aquellas especies vinculadas al hábitat en regresión. Esta será tanto más acusada cuanto mayor sea la reducción de su superficie (figura 14.3), un patrón que se ajusta bien a los modelos que predicen la riqueza de especies a partir de la superficie muestreada (cuadro 4. 1).

La pérdida de especies puede tener, además, una característica importante: puede ser una *pérdida encajada* (Patterson 1987). Es decir, puede presentarse bajo la forma de una desaparición ordenada en la que solo unas pocas especies —siempre las mismas— sobreviven en todos los fragmentos mientras que otras —siempre las mismas también— solo perduran en aquellos fragmentos superiores a un tamaño dado (tabla 14.1). Esto tiene importantes implicaciones conservacionistas porque, de darse este patrón, la superficie total de hábitat disponible en un territorio no predice por sí misma su aptitud para albergar una determinada comunidad de especies. Por ejemplo, 100 fragmentos de 1 ha, nunca reunirán todas las especies presentes en un fragmento de 100 ha por albergar solo réplicas del limitado número de las que sobreviven en los fragmentos menores. La pérdida encajada es, en última instancia, la suma de la respuesta de cada una de las especies al proceso de fragmentación. Y el orden en el que desaparecen es un índice de su vulnerabilidad a este tipo de alteraciones. Esta pérdida se suele ilustrar mediante las *funciones de incidencia*, que describen la probabilidad de que una especie ocupe fragmentos de unas determinadas características (figura 14.4). En realidad, la persistencia de las especies en hábitats fragmentados está condicionada por multitud de factores interrelacionados que se relacionan tanto con la calidad del hábitat como con la estructura de los fragmentos (tabla 14.1)

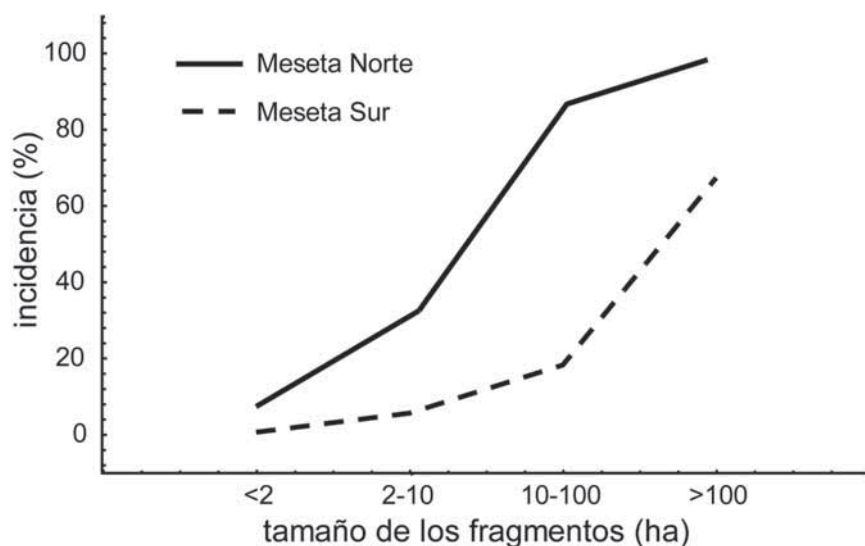


Figura 14.4. Incidencia de una especie en fragmentos de diferente tamaño. Efectos de la fragmentación del bosque mediterráneo de encinas (*Quercus ilex*) sobre la frecuencia de aparición del mirlo (*Turdus merula*) en las dos mesetas ibéricas (Norte y Sur). La Meseta Norte, más húmeda, presenta bosques más adecuados para esta especie. Por eso, a igualdad de tamaño, los fragmentos del norte tienen mayor probabilidad de retener a estos animales (Santos y Tellería 1998). En la tabla 14.2 se describen otros efectos sobre la distribución de esta especie.

Tabla 14.2. Factores determinantes de la distribución de dos aves en bosques fragmentados. Se dan los resultados de un *análisis de regresión logística* (tabla 13.2) donde se analiza la presencia (1) o ausencia (0) de dos especies de aves en función del tamaño, estructura de la vegetación y ubicación en las mesetas Norte y Sur de la península Ibérica (variable categórica; ver tabla 13.2) de 214 fragmentos de encinar (*Quercus ilex*). Los coeficientes del análisis indican que la presencia de las dos especies se asocia positivamente con el tamaño del fragmento, responde de forma dispar a diferentes rasgos de la vegetación y, en el caso del mirlo, su frecuencia de aparición es mayor en la Meseta Norte (figura 14.3). Se indica el porcentaje de aciertos del modelo al predecir la presencia o ausencia de las dos aves y su significación (Santos *et al.* 2002).

Modelo	Petirrojo (<i>Erithacus rubecula</i>)	Mirlo (<i>Turdus merula</i>)
Intercepto	-13,51	-4,73
Tamaño del bosque	7,78	2,92
Cobertura de matorrales	—	0,08
Altura de los matorrales	-3,74	—
Densidad de árboles	3,91	—
Meseta Sur o Norte	—	-3,03
Aciertos (%)	98,02	90,59
	P<0.001	P<0.001

Efecto de la densidad ecológica

La denominada *hipótesis del muestreo* mantiene que la pérdida de especies en un proceso de fragmentación viene determinada por su *densidad ecológica* (densidad dentro de un hábitat dado) y el tamaño de los fragmentos (Connor y McCoy 1979). Según esta hipótesis, el número de individuos por unidad de superficie en el hábitat considerado determinará la probabilidad de que la especie sea “muestreada” por los retazos supervivientes de un evento de fragmentación (figura 14.5). Y los fragmentos mayores tendrán más probabilidad de acumular un elevado número de especies por sobrepasar el umbral de tamaño requerido por las menos densas. Esta última predicción explicaría, por sí misma, el *patrón encajado* de pérdida de especies, ya que las menos densas tienden a perderse antes que las abundantes.

Estas predicciones se cumplen bien en muchos casos (figura 14.5) por lo que la *densidad ecológica* es un dato valioso a la hora de predecir los efectos de la

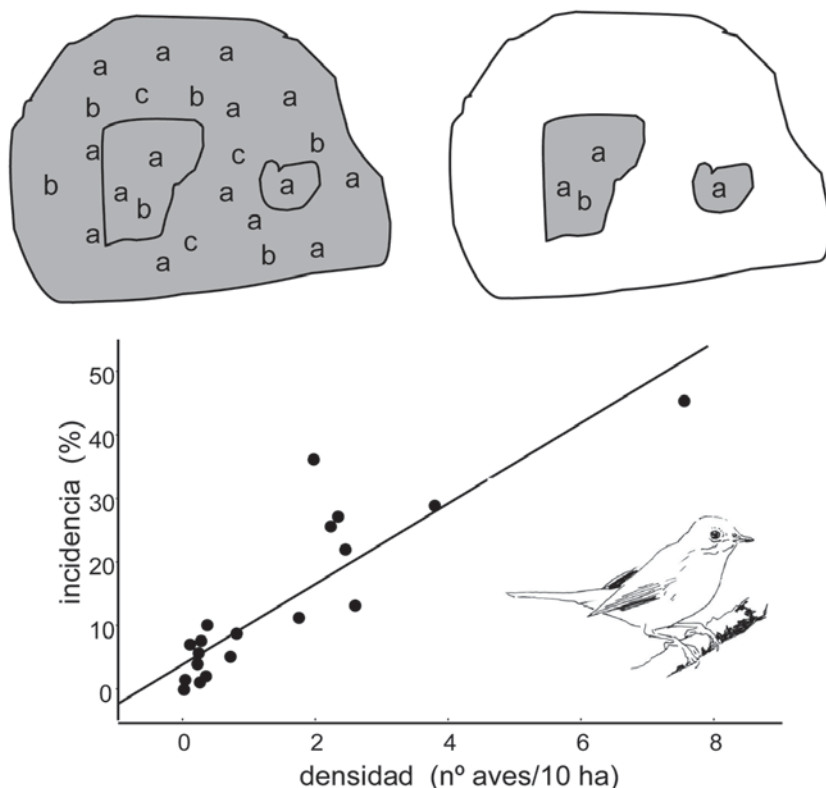


Figura 14.5. Hipótesis del muestreo. Arriba. Esquema del efecto del muestreo en la retención de especies tras un evento de fragmentación. Antes de la fragmentación, la comunidad está compuesta por 15 individuos de la especie a, 5 de la b y 3 de la c. Tras la fragmentación, solo la especie más abundante (a) ha sido retenida en los dos retazos de hábitat supervivientes, mientras que la más rara (c) ha desaparecido del nuevo paisaje por no coincidir su ubicación con los fragmentos supervivientes. Abajo. Efecto de la densidad ecológica sobre la *incidencia* de los pájaros en los fragmentos de bosque mediterráneo de las mesetas ibéricas (cada punto representa una especie). La densidad ecológica obtenida en grandes superficies de bosque predice bien la probabilidad de encontrar a las especies en los fragmentos. La curruca carrasqueña, *Sylvia cantillans*, la especie más densa en estos bosques, está presente en cerca del 50 % de los fragmentos (Tellería y Santos 1999)

fragmentación sobre las especies. Por añadidura nos marca claramente las prioridades a la hora de conservarlas en ambientes fragmentados: los fragmentos procedentes de hábitats con altas densidades de las especies a conservar serán los más rentables en términos de protección pues, a igualdad de tamaño, albergarán poblaciones mayores.

Sin embargo, la *hipótesis del muestreo* no explica por sí misma todo lo que ocurre a lo largo de un proceso de estas características, por tres razones. En primer lugar, porque las densidades ecológicas no siempre reflejan la capacidad real de un hábitat para mantener poblaciones a lo largo del tiempo. Sabemos que hay

hábitats sumidero donde se mantienen poblaciones gracias al aporte de individuos desde las *hábitats fuente* (figura 6.4). Antes de la fragmentación, puede albergar una determinada *densidad ecológica* pero, tras ella, dejan de recibir estos aportes (o aumentan las dificultades para recibirlos a través de un paisaje hostil) con lo que las poblaciones aisladas acaban por extinguirse (Lawton 1993). En segundo lugar, porque la reducción de especies puede afectar al funcionamiento del sistema (capítulo 8). Por ejemplo, tales pérdidas pueden afectar a especies importantes en la polinización o la dispersión de semillas llegando a disminuir la capacidad regenerativa de la vegetación (Janzen 1986, Aizen y Feisinger 1994, etc.). Y, en tercer lugar, porque los patrones iniciales de ocupación definidos por la *densidad ecológica* se desfiguran al deteriorarse la calidad de los fragmentos por el *efecto de borde*. Esto puede implicar que, tras un evento de fragmentación, las especies “capturadas” por los retazos supervivientes sufran un rosario de extinciones al afrontar unas condiciones ambientales crecientemente desfavorables.

Efecto de borde

La disminución del tamaño de los fragmentos tiende a aumentar la relación perímetro/superficie (figura 14.2). Se crea así un *ecotono* de importancia relativa creciente que puede ser perjudicial para las especies acantonadas en los hábitats en retroceso. De hecho, el efecto de borde parece haber sido uno de los principales conductores de la evolución de una serie de fragmentos de bosque amazónico comprendidos entre 1 y 100 ha que han sido monitoreados intensivamente durante más de treinta años (Laurance *et al.* 2011). Muchas de las amenazas sobre estos organismos proceden de la matriz que se expande apoyada por la intervención humana, donde se dan procesos físicos y biológicos que pueden afectar gravemente la supervivencia de las especies que viven en los fragmentos (Murcia 1995, Harrison y Bruna 1999).

Procesos físicos. Los bosques mantienen, por ejemplo, condiciones microclimáticas diferentes a las de los medios deforestados que los rodean. Retienen la humedad gracias a que el arbolado produce sombra y atenúa el efecto del viento. Además, su dosel mitiga las bruscas oscilaciones térmicas de los días calurosos o extremadamente fríos. Esto genera unas condiciones climáticas mucho más homeostáticas que las de los ambientes desarbolados. De esta forma, en el *ecotono* se deterioran las condiciones y su efecto suele penetrar, de media, unos 150 m. bosque adentro, con máximos de 500 m. e incluso de varios kilómetros (Laurance 2000). En fragmentos muy pequeños, este efecto puede alterar drásticamente las condiciones ambientales de todo el bosque eliminando a las especies inadaptadas a estas condiciones.

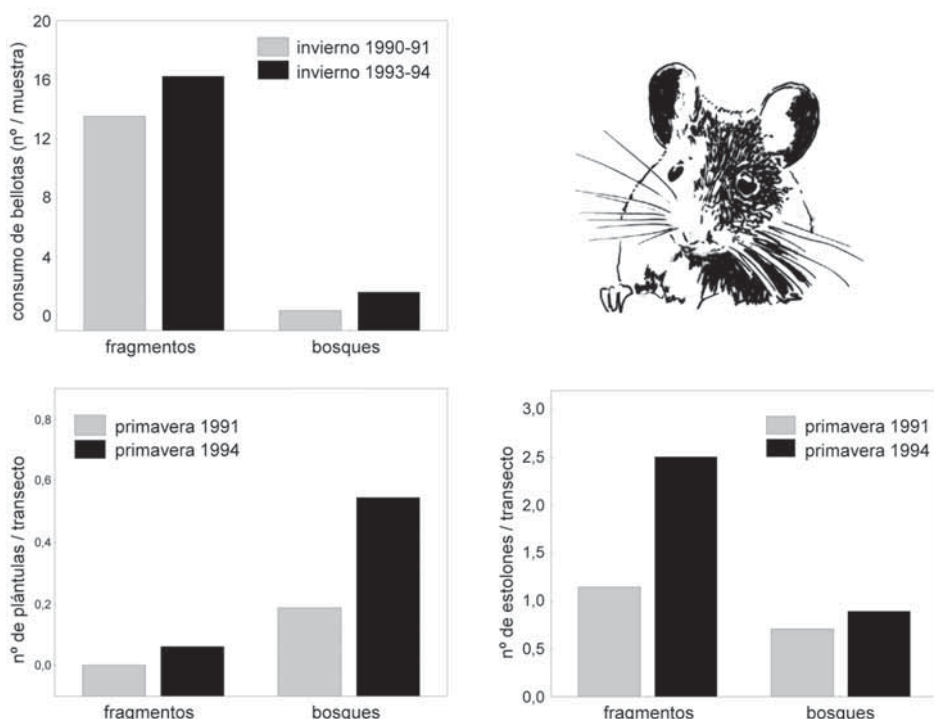


Figura 14.6. Efecto de borde. En los encinares (*Quercus ilex*) fragmentados de Lerma, los ratones (*Apodemus sylvaticus*) que han criado en los campos cultivados tienden a nidificar en los bordes de los fragmentos forestales con la llegada del labrado otoñal (destruye sus madrigueras). Esto da lugar a grandes concentraciones de estos roedores en los fragmentos menores donde consumen las bellotas forzando a las encinas a desarrollar una reproducción estolonar. Esto favorece la proliferación de pies clónicos. Se describe en la figura el consumo de bellotas y el reclutamiento de la encina en 10 fragmentos de encinar (0,2 a 12 ha) y tres bosques grandes (150 a 350 ha) de Lerma. *Arriba:* consumo por los ratones de bellotas de encina en fragmentos y bosques en dos inviernos diferentes. *Abajo izquierda:* abundancia de plántulas procedentes de la germinación de bellotas en idéntico escenario. *Derecha:* abundancia de plántulas de regeneración estolonar (Santos y Tellería 1997b).

Procesos biológicos. La reducción de los fragmentos favorece también la penetración de especies procedentes de los ambientes circundantes que pueden perjudicar a las especies allí acantonadas. Un caso típico es el aumento de la depredación en el ecotono por coincidir los depredadores generalistas de los medios en expansión y retroceso. Desde que David D. Wilcove señalara en 1985 la extinción local de muchos pájaros forestales por la depredación de sus nidos en los bosques fragmentados de Norteamérica, no han dejado de acumularse evidencias en este sentido (Murcia 1995). Las interferencias pueden producir, además, cambios en las estrategias vitales de ciertos organismos (figura 14.6).

Por ejemplo, la reducción de los fragmentos puede impedir la constitución de grupos de individuos lo suficientemente grandes como para afrontar con éxito

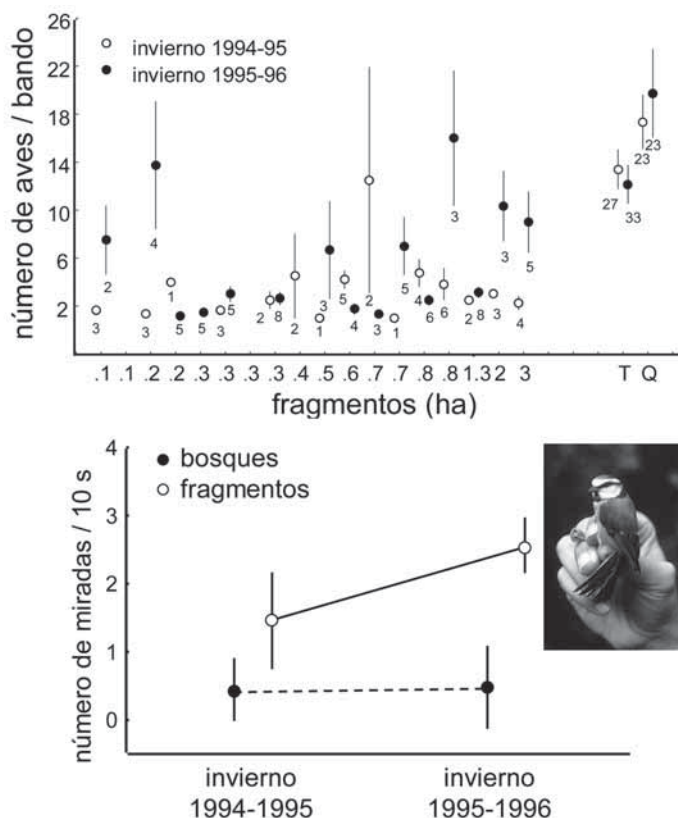


Figura 14.7. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre el comportamiento. Arriba. Los fragmentos menores del bosque mediterráneo en las mesetas castellanas (figura 14.1) retienen durante el invierno bandos mixtos de carboneros y herrerillos (*Parus*, *Periparus*, *Cyanistes*), reyezuelos (*Regulus*) y otras aves (*Sitta*, *Certhia*) de menor número de individuos y especies que los asentados en los grandes bosques de la zona (T y Q). Abajo. Dado que estos bandos permiten una vigilancia anti-depredatoria colectiva, su reducción numérica afecta al comportamiento de las especies capaces de invernar en los fragmentos menores (como el herrerillo *Cyanistes caeruleus* de la figura), que deben ampliar su tasa de vigilancia anti-depredatoria (número de veces que miran a la búsqueda de potenciales depredadores). Esto les resta tiempo para otras actividades importantes, como la búsqueda de alimento (Tellería *et al.* 2001).

el riesgo de depredación asociado al efecto de borde. Esto ocurre, por ejemplo, con los bandos multiespecíficos de carboneros y herrerillos (*Parus*, *Periparus*, *Cyanistes*, *Regulus*) del centro de España que, al reducir sus efectivos en los fragmentos menores, han de cambiar el uso del espacio hacia lugares más protegidos y han de dedicar mucho más tiempo a la vigilancia anti-depredatoria (figura 14.7). No ha de extrañarnos, por ello, que ciertas especies de aves acantonadas en fragmentos forestales presenten peor condición corporal que las asentadas en un hábitat extenso y continuo.

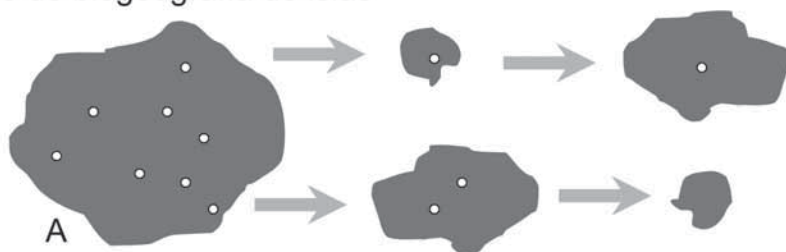
En resumen, el efecto de borde resta superficie útil para el asentamiento de las poblaciones acantonadas en los fragmentados hasta el punto de hacerlos totalmente inadecuados para los organismos más sensibles. Por eso, es frecuente que en el diagnóstico de los factores que inciden sobre la presencia de una especie en un paisaje fragmentado se incluya, junto con el tamaño y la calidad del hábitat (tabla 14.1), alguna medida que describa la forma de cada fragmento (por ejemplo, su relación perímetro/superficie). Desde este punto de vista, las formas que tienden a minimizar el efecto de borde (las más redondeadas) serán las más adecuadas para preservar sus poblaciones. Conviene resaltar aquí el paradójico contraste de esta visión conservacionista del ecotono con el viejo “principio del efecto de borde” (Leopold 1933). Este ha propugnado durante décadas la creación de ecotonos para aumentar la diversidad de la flora y fauna gracias a la conjunción de especies de preferencias ecológicas dispares (Harris 1988).

Importancia de la ubicación espacial de los fragmentos

La supervivencia de las especies en los fragmentos dista mucho de ser un proceso estático. Las poblaciones allí acantonadas pueden desaparecer por algún evento catastrófico o por la propia incapacidad para persistir por debajo de ciertos umbrales de tamaño. Pero los fragmentos pueden ser colonizados por nuevos individuos que compensen dichas extinciones. De esta forma, la incidencia de las especies en un hábitat fragmentado es el resultado de una *dinámica de extinción-recolonización* en la que, además de las características de los propios fragmentos (tamaño, forma, calidad de hábitat, etc.), es muy importante su ubicación espacial (figura 14.8). La idea es sencilla: si una población desaparece en un fragmento tendrá más probabilidad de recuperarse por la llegada de nuevos individuos desde otros fragmentos ocupados en cuanto menor sea su distancia a los mismos. Se facilita así el “*efecto rescate*” de las poblaciones desaparecidas (Brown y Kodrick-Brown 1977).

La dificultad de estos trasiegos está condicionada, además de por las dificultades del territorio que hay que cruzar, por las características de las especies implicadas. Aquellas con mayor capacidad de desplazamiento (por ejemplo, animales voladores, plantas anemógamas, etc.) tendrán más probabilidad de llegar a fragmentos lejanos sorteando sectores inadecuados, aunque la capacidad de locomoción pueda no ser siempre el factor decisivo. En el caso de los animales se habla, por ejemplo, de especies de *borde blando* y *borde duro* según su mayor o menor predisposición psicológica a moverse fuera de los límites del hábitat que prefieren (Stamps *et al.* 1987).

Modelo de biogeografía de islas



Modelo de metapoblaciones

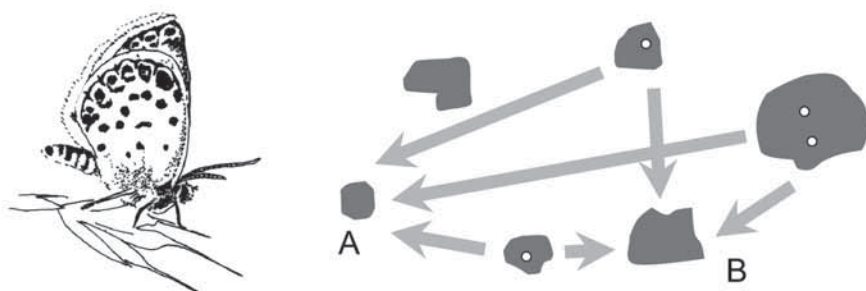


Figura 14.8. Efectos de la ubicación espacial de los fragmentos. Arriba. El modelo biogeográfico de islas predice que, a igualdad de tamaño, los fragmentos más alejados del continente que actúa como reservorio (A) tienen más dificultades para recibir individuos. Abajo. El modelo de metapoblaciones asume que la probabilidad de recibir individuos es proporcional al número de fragmentos ocupados (si hay muchos es más fácil que llegue algún individuo colonizador) y su distancia media a los mismos (A tendrá más dificultades de ser recolonizado que B). Se representa a *Plebejus argus* (familia Lycaenidae), un lepidóptero cuya dinámica de meta-poblaciones en hábitats fragmentados ha sido estudiada en el Reino Unido.

Hay dos modelos útiles para explicar la importancia de la ubicación espacial de los fragmentos sobre su capacidad para reponer las pérdidas de especies (figura 14.7). El *modelo de biogeografía insular* fue propuesto por Robert MacArthur y Eduard O. Wilson (1967) para explicar la dinámica de colonización de las islas oceánicas (capítulo 7). Este modelo, que funciona bien en general, propone un escenario formado por un gran continente (un gran retazo de hábitat continuo) que actúa como fuente de los individuos colonizadores de los fragmentos. En este contexto, a igualdad de tamaño, forma y calidad de hábitat del fragmento, el principal determinante de la probabilidad de recolonización será la distancia al centro emisor de individuos. En cuanto más alejado se encuentre un fragmento del área fuente, menos individuos lograrán alcanzarlo.

El *modelo de metapoblaciones* (una metapoblación es una población de poblaciones) es una variante del modelo anterior que fue propuesta por Richard Levins en 1970. Sin embargo, tras permanecer en el olvido, se ha popularizado y

desarrollado posteriormente (Hanski y Gilpin, 1997) ya que representa situaciones cada vez más frecuentes en las que tras la pérdida de un hábitat no quedan grandes fragmentos capaces de actuar como depósitos y emisores de colonizadores (figura 14.8). Este modelo propone la distribución de cada especie en una serie de poblaciones asentadas en parte de los fragmentos y sometidas a una dinámica de extinciones y recolonizaciones donde el fragmento ocupado hoy puede perder a la especie mañana y viceversa. En este contexto, la capacidad para que un fragmento sea recolonizado tras un evento de extinción dependerá de su distancia media al resto de los fragmentos del archipiélago así como del porcentaje de los mismos que esté ocupado por la especie. Este modelo tiene menos verificaciones empíricas que el modelo de islas pero ha sido utilizado con relativo éxito en la interpretación de la distribución de diferentes especies en ambientes fragmentados (pumas, lince, roedores, anfibios, mariposas, carábidos y alguna planta; Lindenmayer y Fischer 2006).

Efecto de la cobertura regional de hábitat

Por lo anteriormente comentado, parece evidente que el tamaño del fragmento, su forma, calidad y ubicación espacial en un contexto paisajístico determinado pueden explicar bien los factores que determinan la persistencia de una especie en los restos de un hábitat en regresión. Pero hay otros aspectos que funcionan a escalas espaciales más amplias y que no pueden ignorarse por contribuir a modelar los patrones finalmente observados. Uno de ellos es la *cobertura regional* del hábitat analizado, una variable que se relaciona con la densidad y tamaño de fragmentos adecuados y que disminuye al avanzar el proceso de fragmentación (figura 14.2). Y con ella disminuye la *densidad regional* de las especies afectadas, de forma que cada vez hay menos individuos capaces de ocupar los fragmentos vacíos y generar nuevas poblaciones en los fragmentos supervivientes (Fahrig 2003). Andrén (1994) ha sugerido que hay un umbral, situado alrededor del 30% de la cobertura regional del hábitat en cuestión, por debajo del cual se derrumban las poblaciones y comienzan a perderse especies a gran velocidad. Pero este porcentaje no puede aplicarse acríticamente pues no se cumple en todos los casos (Lindenmayer y Fischer 2006).

Capítulo 15. Interferencias con el proceso evolutivo

*En nuestra condición de especie dominante en el planeta,
somos tanto un efecto como una causa de la evolución:
amos y a la vez esclavos del proceso de Darwin.*

Jonathan Weiner (1994)

El pico del pinzón.

Galaxia Gutenberg, Barcelona

Introducción

George Evelyn Hutchinson (1965) definió las relaciones entre ecología y evolución utilizando una alegoría que se ha hecho famosa: el ambiente es el escenario donde las especies interpretan el drama evolutivo. Desde esta visión teatral de la vida, podemos decir que muchas de las modificaciones introducidas por el hombre en amplios sectores de nuestro planeta están imposibilitando la ejecución de las funciones programadas. Solo sobreviven las obras y los actores capaces de encajar en unos escenarios cambiantes donde, además de irse modificando el guión sobre la marcha, desaparecen los compañeros de reparto.

El ajuste a las nuevas circunstancias suele darse con más facilidad en organismos de vida corta y gran poder reproductivo (como los microorganismos, algunos invertebrados) donde, gracias al elevado número de generaciones por unidad de tiempo y la producción masiva de nuevos individuos, pueden surgir con rapidez protagonistas adaptados a los nuevos retos (capítulo 3). Pero las especies que carecen de las condiciones necesarias para adaptarse a tiempo, entrarán en el camino de la extinción. Sus efectivos se reducirán y fragmentarán al irse perdiendo las piezas de sus escenarios naturales. De esta forma, las pequeñas poblaciones dispersas en los restos de un hábitat fragmentado pueden desaparecer al hibridarse con otras especies similares expandidas al amparo de los cambios. Puede ocurrir también que su reducción numérica propicie una pérdida de *variabilidad genética* que disminuya su capacidad evolutiva. O que dicha reducción numérica fomente la reproducción entre individuos emparentados dando paso a los perniciosos efectos de la *endogamia* (Templeton *et al.* 1990).

Respuestas evolutivas

Las respuestas evolutivas a los cambios orquestados por el hombre pueden ser rápidas y afectar a un número considerable de especies, incluso a las reputadas como “difícilmente adaptables”. De hecho, algunas de estas últimas especies han experimentado notables cambios *microevolutivos* en respuesta a ciertos retos ambientales más o menos drásticos. Un caso famoso es el del pinzón mediano de suelo (*Geospiza fortis*) de la isla Daphne Mayor (Galápagos), cuya población cambió la forma y tamaño del pico (un rasgo heredable) en un único año de sequía (figura 15.1). Ante la falta de semillas por la escasez de las lluvias sólo sobrevivieron aquellos individuos que, al poseer picos más robustos, estaban mejor adaptados al consumo de las semillas más duras e inaccesibles. Este cambio revirtió posteriormente hacia formas más variadas al diversificarse la disponibilidad de semillas con la llegada de las lluvias (Grant y Grant 1995). Esta y otras muchas evidencias hacen sospechar que muchos de estos rápidos cambios microevolutivos pasan desapercibidos pese a su potencial ubicuidad y frecuencia (Hendry y Kinnison 1999; Ashley *et al.* 2003).

Podemos admitir entonces que el hombre, con su capacidad para alterar el ambiente, está dirigiendo inconscientemente buena parte de los procesos evolutivos que configuran los rasgos de la biodiversidad del planeta. Resulta interesante



Figura 15.1. Hembra de pinzón de Darwin mediano (*Geospiza fortis*) en la isla de San Cristóbal. Las poblaciones de pinzones de las islas Galápagos han sido estudiadas exhaustivamente desde una perspectiva evolutiva.

constatar, por ejemplo, que la mayor parte de los casos conocidos de *microevolución* están asociados a modificaciones inducidas por la acción humana (Hendry y Kinnison 1999). Intervenciones tales como la sobreexplotación de ciertos individuos en las poblaciones de plantas y animales comerciales, los procesos de ajuste asociados a la introducción de nuevas especies (tanto la adaptación de las exóticas al nuevo ambiente como los cambios que inducen sobre otros organismos por competencia o explotación) o la modificación general de ciertas condiciones ambientales (contaminación, cambio climático, etc.) son situaciones propicias para

Tabla 15.1. Ejemplo de procesos evolutivos rápidos en respuesta a cambios generados por el hombre (Ashley et al. 2003).

Especies	Agente selectivo	Rasgo modificado	Período de tiempo
Plantas ¹			
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Aumento del CO ₂	Producción de semillas	<1 año
<i>Plantago major</i>	Aumento del ozono	Tasa de crecimiento	6 años
Invertebrados ²			
<i>Drosophila subobscura</i>	Introducción en una nueva región	Cambio en la longitud de las alas	<20 años
<i>Jadera haematoloma</i>	Introducción de nueva planta huésped	Longitud del pico	<20 años
<i>Eurytermora affinis</i>	Cambio a agua dulce	Rasgos fisiológicos	<20 años
Vertebrados			
<i>Poecilia reticulata</i>	Introducción en área con muchos depredadores	Habilidad de huida	26-36 generaciones
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Introducción en nueva zona	Rasgos etológicos, fisiológicos y reproductivos	30 generaciones
<i>Carpodacus mexicanus</i>	Introducción	Comportamiento migratorio	20 años
1: Más de 10 especies de plantas se han hecho tolerantes a los metales pesados producidos por la minería en menos de 150 años. 2: Más de 70 especies de invertebrados se han hecho melánicos en menos de 100 años para adaptar su coloración críptica a la polución industrial			

la rápida respuesta evolutiva de muchas especies (tabla 15.1). No ha de extrañarnos, por ello, que comience a reclamarse la consideración de estos aspectos en la gestión de las poblaciones. De hecho, se ha acuñado el concepto de “manejo asesorado evolutivamente” (evolutionarily enlightened management; Ashley *et al.* 2003) para definir esta nueva aproximación a la gestión de los procesos evolutivos contemporáneos (Stockwell *et al.* 2003, Mace y Purvis 2008).

Hibridación

Cada población alberga una serie de rasgos resultantes de su particular historia evolutiva. Si dichos rasgos se acentúan, pueden terminar dando lugar a especies diferentes. Pero también es posible que dos especies o poblaciones diferenciadas se fundan en una sola al fallar sus mecanismos de aislamiento (capítulo 5). Aunque debemos considerar la hibridación como un mecanismo natural de intercambio genético y/o especiación (recordemos los *complejos agámicos* descritos en el cuadro 5.1), puede ser problemática cuando esté inducida por el hombre y afecte a especies amenazadas. Sus efectos son de tres tipos:

Pérdida de identidad genética. El primer problema de la hibridación es su potencial impacto sobre la identidad genética de las especies implicadas. Esto ocurre cuando un híbrido fértil introduce por *retrocruzamiento* información genética en alguna de las formas parentales (a este fenómeno se le llama *introgresión*). Si este proceso se generaliza en las dos direcciones, se pueden formar una especie de rasgos intermedios, conocida como *enjambre híbrido*, que ocupará las áreas de contacto. Sin embargo, para que esto se mantenga, tiene que haber un equilibrio en la contribución de las dos especies parentales. Si una de ellas es más sensible a la *introgresión* correrá el riesgo de perder su identidad genética a favor del acervo genético de la más invasiva. Esta vulnerabilidad suele darse en las especies que se retraen y fragmentan como consecuencia de unas intervenciones humanas sobre el territorio que, sin embargo, favorecen el aumento y expansión de las formas con las que hibridan.

Despilfarro del esfuerzo reproductor de las especies parentales. La reproducción es una actividad muy costosa energéticamente por implicar la acumulación de recursos con los que culminar con éxito todos los pasos en la producción de los jóvenes (cortejos, gametogénesis, cuidado parental). Esto implica la cuidadosa selección de los momentos y lugares más adecuados para sacar adelante a la prole por lo que cualquier asincronía con el óptimo ecológico, o fallo en la elección de hábitat, suele penalizar el éxito de los reproductores. Debemos considerar, entonces, que los fracasos reproductivos debidos a la desactivación de los mecanismos de aislamiento reproductor privarán a la población afectada de los benefi-

cios de ese esfuerzo de reposición numérica. Esto puede ser particularmente grave en las poblaciones menos numerosas y amenazadas, que pueden perder un tiempo precioso en intentos reproductivos inútiles. Por lo tanto, la hibridación puede convertirse tanto en un sumidero de diversidad genética (las especies implicadas depositan su genes en individuos inviables) como en un freno a la reposición numérica de las poblaciones amenazadas (Rhymer y Simberloff 1996).

Aspectos legales. La legislación conservacionista suele referirse a las especies de acuerdo con la taxonomía linneana (capítulo 5). Y los híbridos, al no estar adscritos a ninguna especie, pueden plantear problemas de identidad legal. Por eso, y porque con frecuencia son el resultado de alteraciones humanas que ponen en peligro la identidad genética de las especies parentales, los híbridos suelen estar proscritos (Allendorf *et al.* 2001). Un ejemplo famoso es el del lobo rojo (*Canis rufus*), una especie típica del Sur de los Estados Unidos de América (figura 19.2). La especie, que malvivía en la Luisiana y Texas, fue incorporada al Acta de Especies Amenazadas en 1967, iniciándose un programa de cría en cautividad (capítulo 19). Sin embargo, estudios moleculares posteriores sugirieron que podía tratarse de una población procedente de la hibridación entre lobos (*Canis lupus*) y coyotes (*Canis latrans*). De hecho, esa mezcla se da hoy en zonas donde concurren las dos especies en el sur de Canadá. Allí, las poblaciones meridionales de lobos están siendo hibridadas por las poblaciones de coyotes que se expanden desde el sur gracias a su buena adaptación a los ambientes modificados por el hombre. Esta hibridación sirvió de argumento a los enemigos de la recuperación del lobo rojo (las asociaciones de ganaderos), opuestos a que se dedicasen recursos a la conservación de estos animales. Pronto surgió una polémica pues los defensores de la especie argumentaban, utilizando datos arqueológicos, que esta hibridación ocurre desde finales del Pleistoceno y que, por lo tanto, el lobo rojo no es el resultado de un evento artificial reciente. Ya hemos visto en el capítulo 5 que la hibridación es un mecanismo más de especiación y que no es práctico ofuscarse en la búsqueda de “auténticas especies”.

Tabla 15.2. *Diversidad genética: conceptos básicos. Alelos: A, B,b, C, c₁, c₂, c₃. Diversidad alélica (D): 7/3=2.3. Proporción de loci polimórficos (P): 2/3=0.66. Heterocigosis media (H): (0,0+0,5+0,75)/3 = 0.58. Frecuencia del alelo c₁: 4/8=0,5.*

Individuo	Locus X	Locus Y	Locus Z
1	AA	BB	Cc ₁
2	AA	Bb	c ₁ c ₁
3	AA	BB	Cc ₂
4	AA	Bb	c ₁ c ₃
Proporción de heterocigotos	0,0	0,5	0,75

Tabla 15.3. Estimaciones de diversidad genética en poblaciones naturales obtenidas mediante electroforesis (Nevo 1978 en Frankel y Soulé 1981).

Taxon	Nº especies	Proporción de loci polimórficos (P) Media $\pm$ d.s.	Proporción de loci heterocigotos por individuo (H) Media $\pm$ d.s.	Coefficiente de correlación entre P y H (r)
Mamíferos	46	0,147 $\pm$ 0,098	0,036 $\pm$ 0,025	0,838***
Aves	7	0,150 $\pm$ 0,111	0,043 $\pm$ 0,036	0,900**
Reptiles	17	0,219 $\pm$ 0,129	0,047 $\pm$ 0,003	0,605**
Anfibios	14	0,269 $\pm$ 0,144	0,079 $\pm$ 0,042	0,785**
Insectos	23	0,329 $\pm$ 0,203	0,074 $\pm$ 0,081	0,680***
Invertebrados no insectos	27	0,399 $\pm$ 0,275	0,100 $\pm$ 0,074	0,788***
Plantas	15	0,259 $\pm$ 0,166	0,071 $\pm$ 0,071	0,206 n.s.

*** p<0,001, ** p<0,01, n.s.: no significativa

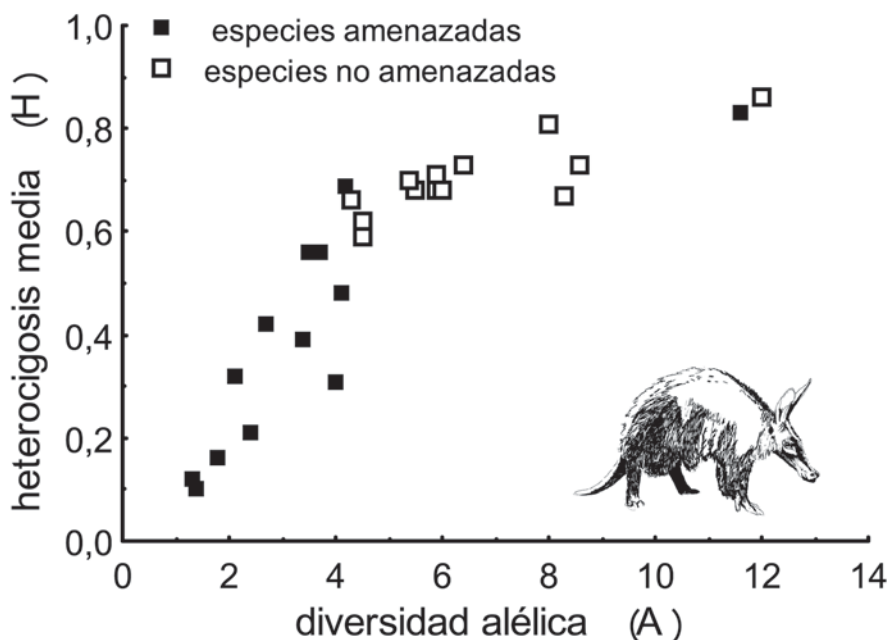


Figura 15.2. Relación entre índices. Relación entre la diversidad alélica y la heterocigosis media en 26 especies de vertebrados terrestres. Se diferencian las especies amenazadas que, en general, tienden a presentar una menor diversidad genética (datos tomados de Frankham *et al.* 2002). En la imagen un cerdo hormiguero (*Orycteropus afer*), único representante actual del orden Tubulidentata (clase Mammalia).

Cuadro 15.1 Algunos conceptos genéticos básicos.

El *gen* es la unidad física de la herencia ya que controla la manifestación de parte, uno o varios rasgos. Se compone de una serie de nucleótidos (el ADN, por ejemplo, consta de timina, guanina, adenina y citosina). Los *alelos*, a su vez, son genes homólogos que dan lugar a diferentes manifestaciones del rasgo en cuestión. En organismos diploides ($2n$ cromosomas) cada individuo tiene dos alelos (procedentes del padre y de la madre) por *locus* (en plural *loci*), que es la posición que ocupan los genes en los cromosomas. Si los dos alelos son iguales (por ejemplo, AA o c_1c_1 en la tabla 15.2) nos referimos a un individuo homocigoto para dicho locus. De no ser así (Bb , c_1c_3) hablaremos de heterocigoto. Los alelos pueden ser *dominantes* y *recesivos*. Los primeros (suelen representarse con mayúsculas) se manifiestan por encima de los segundos, que solo pueden hacerlo cuando aparecen en homocigosis (en el mismo locus).

La *variabilidad genética* de una población puede caracterizarse mediante varias medidas (tabla 15.2): podemos considerar el número de alelos diferentes presentes en una población, la *diversidad alélica* (D) o número medio de alelos por loci, la *proporción de loci polimórficos* (P), o la *heterocigosis media* (H), que es la media de la proporción de heterocigotos por locus. Estos índices dan patrones similares cuando se calculan sobre diferentes grupos de especies (tabla 15.3, figura 15.2). La variabilidad genética se ha medido a través del estudio de la variabilidad en la manifestación de enzimas asociadas a diferentes alelos de ciertos genes. Esta se cuantificaba mediante *electroforesis*. Sin embargo, esta metodología está siendo abandonada pues solo un 30% de los cambios en la estructura del ADN resultan detectables mediante esta técnica. Por eso, hoy dominan técnicas dirigidas a secuenciar directamente la estructura de ADN procedente del núcleo, mitocondrias o cloroplastos. La ventaja adicional de estas técnicas radica en que pueden aplicarse sobre muestras minúsculas, variadas y poco invasivas de las especies estudiadas (pelos, plumas, escamas, heces, saliva, sangre, tejidos, etc.).

Pérdida de variabilidad genética

La variabilidad genética es uno de los motores del cambio evolutivo, dado que las poblaciones más diversificadas tendrán una mayor probabilidad de disponer de individuos adaptados a una mayor gama de condiciones ambientales (cuadros 1.1 y 15.1). Si una reducción numérica implica una pérdida de variabilidad genética, la población afrontará los riesgos de su incapacidad para adaptarse a futuros cambios ambientales. Por esa razón, la pérdida de variabilidad genética suele preocupar a los conservacionistas (Frankel y Soulé 1981, Frankham *et al.* 2002).

La variabilidad genética difiere entre especies. Como regla general, los organismos de menor tamaño son más variables que los mayores (tabla 15.3). Esto se ha interpretado como una consecuencia de la adaptación de sus numerosas poblaciones a los ambientes más heterogéneos y parcelados que se dan a peque-

ñas escalas. Es decir, un pastizal es “percibido” como un ambiente uniforme por un elefante, pero no por un hongo, hormiga o ácaro que percibirán una dispar combinación de factores ambientales según parcelas (diferencias en humedad, sombra, disponibilidad de resquicios).

La diversidad genética también varía entre poblaciones de una misma especie. Por ejemplo, la drástica reducción numérica de una población puede dar lugar a una selección aleatoria de su diversidad genética por la que sólo parte de sus alelos quedan retenidos en los individuos supervivientes. Esto es lo que parece haber ocurrido en las pequeñas poblaciones de especies amenazadas (figuras 15.2 y 15.3). Este proceso de empobrecimiento se parece mucho a la selección de especies en ambientes fragmentados (la llamada *hipótesis del muestreo*, capítulo 14).

En otros casos, la reducción de la variabilidad genética puede deberse a la forma de expansión de ciertas especies: una avanzadilla de unos pocos individuos coloniza un enclave, fundando una población de la que, a su vez, unos cuantos individuos ocupan otro enclave más alejado. De esta forma las poblaciones creadas tienen una muestra cada vez más reducida de su variabilidad genética. Esto parece haber ocurrido con algunas especies que se expandieron al retirarse las

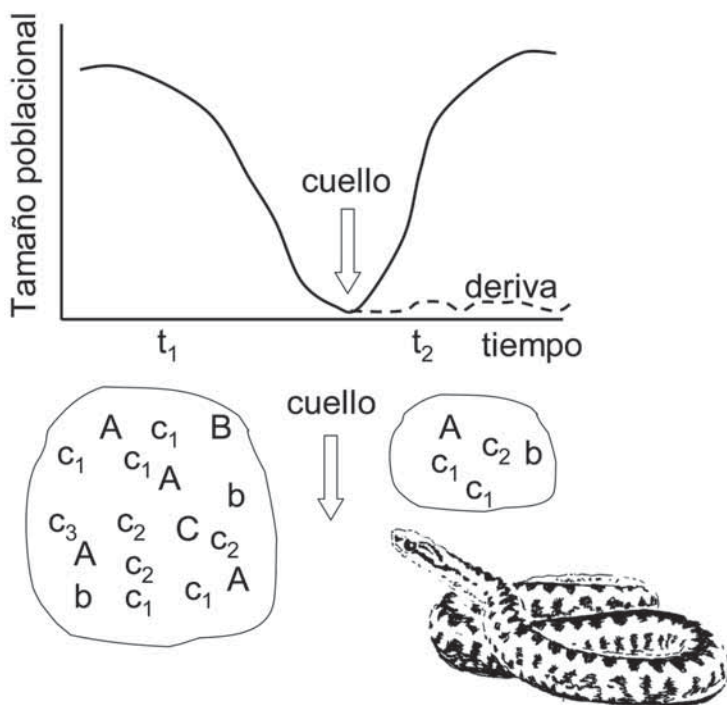


Figura 15.3. Efectos de la reducción numérica del tamaño de una población sobre la diversidad alélica. En la imagen una víbora común europea (*Vipera berus*) cuyas pequeñas poblaciones escandinavas han sido objeto de estudios dirigidos a evitar su desaparición por endogamia (Madsen *et al.* 1996).

glaciaciones mediante una sucesión de saltos hacia el norte y cuyas poblaciones presentan hoy una diversidad genética media menor que otras especies más meridionales. Al igual que ocurre con la llegada fortuita de unos pocos individuos a una isla, los colonizadores son una pequeña muestra de la población de la que procedían y, en consecuencia, albergarán solo una parte de la diversidad genética originaria. En todos estos casos resultantes de procesos naturales o artificiales, la pérdida de diversidad genética está condicionada por la estructura del genotipo y la duración del periodo en el que la población experimenta un “cuello de botella numérico” (figura 15.3).

Efecto de la reducción numérica

La pérdida de *alelos* resultante de una reducción numérica variará según la estructura genética de las poblaciones. Es decir, según la frecuencia de aparición de los alelos en los diferentes *loci*. De hecho, el número de alelos (n) que se mantienen por puro azar en un *locus* determinado tras un cuello de botella de N_e individuos podría calcularse mediante el algoritmo

$$E(n) = m - \sum_j (1-p_j)^{2N_e} \quad [15.1]$$

donde $E(n)$ es la estima del número de alelos supervivientes, m el número de alelos antes de la reducción numérica y p_i = frecuencia de aparición de cada uno de los alelos (Nei *et al* 1975). Si, por ejemplo, en una población A tenemos cuatro alelos con una frecuencia de 0,70, 0,10, 0,10 y 0,10, y en otra población B de

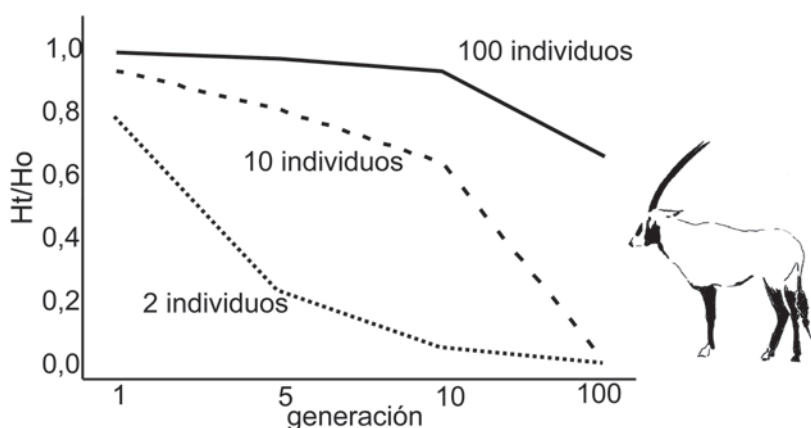


Figura 15.4. Evolución temporal de la pérdida de heterocigosis en función del número de individuos reproductores. Pocos individuos pueden retener mucha de la variabilidad inicial si la situación de reducción numérica no se mantiene. En la imagen un órix de Arabia (*Oryx leucoryx*), antílope que tras perder sus poblaciones salvajes fue objeto de un exitoso programa de recuperación a partir de 10 individuos cautivos.

idéntico tamaño están representados por las frecuencias 0,94, 0,02, 0,02 y 0,02, el número de alelos retenidos tras una drástica reducción a 10 individuos será de 3,63 y 2,00 respectivamente. Esto ilustra una teórica mayor vulnerabilidad de las poblaciones con alelos poco frecuentes (Frankel y Soulé 1981). También demuestra que las pérdidas serán tanto más acentuadas cuanto más drástica sea la reducción numérica: 50 individuos de la población A darán una estima 3,99 alelos, 6 individuos retendrán 3,15 y 2 individuos 2,02. Esta pérdida de alelos puede ser importante si están asociados, por ejemplo, a la codificación de algún rasgo relevante en circunstancias excepcionales (resistencia a epidemias, sequía, etc.). En otras ocasiones y en contra de lo expuesto, tales pérdidas pueden propiciar un aumento de la variabilidad fenotípica al manifestarse ciertos alelos bloqueados por la acción de *genes epistáticos* (impiden la manifestación de otros alelos) perdidos en el evento de reducción numérica.

Deriva genética

La pérdida de variabilidad genética por azar con el paso de las generaciones fue modelizada hace muchos años mediante el algoritmo

$$\begin{aligned} H_t &= H_0 (1 - 1/2N_e)^t \\ H_t/H_0 &= (1 - 1/2N_e)^t \end{aligned} \quad [15.2]$$

donde H_t es la heterocigosis en el momento t , H_0 es la heterocigosis en el momento 0, N_e es el *tamaño o censo efectivo* de la población reproductora y t es el número de generaciones consideradas en el análisis (Wright 1931). El modelo, de utilidad puramente orientativa, predice que la pérdida de heterocigosis es inversamente proporcional al tamaño de la población y que será tanto más acentuada cuantas más generaciones transcurran en esa situación de reducción numérica. Este modelo nos apunta dos ideas interesantes desde una perspectiva conservacionista.

La primera es que poblaciones muy pequeñas son capaces de retener una parte importante de la heterocigosis inicial (por ejemplo, 2 individuos no relacionados retienen un 75% de la heterocigosis inicial y 50 individuos solo pierden un 1% de sus valores iniciales). Esto quiere decir que muchas pequeñas poblaciones actualmente amenazadas pueden retener todavía una parte importante de su diversidad genética.

La segunda incorpora el concepto de *deriva genética*, o progresiva pérdida de alelos por azar en cada evento reproductivo como consecuencia del bajo número de descendientes a los que los padres pueden transmitir su dotación genética. Es decir, cada evento reproductivo produce el muestreo de solo una parte de la diversidad alélica de los padres (figura 15.3) con lo que una larga sucesión de

estos eventos de transmisión reducida de información genética producirá una pérdida acumulada de la variabilidad genética en las poblaciones afectadas. En consecuencia, las poblaciones pueden soportar reducciones numéricas grandes siempre que la situación no se alargue demasiado (figura 15.4). Es importante indicar que según el diseño del ciclo vital de los organismos implicados, el apremio temporal diferirá considerablemente. Los organismos más grandes y longevos (muchos de los que habitualmente encabezan las listas de especies más amenazadas) necesitan intervalos de tiempo mayores para consumir unas pérdidas que las especies de vida corta (Frankham *et al.* 2002).

Tabla 15.4. *Poblaciones mínimas viables. Estimaciones teóricas medias del número mínimo de individuos reproductores necesarios para el mantenimiento en el tiempo de diferentes poblaciones. Se indican los organismos, el número de especies incluidos por grupo y el intervalo de confianza al 95% del tamaño poblacional (según Trail et al. 2007).*

Grupo	Número de especies	PMV	(min-max)
Aves	48	3.742	2.544-5.244
Peces	8	1.239.727	211.171–2.085.032
Mamíferos	95	3.876	2.261–5.095
Anfibios y reptiles	31	5.409	3.611–6.779
Insectos	5	10.841	1.650–103.625
Invertebrados marinos*	3	3.611	1.984–1.047.547
Plantas**	22	4.824	2.512–15.992

* moluscos y crustáceos
** musgos, helechos, monocotiledóneas, dicotiledóneas y gimnospermas.

Tamaño efectivo

El modelo arriba descrito no considera el número real de individuos reproductores (*N*) sino su *tamaño* o *censo efectivo* (*N_e*). Este se refiere a una población ideal en la que, llegado el momento de la reproducción, todos los individuos tienen la misma probabilidad de contribuir con sus genes a la siguiente generación. Esto implica que no se solapan las generaciones (algo infrecuente en aquellos organismos que viven varios años), que la participación de los dos sexos en la reproducción es de 1:1 (algo improbable en especies polígamas) o que no hay oscilaciones demográficas bruscas capaces de producir una desigual contribución

numérica de cada generación (algo improbable en poblaciones sujetas a periódicas oscilaciones en su abundancia).

Aunque las poblaciones reales no suelen cumplir estos requisitos, el *censo efectivo* es un concepto útil para especular sobre el tamaño poblacional necesario para evitar pérdidas drásticas de diversidad genética. Franklin (1980) sugería, por ejemplo, que un $N_e=50$ serviría para prevenir los problemas más inmediatos de conservación genética, pero que un $N_e = 500$ sería más adecuado para conservar a largo plazo la variabilidad genética de una población ya que una pérdida del 0,1% sería compensada con la aparición por mutación de nuevos alelos. Otras aproximaciones teóricas han llegado a la conclusión de que N_e debiera ser superior. Por ejemplo, Lande (1995) ha sugerido que un censo efectivo de 5.000 sería más adecuado para retener todo el potencial evolutivo de las especies (Frankham 1995a). La idea de que las poblaciones debieran componerse de varios miles de individuos reproductores está amparada también por otros modelos de viabilidad poblacional (tabla 15.4). Sin embargo, es muy importante indicar que estos cálculos son puramente orientativos y que es notoria la falta de información sobre los

Tabla 15.5. *Relación entre tamaño poblacional, diversidad genética y diversos índices de eficacia reproductiva en tres poblaciones de leones (Panthera leo). Los leones de Serengeti (Tanzania) ocupan una región extensa poblada por numerosos individuos. Los del Ngorongoro (Tanzania) conforman, sin embargo, una pequeña población aislada en el interior de un cráter volcánico y los del bosque de Gir (India) son los restos de la otrora extensa población asiática, reducida a menos de 20 individuos al inicio del siglo veinte. Los individuos de las poblaciones menores son más parecidos entre sí y presentan una eficacia reproductiva muy deteriorada (revisado por O'Brien et al. 1995).*

Parámetro	Serengeti	Ngorongoro	Gir
Diversidad genética			
Heterocigosis de alozimas (%)	3,1	1,5	0,0
CMH*: diferencias medias (%)	21,8	8,0	0,0
ADN: diferencias medias (%)	48,1	43,5	2,8
Rasgos reproductivos medios ($\pm$ e.s.)			
Nº espermatozoides ($\times 10^6$)	34,4 $\pm$ 12,8	25,8 $\pm$ 11,0	3,3 $\pm$ 2,8
Espermatozoides anormales (%)	24,8 $\pm$ 4,0	50,5 $\pm$ 6,8	66,2 $\pm$ 3,6
Nº espermatozoides móviles ($\times 10^6$)	228,5 $\pm$ 65,5	236 $\pm$ 93,0	45,3 $\pm$ 9,9
Testosterona (ng/ml)	1,3-1,7	0,5-0,6	0,1-0,3
*CMH: complejo mayor de histocompatibilidad			

tamaños poblacionales a partir de los cuales se sortean los perniciosos efectos de la pérdida de información genética. Estimaciones orientativas de la relación N_e/N para poblaciones de numerosas especies de animales salvajes darían un valor medio de 0,11, con las debidas oscilaciones en función de los casos (Frankham 1995b).

Endogamia

En poblaciones demasiado pequeñas se corre el riesgo de que proliferen los cruces entre individuos emparentados. Y cuanto más se parezca la estructura genética de los individuos, mayor probabilidad habrá de que se manifiesten en homocigosis los *alelos recesivos* presentes en la población. Muchos de estos son letales o subletales y se mantienen en las poblaciones porque sólo se manifiesta el *alelo dominante* con el que comparte el locus. Pero cuando se manifiestan en homocigosis, el individuo tiene problemas de viabilidad que con frecuencia le conducen a la muerte (a este fenómeno se le llama *depresión endogámica*). Se *purga* así la población de estos alelos indeseables, una estrategia utilizada a veces por los ganaderos o gestores de poblaciones cautivas de animales que fuerzan la endogamia para eliminarlos del pool genético de los animales gestionados (Templeton y Read 1984). En una población grande, las pérdidas por endogamia apenas se notan. Pero en una pequeña, la reproducción reiterada entre familiares puede tener consecuencias catastróficas.

El negativo efecto de la endogamia es tan conocido como popular. Darwin lo abordó científicamente en 1876 al demostrar su pernicioso efecto sobre las plantas en su libro *The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom*. Frankel y Soulé (1981) ilustraron este problema a los conservacionistas con un experimento realizado con una piara de cerdos (*Sus scrofa*) que fue manejada para incrementar su endogamia a través del cruce persistente entre hermanos. Los resultados fueron claros, ya que se desplomó su capacidad reproductiva (tamaño de camada, jóvenes supervivientes, etc.) hasta el punto de ser incapaces de mantener el experimento en una tercera generación de animales endogámicos. Algo similar se ha observado en ciertas poblaciones salvajes de censo reducido (tabla 15.5) y en una amplia variedad de especies recogidas en los zoológicos, donde la mortalidad juvenil se disparaba en aquellos grupos endogámicos. Por debajo de un tamaño crítico, se acentúan los problemas de supervivencia de las poblaciones ya que la acción de la endogamia colapsa su capacidad de reproducción y crecimiento llevándolas a un rápido desplome que ha sido definido, por su carácter repentino, como el “*remolino de la extinción*” (figura 15.5). Los problemas de la endogamia se solucionan con relativa rapidez introduciendo individuos no emparentados en la población en peligro: es famoso el estudio de

Madsen *et al.* (1996) con una población endogámica de víboras escandinavas cuyas puestas eran pequeñas y los jóvenes malformados (figura 15.3): la introducción de un único macho procedente de otra población revirtió esta tendencia.

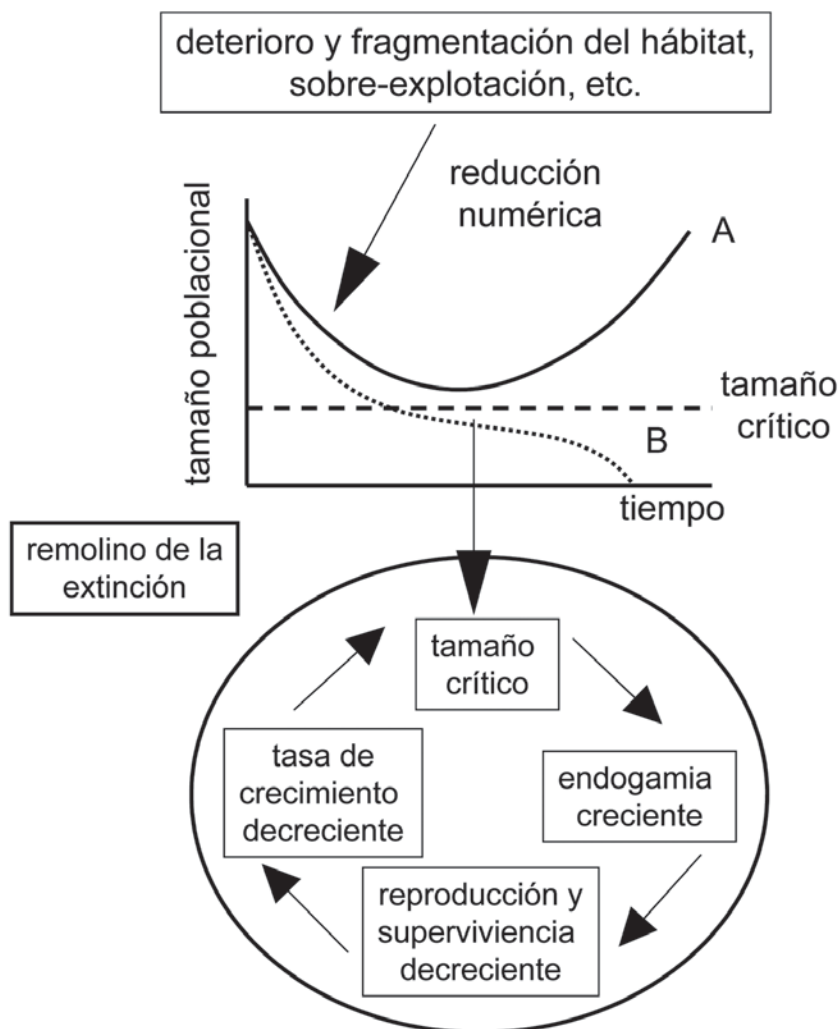


Figura 15.5. Remolino de extinción. La reducción numérica de las poblaciones como consecuencia del deterioro ambiental puede dar lugar a dos situaciones. En unos casos (A), las poblaciones pueden soportar las nuevas condiciones y, tras evitar la extinción en los momentos más críticos, aumentar sus efectivos. En otros (B), las poblaciones son incapaces de responder al nuevo escenario y se desploman por debajo de un tamaño crítico a partir del cual se activa el remolino de la extinción. La drástica reducción numérica produce una concatenación de efectos negativos, como el crecimiento de la endogamia y la consiguiente pérdida de capacidad reproductiva que acelerarán su desplome (Gomulkiewicz y Holt 1995, Foose *et al.* 1995).

Algunas soluciones



Cuscús moteado
(*Spilocuscus maculatus*)

Hay problemas recurrentes en el campo de la conservación que tienen soluciones concretas. Por ejemplo, la degradación y fragmentación del hábitat puede combatirse diseñando reservas, atenuando las perturbaciones generadas por nuestras actividades, controlando la expansión e impacto de las especies invasoras o restaurando las condiciones ambientales del pasado.

Capítulo 16. Áreas protegidas

*How many European brown bears are in Italy's Abruzzo
Nacional Park? Not enough
How many Florida panthers in Big Cypress Swamp? Not enough
How Asiatic lions in the Forest of Gir? Not enough
How indri at Analamazaotra? Not enough
And so on. The world is in pieces.
David Quammen (1996)
The song of the Dodo.
Pimlico, Londres*

Introducción

David Quammen veía la naturaleza como una alfombra persa, abigarrada y armónica, que perdía sus atributos al ser dividida en una inservible colección de trapos. Estos, polícromos y bellos, son la acertada metáfora de los pedazos de un mundo natural en retirada que las áreas protegidas intentan conservar.

El establecimiento de reservas, con una variada gama de adscripciones legales y sus correspondientes compromisos de conservación, se ha convertido en una parte importante de cualquier estrategia de protección de la naturaleza. Tal es su implantación que si en 1970 había 3.400 reservas de más de 1.000 ha que cubrían unos 2,8 millones de km² en todo el planeta, en el año 2000 sumaban ya 11.500 enclaves que abarcaban un total de 12,2 millones de km² y en el 2008 alcanzaban 120.000 áreas y 21 millones de km² (PNUMA 2002, www.wdpa.org). De esta forma, las áreas protegidas terrestres cubren el 12,2% de la superficie emergida de la Tierra y las marinas suponen el 5,9% de las aguas territoriales y el 0,5 de las extraterritoriales. Aunque estos datos han de analizarse con prudencia (muchas reservas carecen de límites espaciales explícitos o de figuras de conservación claras; Soutullo 2010) se trata, sin duda, de un logro importante. Pero debe interpretarse como un proceso todavía incompleto o revisable en su efectividad por, al menos, cuatro razones.

En primer lugar, porque quedan sectores pobremente protegidos, como es el caso de los ambientes marinos mal prospectados (cuadro 4.2) o muchas áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad a escala mundial (cuadro 10.1). En segundo lugar, porque la mayoría de las reservas son demasiado pequeñas para retener poblaciones viables de las especies más exigentes, como los grandes

mamíferos que mencionaba Quammen. En tercer lugar, porque a veces se ignora que los terrenos protegidos se enclavan en un mosaico de ambientes con los que interactúan por lo que no pueden ser gestionados como entidades aisladas (figura 10.1) propiciando el desarrollo de una “mentalidad de reserva” (Brussard *et al.* 1992). Esta considera que, una vez protegido aquel trozo de terreno valioso por su biodiversidad o las bellezas naturales que alberga, el problema de la conservación está ya resuelto y puede agredirse sin mayores contemplaciones al resto del territorio. Finalmente, muchas de estas áreas no han sido diseñadas para cubrir objetivos conservacionistas explícitos sino que incluyen terrenos que las administraciones entienden valiosos para la conservación (territorios marginales sin ningún uso productivo, áreas forestales objeto de explotación, campos de maniobras militares, etc.). Una evaluación más estricta podría excluirlos — pese a su indudable interés— de estas figuras conservacionistas que normalmente implican la identificación y desarrollo de unos determinados objetivos de protección (Dudley 2008).

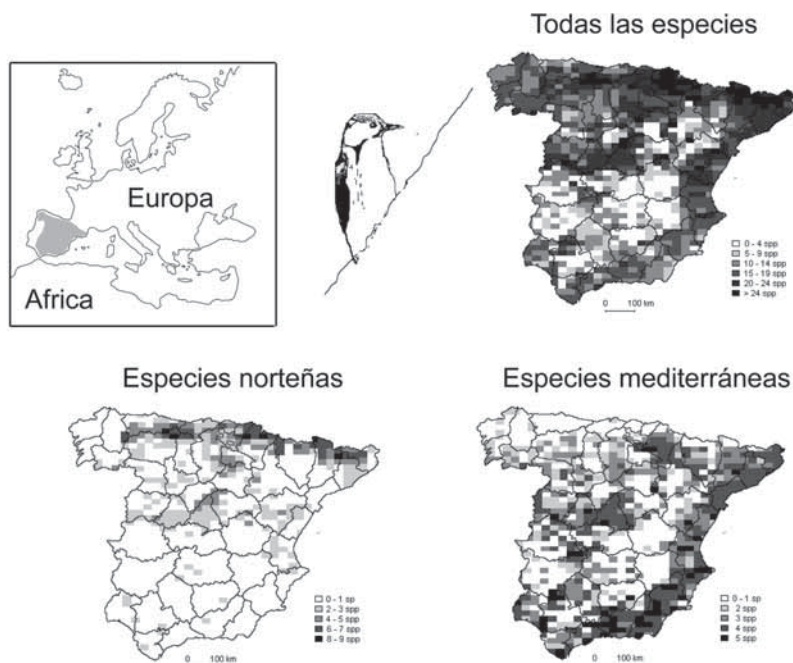


Figura 16.1. Riqueza de especies. Distribución del número de especies de aves forestales en España peninsular. Presenta un patrón decreciente hacia el sur, donde se acentúa la sequedad mediterránea. Sin embargo, este patrón es el resultado de distribuciones muy diferentes. Las aves nortañas (la mayoría), encuentran su óptimo ecológico en los bosques húmedos del norte mientras que las mediterráneas prefieren la vegetación más seca del sur. Cualquier plan de conservación de la avifauna forestal en esta zona debiera contemplar por separado el interés conservacionista de los diferentes grupos de aves (Ramírez y Tellería 2003). Se representa un pico dorsiblanco (*Dendrocopos leucotos*), ave forestal tan solo presente en algunos bosques del norte peninsular.

Selección de áreas protegidas

Dados los frecuentes costos sociales y económicos relacionados con la creación de áreas protegidas (cuadro 2.1), no debiera extrañarnos que se intente maximizar su rendimiento conservacionista. Esto se consigue seleccionando los mejores lugares y compatibilizando su gestión con las actividades propias de las personas allí asentadas. Por eso, las áreas protegidas pueden ser grandes, medianas, pequeñas o muy pequeñas (como las *microrreservas* diseñadas para proteger enclaves minúsculos en una matriz de terreno alterado) según los requerimientos de las especies o procesos a proteger y pueden manejarse como reservas integrales o gestionarse admitiendo ciertas perturbaciones (UICN 1994, capítulo 10).

La Biología ha contribuido a racionalizar los criterios de selección de las reservas aprovechando al bagaje acumulado por campos tan dispares como la Biogeografía, la Taxonomía o la Ecología del paisaje (Wilson y Willis 1975, Pressey *et al.* 1993, Vane-Wright *et al.* 1991, Margules y Pressey 2000). En todos estos casos, sus planteamientos no difieren mucho de los esbozados en la valoración conservacionista de los territorios de acuerdo con la singularidad y rareza de las especies implicadas (figura 10.2). En este caso, fijado el territorio sobre el que vamos a trabajar, se usan diferentes métodos para evaluar el interés de las unidades en estudio (sectores, cuadrículas cartográficas, fragmentos de hábitat) de acuerdo con los siguientes criterios:

Riqueza de especies. Este método asume que la distribución del número de especies (S) revela la ubicación de los sectores más valiosos para la conservación (figura 16.1). Pero, pese a la lógica intuitiva de este planteamiento, ya sabemos que la riqueza por sí misma puede ser poco informativa (capítulo 7). Por ejemplo, ¿por qué una comunidad compuesta por unas pocas especies raras tienen menos interés que una comunidad rica en especies abundantes? Para que la riqueza refleje por sí misma un interés conservacionista, las comunidades evaluadas han de presentar un *patrón encajado* en la distribución de sus especies (capítulo 13). Es decir, una distribución en la que los sectores más pobres sean muestras empobrecidas de los más ricos por haber experimentado alguna forma de degradación. Por lo tanto, este índice será poco útil cuando las especies se organicen en grupos de distribución dispar o complementaria (figura 16.1). Una variante de este método es el cálculo del número de *especies endémicas* (exclusivas de un entorno geográfico previamente definido) con el que puede priorizarse la protección de aquellos enclaves que cuenten con un mayor número de estos organismos.

Rareza. Es un índice (R) calculado sobre las comunidades de especies donde se valora más a las raras que a las abundantes. Para ello se calcula el sumatorio del inverso de la abundancia (c_i) de las S especies de cada unidad de estudio

$$R = \sum^S (1/c_i) \quad [16.1]$$

Dado que éste índice no es ajeno al efecto de la riqueza (las unidades con más especies acumularán más valores en el cómputo final), puede corregirse dividiéndolo por el número de especies consideradas. Si desconocemos la abundancia de cada especie, algo bastante frecuente, puede utilizarse el de las localidades ocupadas o la extensión de su área de distribución como un índice de su rareza (figura 16.2). También puede cuantificarse el interés de cada especie dando un valor numérico a su estatus de conservación en los catálogos regionales o nacionales de especies amenazadas; o en los internacionales preparados por la UICN (figura 3.8). En estos casos, cada especie recibe un valor tanto más bajo cuanto menor sea su grado de amenazada.

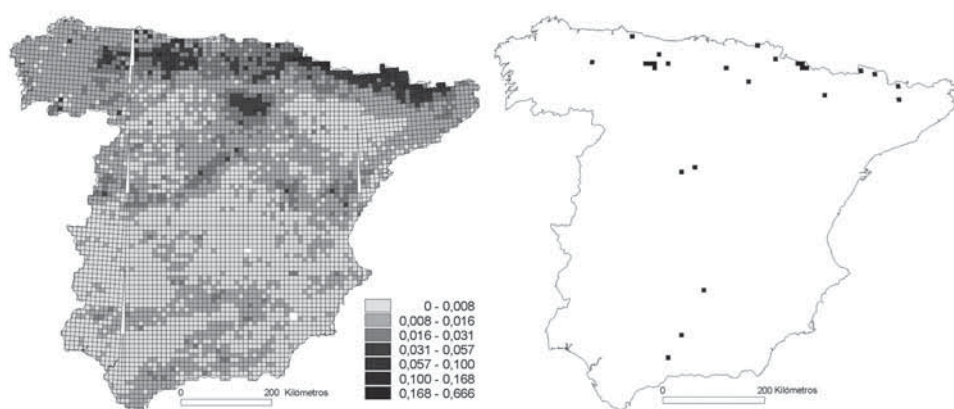


Figura 16.2. Selección de reservas. *Izquierda. Rareza.* Distribución del índice de rareza de las aves forestales en España peninsular en el que la abundancia de cada especie se ha cuantificado en base al inverso del número de cuadrículas de 10x10 Km. que ocupa. *Derecha. Complementariedad.* Ubicación de las 26 cuadrículas que, en su conjunto, albergan al menos 5 veces a cada una de las 60 especies de aves forestales presentes en España peninsular (Ramírez 2004).

Singularidad filogenética. Ya sabemos que una forma de evaluación se basa en el uso de un *índice de singularidad filogenética* de las especies (figura 7.7) pues, además de la rareza, la singularidad es un valor añadido a la hora de comparar su interés conservacionista. Esto supone el nada despreciable reto de conocer las relaciones filogenéticas de las especies con el fin de calcular un índice de diferenciación o distancia taxonómica con respecto al resto de las que comparten el territorio analizado. De esta forma, las especies más alejadas serán las que más valor aporten en la caracterización del interés conservacionista de las unidades evaluadas (figura 7.7).

Análisis de huecos. Dado que en la mayor parte de los países existen ya redes de reservas, suele ser interesante valorar el grado de coincidencia entre la distribución de los territorios protegidos y la ubicación espacial de los sectores

más interesantes. Esto se realiza mediante el estudio comparado de las cartografías obtenidas con cualquiera de los índices arriba comentados y la distribución de las reservas ya instauradas. Así se identifican los “huecos” de protección que es necesario cubrir (Scott *et al.* 1993).

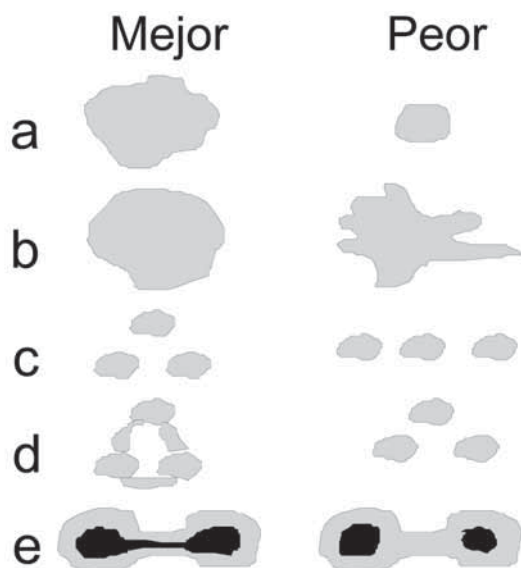


Figura 16.3. Diseños mejores y peores en la configuración de las reservas. Las reservas grandes son mejores que las pequeñas por albergar más especies e individuos (a); las redondeadas minimizan el efecto de borde (b); la proximidad (c) y la presencia de corredores (d) facilita las migraciones y los eventos de recolonización, en especial si evitan el efecto de borde (e). Modificado de Wilson y Willis (1975).

Tamaño y número

Una vez elegidos los mejores lugares, es necesario delimitar el tamaño del área protegida. Esto es siempre algo complejo a no ser que las superficies disponibles vengan ya impuestas por la disponibilidad del terreno a conservar, las limitaciones presupuestarias u otros condicionantes. En cualquier caso, debiéramos prever que las reservas pueden convertirse en islas rodeadas de terrenos inadecuados o agresivos donde tendremos que aplicar muchas de las ideas aportadas en el estudio de la fragmentación (efectos del tamaño, efecto de borde, efecto de la ubicación espacial, papel de los corredores, etc. figura 16.3).

En condiciones no restrictivas, se puede abordar este objetivo seleccionando un área cada vez más extensa hasta que englobe a la totalidad de las especies de la comunidad objeto de conservación. Sin embargo, la conocida relación asintó-

tica entre la superficie y el número de especies (cuadro 4.1) plantea un problema práctico: al principio, la tasa de acumulación de especies es grande pero, a partir de un determinado tamaño, esta se estabiliza y es necesario aumentar mucho la superficie para incluir a las especies más raras. Una forma de solucionar este problema es diseñar una *red de reservas*. Es decir, un conjunto de territorios que incluyan a la totalidad de las especies objeto de nuestras medidas conservacionistas. Para ello se analiza la *complementariedad* en la composición específica de los lugares considerados. Su lógica es sencilla: si analizamos tres sectores (A, B y C) y constatamos que el sector A mantiene el 70 % de todas las especies, el B el 20% de las no incluidas en A y C, y el C el 10% de las restantes (no incluidas en A y B) podemos integrar todos los sectores en una red de áreas protegidas. Y si estimamos que la presencia de una especie en una única reserva no es suficiente para garantizar su futuro (se trataría de evitar el “*efecto Arca de Noé*” o salvaguarda de unos pocos individuos en una sola nave; Pimm y Lawton 1998), podemos ampliar la selección de áreas protegidas hasta que las especies más raras estén presentes en un número acordado de las mismas (figura 16.2).

La selección de una *red de reservas* que cumpla ciertos requisitos relacionados con las especies a conservar (por ejemplo, que sean complementarias) puede ampliarse incorporando en el análisis ciertos rasgos interesantes para su conservación, como la disminución de las distancias entre ellas (importante para afrontar eventos de extinción en una dinámica de *metapoblaciones*, figura 14.7), la reducción del *efecto de borde*, la mayor calidad de hábitat y/o la reducción de los costos económicos o sociales de la protección de esos terrenos. Todas estas variables constituyen un puzzle que puede analizarse conjuntamente mediante procedimientos matemáticos y probabilísticos típicos de la *investigación operativa* (Cabeza y Moilanen 2001). Esta es una disciplina matemática dedicada al análisis de problemas complejos con el fin de conseguir soluciones óptimas en la toma de decisiones.

Conservación de poblaciones

En ciertas ocasiones, se trata de elegir el lugar más adecuado para proteger a una determinada especie. También aquí la evaluación del interés de los diferentes sectores puede realizarse desde diferentes aproximaciones. En primer lugar, pudiéramos aplicar el criterio de *singularidad filogenética*. Es decir, si la especie consta de diferentes *subespecies* intentaremos garantizar la protección de las zonas que estas ocupen procurando que ninguna de sus formas quede arrinconada o excluida de esta estrategia conservacionista (capítulo 5). En segundo lugar, si la especie o cada una de sus subespecies ocupan varios sectores, podemos evaluar

su interés en función del tamaño de sus poblaciones. Por ejemplo, uno de los criterios manejados para incluir un humedal en la Convención de Ramsar ha sido que albergue el 1 % de los efectivos mundiales de alguna especie o subespecie (<http://www.ramsar.org>). Pero este tipo de aproximaciones solo está al alcance de aquellas especies de distribución y censo conocido. Nos plantea, además, un problema adicional: ¿Por qué hemos de relegar la conservación de las poblaciones más pequeñas?

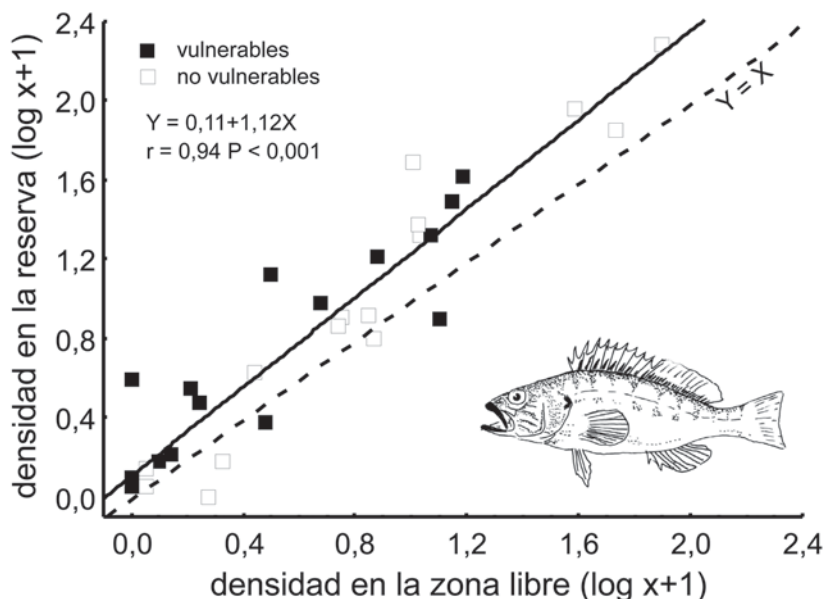


Figura 16.4. Efecto de una reserva costera sobre las poblaciones de peces. Un estudio realizado por Bell (1983) mediante el conteo de los peces observados en bandas de 150 m de largo y 4 m de ancho sobre la plataforma continental del sur de Francia demostró que las densidades de las especies más perseguidas aumentaban en la zona protegida. Puede observarse cómo la reserva había producido un incremento general del número de individuos al compararse la línea de regresión con la línea punteada, que marcaría la igualdad de valores ($y=x$) entre ambas situaciones. Los cuadros negros reflejan las especies más vulnerables a la pesca (*Scorpaena porcus*, *Dicentrarchus labrax*, *Serranus cabrilla* —representado en la figura—, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris*, *Diplodus melanura*, *Symphodus tinca*...) y los cuadros blancos las menos perseguidas (*Coris julis*, *Boops boops*, *Symphodus ocellatus*, *Spicara chryselis*).

Otra forma de localizar los mejores lugares para la instalación de una reserva es mediante la cartografía de la calidad del hábitat. Aquí pueden utilizarse los índices de adecuación de hábitat (figura 13.4) o cualquier otra aproximación que nos permita proyectar en el espacio las condiciones del territorio para la especie objeto de protección. Si es posible, elegiremos los mejores sectores para evitar las áreas *sumidero* (figura 6.3) donde pueden desaparecer las poblaciones si las reservas

quedan aisladas de las *áreas fuente*. También así mantendremos a la especie con las máximas *densidades ecológicas* y será más fácil conservar grandes poblaciones en las áreas bajo control.

Finalmente, hay reservas creadas para proteger las poblaciones de ciertas especies de interés comercial, como las de valor medicinal, maderero, cinegético o pesquero (Pérez-Ruzafa *et al.* 2008). Son lugares sujetos a una gestión extractiva controlada que, en el caso de ciertos animales, actúan como centros de producción y expansión de individuos de interés comercial (figura 16.4).

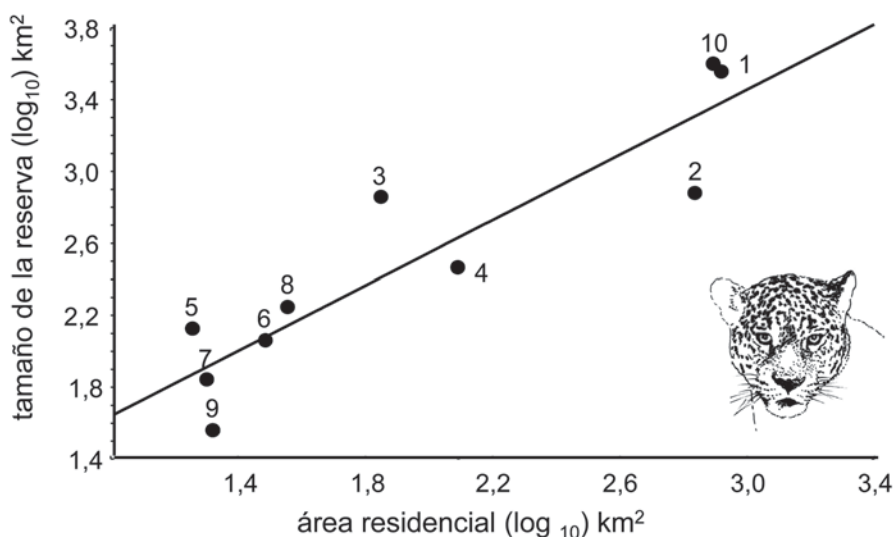


Figura 16.5. *Requerimientos espaciales de los grandes carnívoros.* Relación entre el área residencial (territorio cubierto por los individuos en sus movimientos rutinarios) y el tamaño mínimo de las reservas donde han logrado mantenerse diez grandes carnívoros (Woodroffe y Gingsberg 1998). 1: Perro cazador (*Lycaon pictus*), 2: Lobo (*Canis lupus*), 3: Cuón (*Cuon alpinus*), 4: León (*Panthera leo*), 5: Tigre (*Panthera tigris*), 6: Pantera de las nieves (*Uncia uncia*), 7: Jaguar (*Panthera onca*, representado en la figura), 8: Hiena manchada (*Crocuta crocuta*), 9: Oso negro (*Ursus americanus*) y 10: Oso pardo (*Ursus arctos*).

Pérdida de especies

La creación de reservas no implica la perpetuación de su particular elenco de especies. Conviene aceptar que casi siempre arrastrarán una *deuda de extinción* (capítulo 4), un proceso lento que durará tanto como sobrevivan aquellos individuos de las especies sentenciadas a desaparecer de tales reductos. Como estas pérdidas suelen deberse a deficiencias en la delimitación y/o gestión del área protegida, hay que diagnosticarlas y corregirlas. Repasemos algunas.

Tamaño insuficiente. Una reserva ha de garantizar la conservación de poblaciones viables de las especies más escasas de sus comunidades. Cada vez quedan menos lugares donde se puedan mantener poblaciones de grandes animales dados sus requerimientos de espacio. Esto es particularmente grave en el caso de los carnívoros (orden Carnivora) que necesitan grandes *áreas residenciales* para encontrar su comida y que, por lo tanto, explotan enormes territorios (figura 3.7). Por esa razón, solo perduran en aquellas reservas lo suficientemente grandes (figura 16.5) o que estén interconectadas con otras áreas ocupadas por dichas especies.

Ruptura de conectividad. Muchas reservas pueden presentar conexiones con otros territorios no protegidos que son los garantes de su funcionamiento. La ruptura de sus conexiones puede impedir la llegada de especies que restauren los ambientes perturbados o recuperen las poblaciones desaparecidas. También pueden colapsar el ciclo biológico de las especies migratorias o eliminar el aporte de los recursos que garantizan la supervivencia del sistema ecológico protegido (figura 10.1). La conectividad también es importante para garantizar la supervivencia de las especies que solo encuentren en las áreas protegidas un *hábitat sumidero* y que desaparecerán tan pronto como lo haga el aporte de individuos procedente del *área fuente*.

Efectos de borde. Las reservas pueden terminar convirtiéndose en islas rodeadas de terrenos alterados (cultivos, ambientes urbanos...). No es raro que ciertos recursos, como la madera, algunos animales y plantas u otros recursos sean codiciados y perseguidos por los habitantes de su periferia (tabla 16.1). Con el fin de evitar este problema, es importante delimitar *áreas tampón* donde se atenúen o controlen estas agresiones externas.

Tabla 16.1. Efectividad contra el expolio de ciertos recursos por las poblaciones periféricas en 99 reservas de 22 países tropicales. Las reservas con control eficaz eran las que contaban con una guardería adecuada a sus dimensiones (Bruner et al. 2001).

Tipo de amenaza	Número de reservas	Control eficaz (%)	Control ineficaz (%)
Deforestación	85	97,2	2,8
Explotación maderera	84	85,2	14,8
Fuego	87	81,0	19,0
Caza	91	62,2	37,8
Pastoreo	88	59,7	40,3

Problemas de gestión

Si se ha decidido reservar una zona para cubrir unos determinados objetivos, parece lógico que se vigile la forma en que se cumplen. Para ello, es muy importante el diseño de un *plan de gestión* (tabla 16.2). Este ha de estar dirigido al diagnóstico de los problemas, su tratamiento y el seguimiento de la eficacia de las medidas de gestión.

Un problema habitual en las áreas protegidas es el generado por su *explotación turística*, una de las formas habituales de generar recursos (cuadro 2.1). En este caso se corren dos riesgos importantes. Por un lado, es posible que el impacto de los visitantes deteriore las áreas conservadas y perjudique a las especies más sensibles de no tomarse las medidas adecuadas (por ejemplo, mediante el diseño de itinerarios por lugares poco problemáticos). Por otro, las preferencias de los visitantes por ciertas especies emblemáticas (*especies bandera*) puede convertir a las reservas en parques de atracciones (hay quien las define como *megazoos* cuando basculan alrededor de algún gran animal). Por eso, es importante informar a los visitantes del interés de los otros recursos protegidos (especies poco llamativas, interacciones biológicas, usos tradicionales, arquitectura rural, procesos geomorfológicos, etc.), de sus servicios ambientales (producción de madera, hongos, plantas medicinales, captación de CO₂, retención de agua, etc.) e, incluso, de los problemas de gestión que ellos mismos generan.

Tabla 16.2. *Funciones del plan de gestión de una reserva (Hirons et al. 1995).*

-
- a) Identificar los objetivos de la reserva (por ejemplo, conservar determinadas especies o tipos de vegetación).
 - b) Relacionar los objetivos de la reserva con otros planes de recuperación de especies o sus hábitats.
 - c) Describir la reserva reuniendo toda la información disponible sobre su medio físico y biológico.
 - d) Anticiparse a los problemas que puedan surgir en el cumplimiento de los objetivos sugiriendo posibles formas de solucionarlos.
 - e) Identificar y describir el manejo de la reserva necesario para conseguir los objetivos.
 - f) Organizar el seguimiento necesario para ver si se consiguen los objetivos.
 - g) Organizar los recursos humanos y económicos disponibles.
 - h) Establecer una guía de acción para los gestores con el objeto de garantizar la continuidad del plan pese a los cambios de plantilla.
 - i) Demostrar la efectividad del manejo.
 - j) Asegurar que los objetivos y métodos del plan de gestión reflejen la política conservacionista de la institución que promueve la reserva.
 - k) Facilitar la comunicación entre la reserva y el resto de actores implicados en su conservación.
-

Corredores

Ya hemos comentado que las áreas protegidas pueden convertirse en ambientes insulares, con sus secuelas negativas sobre la supervivencia de las especies que albergan. Un caso particular es el de la pérdida de *conectividad* (ver arriba), que afecta tanto a la supervivencia de las especies como a la viabilidad de ciertos procesos clave. Por lo tanto, no debe extrañarnos que, como complemento al establecimiento de una red de reservas, se contemple la mejora de su conectividad mediante el establecimiento de *corredores*. Desde el punto de vista de la conservación de las especies, un corredor es una banda (*corredor lineal*) o varias bandas de terreno (*corredor múltiple*) por donde pueden desplazarse las especies entre diferentes áreas. Pero hay otros tipos de corredores según sus objetivos y escalas de actuación (tabla 16.3).

Tabla 16.3. *Tipos de corredores (Anderson y Jenkins 2006).*

Corredor de hábitat	Una banda estrecha de hábitat que une dos grandes sectores ocupados por el mismo tipo de hábitat. Además de facilitar el desplazamiento de los organismos, busca aumentar la superficie y el número de especies protegidas. Se pueden diseñar <i>redes de corredores</i> que conecten entre sí fragmentos de hábitat en territorios muy degradados (figura 16.7).
Corredor biológico	Gran franja de terreno que reúne una abigarrada variedad de hábitats y que se diseña para mantener la conexión de los procesos biológicos a grandes escalas (por ejemplo, el Corredor Biológico Mesoamericano que une América del Norte y del Sur). Puede estar formado por múltiples corredores de hábitat.
Corredor de fauna	Banda de terreno diseñada para favorecer los movimientos o migraciones de determinados animales. Suelen asociarse a infraestructuras que facilitan el paso de los animales a través de barreras artificiales (carreteras, etc.).
Corredor ecológico	Banda de terrenos dedicada a garantizar unos determinados servicios ecológicos (por ejemplo, el flujo de agua a lo largo de una cuenca).

El establecimiento de corredores también presenta inconvenientes. El primero y más evidente es que el aumento de conectividad puede facilitar la difusión de “perturbaciones contagiosas”, como ciertas plagas o enfermedades, incendios, etc. El segundo tiene que ver con las dificultades asociadas a la adquisición y gestión de los terrenos implicados. No siempre es fácil encontrar lugares en los

que desarrollar esta estrategia. Por eso, es frecuente apoyarse en alineaciones montañosas poco alteradas o en ciertos elementos del paisaje que favorecen la conectividad (figura 16.8). En tercer lugar, es importante tener en cuenta que estas bandas de terreno, de ser muy estrechas, pueden ser vulnerables al *efecto de borde*, por lo que hay que evitar que se conviertan en *trampas ecológicas* para los organismos que las transiten. Finalmente, ha de vigilarse la adecuación de los corredores para las especies implicadas, por lo que han de ser diseñados de acuerdo con sus preferencias de hábitat. De no ser así, pueden ser un fracaso. Paul Beier y Reed Noss (1998) revisaron 32 estudios en los que se estudió el papel de los corredores para diferentes especies (mariposas, escarabajos, aves, roedores, canguros, pumas, linces). Concluyeron que solo 10 de esos estudios aportaban evidencias convincentes de su utilidad como conectores y que, en ninguno de los casos, tuvieron un impacto negativo sobre las especies estudiadas. Revisiones posteriores más amplias parecen confirmar el desigual papel de los corredores. El estudio de 78 casos realizado Gilbert-Norton *et al.* (2009) demostró que las áreas conectadas tenían un 50% más de intercambios que las desconectadas, una tendencia que afectaba especialmente a las plantas, invertebrados y vertebrados no voladores.

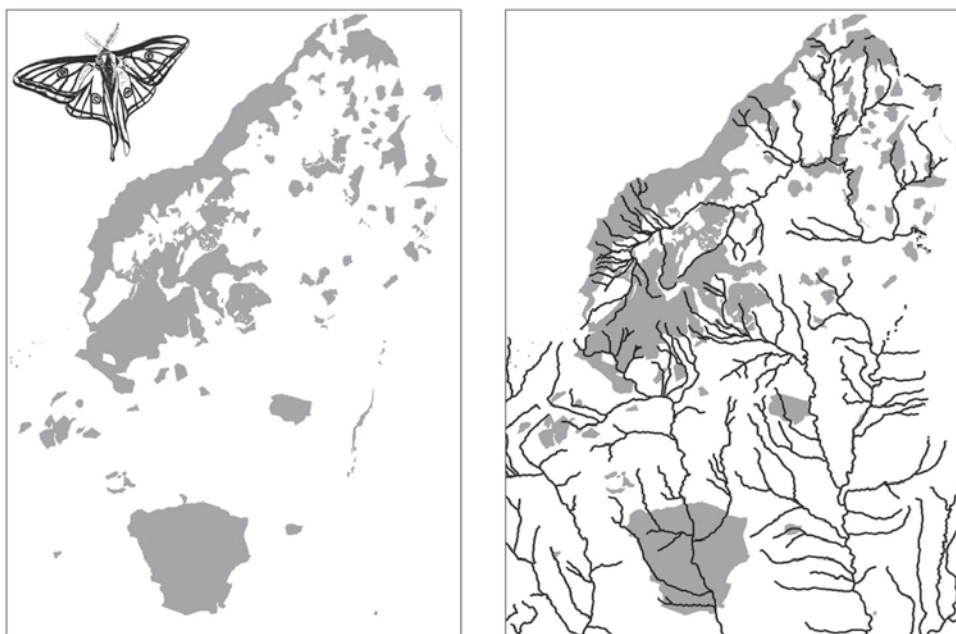


Figura 16.7. Corredores. Los bosques situados al norte de la ciudad de Madrid son importantes reservorios de biodiversidad en una zona sometida a una fuerte expansión urbana (*izquierda*). Pese a que configuran un archipiélago de bosques inconexos, muchos de ellos podrían conectarse a través de la vegetación de ribera asociada a los ríos que cruzan ese territorio (*derecha*). Se representa la lepidóptero *Actias isabellae* (familia Saturniidae), especie endémica de los bosques del norte de esta zona.

Capítulo 17. Atenuación del impacto de la urbanización y las infraestructuras

*Dentro de cien años tal vez haya aquí una ciudad.
Muelles, almacenes y barracas, y... y...
quizá salones de billar.
La civilización, muchacho, la virtud y todo eso.*
Joseph Conrad (1896)
Una avanzada del progreso.
Alianza Editorial, Madrid

Introducción

La especie humana ha tendido a concentrarse en pueblos y ciudades desde el Neolítico, cuando el desarrollo de la agricultura le permitió disponer de suficientes reservas de alimento. Con esta garantía pudo crear una población urbana dedicada a actividades comerciales, administrativas o intelectuales. Desde entonces, la expansión del hombre ha ido asociada a la creación de nuevos núcleos urbanos en los entornos agrícolas conquistados al medio natural. Esta tendencia se ha mantenido hasta nuestros días, alterada ahora por el creciente despoblamiento de muchas áreas rurales ante la mayor oferta de trabajo y servicios de las grandes ciudades. Si un tercio de la población humana se concentraba en zonas urbanas en el año 1972, hoy sobrepasa la mitad de nuestros efectivos.

Las áreas urbanas ocupan el 1% de la superficie emergida del planeta (PNUMA 2002), una extensión que no predice su verdadero impacto por dos razones. En primer lugar, porque el hombre ha ocupado territorios que, por su climatología bonancible, disponibilidad de agua y buenos suelos, son también los preferidos por muchas otras especies. En segundo lugar, porque el abastecimiento de estas urbes ha disparado el uso de los territorios circundantes como proveedores de bienes y servicios (alimentos, agua, energía, vertederos de residuos, zonas residenciales, áreas de recreo, etc.) o como meros sustratos sobre los que se trazan las infraestructuras que garantizan los flujos de personas y mercancías (carreteras, ferrocarriles, aeropuertos, canales, oleoductos, tendidos eléctricos, etc.). De esta forma, las ciudades extienden sus tentáculos mucho más allá del núcleo urbano y entorno agrícola circundante.

Aproximación preventiva

Los proyectos de desarrollo urbano o industrial, junto con las obras de ingeniería civil asociadas, pueden evitar o atenuar su impacto sobre la biodiversidad si están bien diseñados. Para ello, no han de invadir sectores sensibles por la rareza, singularidad o utilidad de las especies que albergan (capítulos 10 y 16). Esto puede ser difícil si no se dispone de una buena información sobre la distribución de los lugares de interés conservacionista por lo que cualquier estudio dirigido a cartografiarlos es una contribución impagable a la prevención de estos problemas. Lo mejor es abordarlos en fases tempranas del desarrollo de los proyectos pues, una vez aprobados o iniciados, es difícil o costoso modificarlos.

Además de la evaluación de las secuelas de estas obras sobre los territorios directamente impactados, hay que evaluar la acumulación de efectos producidos por las infraestructuras asociadas que, como las carreteras, canales o tendidos eléctricos, cruzan grandes superficies generando una tupida red de interferencias sobre las especies. Por eso, cualquier actuación de cierta envergadura debiera llevar aparejada una evaluación integral de la acumulación de impactos a diferentes escalas para predecir correctamente los problemas generados y, en la medida de lo posible, eliminar sus efectos.

Evaluación del impacto ambiental

Los estudios de *evaluación de impacto ambiental* valoran las intervenciones sobre el territorio para proponer ubicaciones alternativas no problemáticas o diseñar medidas que mitiguen, compensen o eliminen sus efectos. Además, llegado el caso, pueden rechazar las intervenciones o proponer proyectos alternativos. Estos estudios se concretan en una *declaración de impacto ambiental*, documento que ha de ser aprobado por las autoridades competentes antes de permitir la ejecución de las obras.).

Desde el punto de vista de las especies, la evaluación del impacto de una obra no difiere mucho de la aplicación del *método científico* en el diagnóstico de un problema de conservación (cuadro 1.3; Morris y Therivel 2001) e implica la ejecución de una serie de pasos:

- a) La *evaluación preliminar* del alcance espacial de la intervención (figura 17.1), de los datos disponibles sobre el área estudiada (cartografía, presencia de áreas protegidas, especies raras, etc.) y del previsible impacto de la actuación, las medidas de mitigación, etc.
- b) La *predicción del impacto* mediante una evaluación de la relación causa-efecto entre la intervención ambiental propuesta y la previsible respuesta

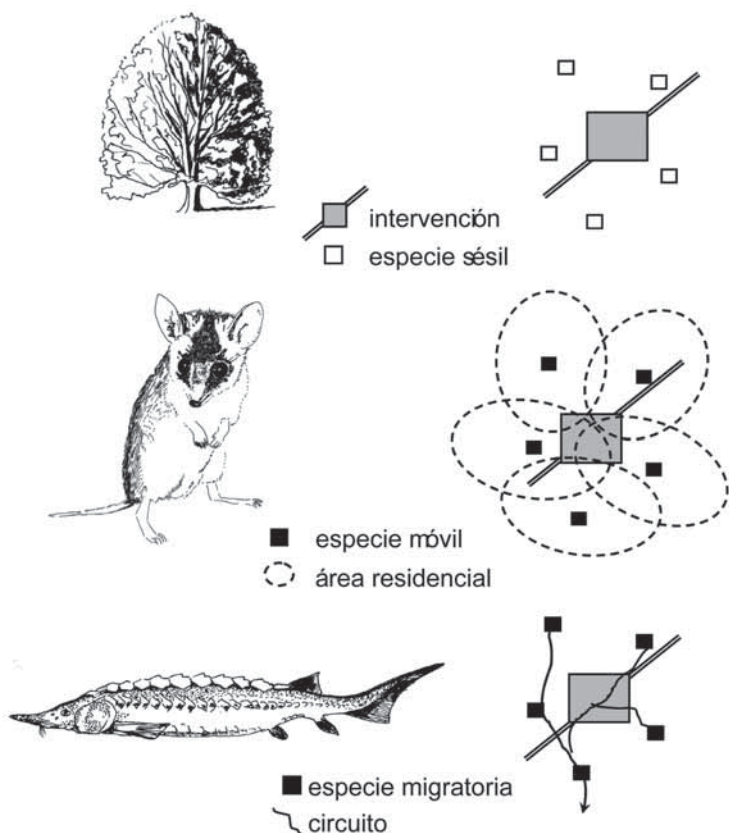


Figura 17.1. Alcance espacial de una intervención. La perturbación producida por un evento de urbanización, un embalse o el trazado de una infraestructura lineal afecta de forma desigual a las especies del territorio implicado. Por ejemplo, en el caso de las especies sésiles, como las plantas (en la imagen un haya *Fagus sylvatica*), puede tener un impacto limitado si no son afectadas directamente (*arriba*). Sin embargo, tal inocuidad puede ser solo aparente si las actuaciones afectan ciertos procesos esenciales para su supervivencia a medio o largo plazo, como los movimientos de sus polinizadores y dispersantes de semillas. En los animales (*centro*), la intervención puede impactarles indirectamente si pierden superficie útil de su *área residencial* o si interfiere en sus movimientos rutinarios (en la imagen el pequeño marsupial *Sminthopsis murina*). Algo parecido puede ocurrir con los movimientos estacionales de las especies migratorias si la perturbación afecta a los circuitos por lo que se mueven (*abajo*). Esto ocurre con los esturiones (*Acipenser sturio*) que no pueden migrar al deteriorarse los cursos fluviales.

de las especies y su entorno. Es muy importante diferenciar si los *impactos* son directos, indirectos o acumulativos; si sus efectos son positivos o negativos; y si las secuelas de la actuación son permanentes o reversibles.

- c) La *propuesta de mitigación* del impacto de la actuación mediante la selección de ubicaciones alternativas, la adopción de medidas correctoras (restauración de la vegetación, creación de corredores, traslado de individuos)

- o la programación temporal de las obras para evitar molestias (por ejemplo, durante la época de la reproducción de ciertas especies). Se ha de vigilar que estas medidas no tengan consecuencias colaterales negativas, sirvan para camuflar la magnitud del *impacto residual* (efecto acumulado de toda la intervención) o sean una coartada para posibilitar intervenciones muy agresivas con la excusa de una posterior restauración o compensación de los desperfectos.
- d) Finalmente, es importante diseñar una *propuesta de seguimiento* de las especies o procesos afectados una vez finalizada la intervención. Aunque no siempre se contempla en estos estudios, es muy importante porque puede ayudarnos a solventar los problemas producidos por el impacto de las obras. Se trata de aplicar la lógica del *manejo adaptativo* para diseñar y ejecutar las *medidas compensatorias* con las que enmendar los destrozos producidos o compensarlos con inversiones conservacionistas en otros lugares.



Figura 17.2. *Expansión urbana.* La ciudad de Talavera de la Reina (Toledo, España) se asienta a orillas del río Tago (parte inferior de la foto) y consta de un núcleo urbano rodeado de una serie de huertas, campos de cultivo y edificios industriales. Del núcleo urbano salen carreteras que contactan con una autovía (arriba) próxima a un embalse que le surte de agua. Más allá del embalse, se adivinan las estribaciones de una sierra cubierta de bosque mediterráneo.

Expansión urbana

La creación o ampliación de las ciudades produce una profunda transformación del territorio. Se organizan en grupos de edificios dispuestos en núcleos más o menos densos rodeados de terrenos agrícolas donde se ubican dispersos diferentes enclaves industriales, residenciales o de recreo (figura 17.2). Estos núcleos urbanos se han convertido en un potente agente de homogenización biológica. No solo por lo que se pierde ante el avance del cemento sino porque tienden a homogenizar las condiciones ambientales a lo largo y ancho del planeta: las temperaturas se atenúan durante el invierno por efecto de la calefacción, los parques se riegan durante los períodos más secos y, en general, tienden a ser reductos iluminados y provistos de una desmedida cantidad de comida procedente de los residuos urbanos. En este contexto, suelen ser escenarios adecuados para la instalación de *especies exóticas*. De hecho, pueden sustituir a las formas autóctonas que sobrevivan en las ciudades (tabla 17.1). Por ejemplo, la ciudad de Nueva York ha perdido 578 especies de plantas nativas y ha sido colonizada por 411 especies de plantas exóticas, una tendencia común a la checa Plzen (pierde 368 y gana 238) o a la australiana Adelaida (pierde 83 y gana 613; McKinney 2006). En el caso de los animales, las ciudades se convierten en el imperio de las mascotas asilvestradas y de aquellos comensales urbanos (ratas, ratones, gorriones, palomas, cucarachas) expandidos por el hombre. Algunos de estos, como las ratas y los gatos, pueden actuar como *depredadores subsidiados*. Son particularmente dañinos porque no regulan sus poblaciones al disminuir sus presas ya que disponen de otros recursos alternativos (comida casera, basuras). Según cálculos de la Sociedad Audubon, los gatos domésticos matan en los Estados Unidos de América unos 100 millones de pajarillos cada año (Ericsson *et al.* 2001).

Pese a todo, las ciudades pueden retener notables muestras de la riqueza regional de especies (tabla 17.1). A veces, su expansión engloba zonas poco alteradas (bosques, riberas, etc.) que, junto con los parques creados con fines recreativos, configuran un entramado de ambientes naturales o semi-naturales en el interior de la matriz urbana. Estos lugares, debidamente gestionados (hay que evitar que el planeta se llene de parques con los mismos árboles, las mismas flores, los mismos diseños), pueden configurar redes de reservas donde se favorezca la supervivencia de las especies autóctonas arrinconadas por el desarrollo urbano. En este contexto, es interesante gestionarlos como fragmentos de hábitat sometidos a los ya conocidos problemas de reducción superficial, efecto de borde y aislamiento (capítulo 13). Un urbanismo comprometido con la conservación puede conservar o recrear aquellos hábitats autóctonos necesarios para la supervivencia de las especies raras o amenazadas, completando el papel de las reservas, zoológicos y jardines botánicos (Puppim *et al.* 2011).

Tabla 17.1. Presencia de mamíferos en zonas verdes de la ciudad de Oxford (Reino Unido). Se han clasificado en zonas poco (bosques, matorrales, herbazales) y muy manejadas (jardines, huertos, cementerios). Llama la atención la riqueza de la comunidad de mamíferos retenida en estos enclaves. También destaca la presencia de dos especies introducidas: los muntiacos o muntjacs (*Muntiacus reevesi*), un pequeño cérvido originario de Asia, y las ardillas grises (*Sciurus carolinensis*) originarias de Norteamérica que han desplazado a la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) autóctona de Europa (Dickman 1987).

	Poco alteradas	Muy alteradas
Número de zonas verdes	25	25
Superficie media (ha) $\pm$ e.s.	1,21 $\pm$ 0,29	1,80 $\pm$ 0,81
(mínimo-máximo)	(0,21-7,40)	(0,16-20,00)
Número medio de especies $\pm$ e.s.	9,40 $\pm$ 0,71	5,72 $\pm$ 0,61
(mínimo-máximo)	(2-17)	(2-12)
Zonas ocupadas por cada especie:		
Topo europeo <i>Talpa europaea</i>	13	13
Musaraña colicuadrada <i>Sorex araneus</i>	17	3
Musaraña enana <i>Sorex minutus</i>	12	1
Musgaño patiblanco <i>Neomys fodiens</i>	3	0
Erizo <i>Erinaceus europaeus</i>	22	20
Ratón de campo <i>Apodemus sylvaticus</i>	24	18
Ratón espiquero <i>Micromys minutus</i>	6	4
Ratón doméstico <i>Mus musculus</i>	3	5
Rata parda <i>Rattus norvegicus</i>	14	12
Topillo rojo <i>Clethrionomys glareolus</i>	19	9
Ratilla agreste <i>Microtus agrestis</i>	18	5
Rata topera <i>Arvicola terrestris</i>	3	1
Ardilla gris <i>Sciurus carolinensis</i>	20	19
Muscardino <i>Muscardinus avellanarius</i>	1	0
Comadreja <i>Mustela nivalis</i>	15	6
Armiño <i>Mustela erminea</i>	3	1
Tejón <i>Meles meles</i>	4	0
Zorro <i>Vulpes vulpes</i>	20	22
Conejo <i>Oryctolagus cuniculus</i>	12	4
Muntiacos <i>Muntiacus reevesi</i>	6	0
Número total de especies	20	16

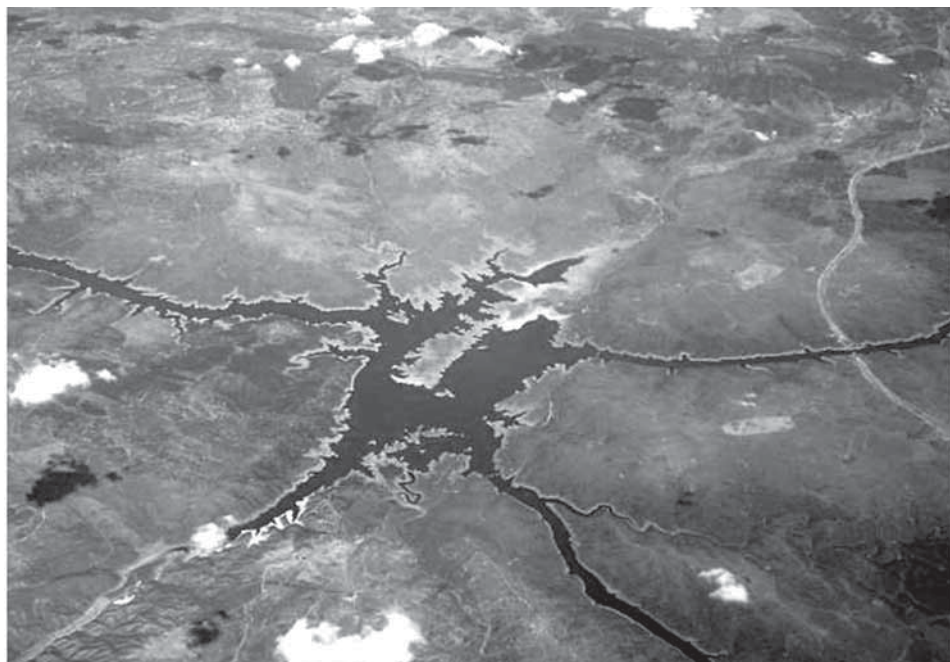


Figura 17.3. *Impacto de un embalse.* El embalse de Alcántara, construido en el río Tajo (Cáceres, España), tiene una capacidad de 3.160 hm³, anega 1.040 km² y presenta 200 Km. de brazos que seccionan la superficie de un territorio de gran valor ecológico.

Embalses

La creciente demanda de agua para el abastecimiento urbano y agrícola implica la creación de embalses que, además, pueden ser utilizados para la producción de energía eléctrica. Esto ha llevado a la construcción de más de 50.000 grandes presas en todo el planeta que ya afectan a la mitad de sus ríos. Su construcción implica la desaparición de los cauces fluviales y su vegetación de ribera, la pérdida de superficies más o menos importantes del territorio circundante y, de ser diseñados para alimentar unos regadíos, la modificación de extensas superficies de terreno aguas abajo. También es llamativa la orla de terreno pelado que bordea a muchos de estos lagos artificiales resultado del lavado de sus orillas por los cambios en el nivel del agua embalsada o el brutal efecto de los vaciados periódicos. Esto impide el asentamiento de una vegetación estable que, de existir, propiciaría el desarrollo de comunidades de plantas y animales ribereños.

Además de este efecto destructivo, la construcción de presas genera otra serie de problemas. Por ejemplo, fragmenta el territorio creando barreras para el desplazamiento de organismos acuáticos y terrestres (figura 17.3). Este es el caso

Tabla 17.2. Mortalidad de aves por infraestructuras. Estima de las colisiones de las aves con algunas infraestructuras de los Estados Unidos de Norteamérica (según Erikson et al. 2001)

Tipo de infraestructura	Número de aves muertas por año	Importancia de las infraestructuras
Edificios	98-980 millones	98 millones de edificios
Carreteras	60-80 millones	6,5 millones de Km.
Tendidos eléctricos	Decenas de miles-174 millones	800.000 Km. de tendidos de alta tensión
Aerogeneradores	10.000-40.000	15.000 aerogeneradores
Torres de comunicación	4-50 millones	80.000 torres

de los peces migratorios que ven imposibilitados sus movimientos entre tramos fluviales o entre el mar y los ríos. Para prevenir este problema se diseñan escalas de paso y/o cauces alternativos. Un problema adicional es la modificación de las condiciones fisicoquímicas del agua de los ríos efluentes que surgen de las entrañas del embalse. Esto propicia cambios en la estructura de las comunidades de organismos de los tramos afectados. Con frecuencia, los embalses son invadidos por especies foráneas (muchos peces, el mejillón cebra *Dreissena polymorpha*, etc.; figura 18.2), que pueden encontrar en estas masas de agua la vía de entrada a toda una cuenca hidrográfica. Conviene indicar que cuando los canales asociados a muchos embalses (conducen el agua hacia o entre los regadíos) están mal diseñados (sin rampas que favorezcan la salvación de los animales atrapados), pueden ser causas de mortalidad por ahogamiento.

Hay que recordar, finalmente, que no todo el impacto de los embalses es negativo. En muchas ocasiones favorecen el asentamiento de grandes poblaciones de peces y de su comunidad de depredadores (por ejemplo, garzas y cormoranes) o suelen ser utilizadas como zonas de cría o reposo por determinadas aves acuáticas. Esto puede fomentarse si se palía el efecto de lavado de las orillas mediante la creación de azudes que retengan el agua en los bordes para favorecer a la vegetación ribereña; o se recurre a la instalación de islas flotantes que sigan las oscilaciones de los niveles de inundación. Como en el caso de los parques urbanos, también este es un campo abonado para la recuperación de especies y comunidades de organismos en un contexto de mitigación de los efectos de estas grandes obras.

Carreteras y ferrocarriles

Las pistas, carreteras, autovías y ferrocarriles son vías de penetración capaces de producir importantes cambios en la estructura ambiental de los territorios afectados. Aunque se diseñen para comunicar núcleos de actividad humana más o menos importantes, abren la posibilidad de intensificar el uso de los territorios atravesados, crear nuevos asentamientos o facilitar el acceso a lugares recónditos. Además de estos efectos indirectos, la creación y explotación de estas infraestructuras (deforestación, desmontes, red de accesos, áreas de servicio, etc.) producen un impacto directo sobre el territorio atravesado (1.000 m de autovía consumen una media 100.000 m² de terreno). En países con una densa red de carreteras, como Holanda, Bélgica o Alemania, la ocupación oscila entre el 5 y el 7% de su superficie mientras que en España y Estados Unidos ocupa el 1% (Rosell *et al.* 2003).

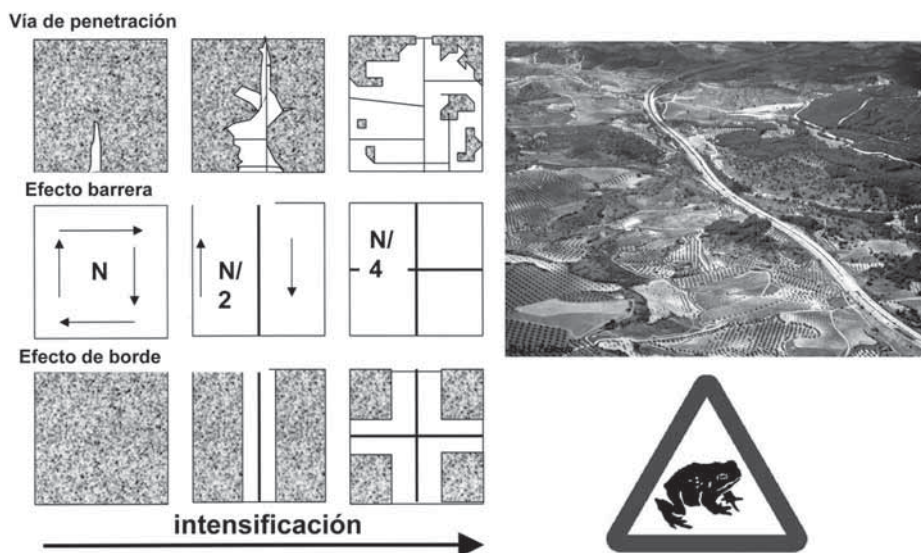


Figura 17.4. Efectos de pistas, carreteras o líneas de ferrocarril sobre las comunidades de organismos. Actúan como vías de penetración de la actividad humana en territorios poco accesibles (*arriba*), fragmentan las poblaciones si son muy impermeables (*centro*), y producen un efecto de borde que puede eliminar por colisión u otras interferencias a muchos de los organismos que ocupan sus inmediaciones (*abajo*). Este efecto de borde puede cambiar las condiciones ambientales y favorecer el asentamiento y expansión de especies invasoras a lo largo del trazado. Se representa un sapo común (*Bufo bufo*), frecuente víctima de atropellos en sus desplazamientos estacionales a las charcas de cría.

Otro gran problema de estas infraestructuras es que seccionan las áreas ocupadas por las especies dando lugar a procesos de fragmentación (figura 17.4). Por ejemplo, autovías y autopistas pueden dividir las poblaciones en sectores estancos

donde deberán afrontar los problemas asociados a su reducción numérica (capítulo 15). Estas extinciones locales serán difíciles de superar en los *hábitats sumidero* si quedan desconectados de los *hábitats fuente*. En otras ocasiones, estas infraestructuras pueden convertirse en barreras mortales para aquellos individuos que las contacten en sus desplazamientos diarios, dispersivos o migratorios o pueden actuar como *trampas ecológicas* cuando la vegetación de bordes y medianas atraiga a ciertas especies. Las cifras de animales atropellados son abrumadoras: Forman y Alexander (1998) recogen pérdidas anuales de 159.000 mamíferos y 653.000 aves en Holanda, de 7 millones de aves en Bulgaria, de 5 millones de reptiles y anfibios en Australia o de 365 millones de vertebrados en los Estados Unidos de América (tabla 17.2).

Dado que las carreteras y ferrocarriles son estructuras peligrosas para muchos animales, es necesario arbitrar medidas que eliminen o atenúen sus efectos. Estas pueden ser de varios tipos: selección cuidadosa del trazado, fomento de infraestructuras transversales que aumenten la conectividad del territorio seccionado (figura 17.5) y consideración de los ciclos naturales de los organismos afectados en la explotación de estas infraestructuras. Este último aspecto puede ilustrarse, por ejemplo, con las migraciones de los anfibios a sus lugares de freza. Sus movimientos se concentran en unos pocos días y en determinadas horas de la noche por lo que, además de la instalación de barreras y pasos con los que prevenir su invasión de la calzada, es razonable regular la circulación de vehículos por

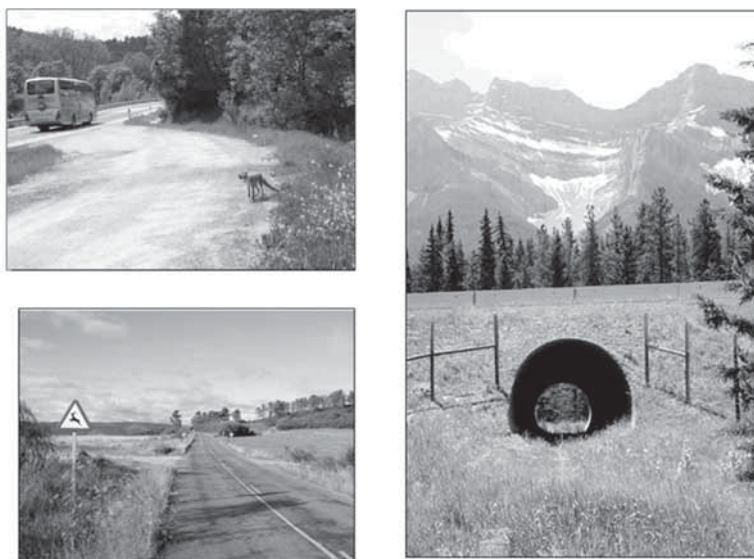


Figura 17.5. Pasos de fauna. Las carreteras que cruzan áreas ricas en fauna pueden ser muy peligrosas para personas y animales. Los accidentes pueden evitarse señalizando el riesgo de colisión o habilitando pasos de fauna, como el subterráneo del Parque Nacional de Banff (Canadá).

las vías más dañinas en esos momentos cruciales. No debiera estar lejano el día en que estas actividades de gestión conservacionista se incorporen al mantenimiento rutinario de estas infraestructuras.

Además de la reducción numérica de las poblaciones, las carreteras pueden tener efectos adicionales sobre el comportamiento de las especies. Se ha observado, por ejemplo, que el ruido producido por los vehículos, tanto más intenso cuanto mayor sea el tráfico y menor la impermeabilidad del hábitat, afecta a la comunicación sonora de las aves, que tienden a abandonar estos sectores indeseables para el cortejo (figura 17.6). Tales efectos van unidos a las modificaciones de las comunidades de plantas y animales de las cunetas al ser vías de penetración de animales y plantas exóticas o verse afectadas por los exudados de la banda asfáltica y la sal vertida para combatir el hielo. No ha de sorprendernos, por lo tanto, que este “efecto de roce” de las carreteras sobre las comunidades de organismos esté conceptualizado como un preocupante y ubicuo agente de deterioro ambiental capaz de afectar a grandes superficies de los territorios que cruzan. Se ha calculado, en un estudio realizado sobre los patrones de distribución de abundancia de 234 especies animales, que el efecto de estas infraestructuras se extiende hasta 1 Km.

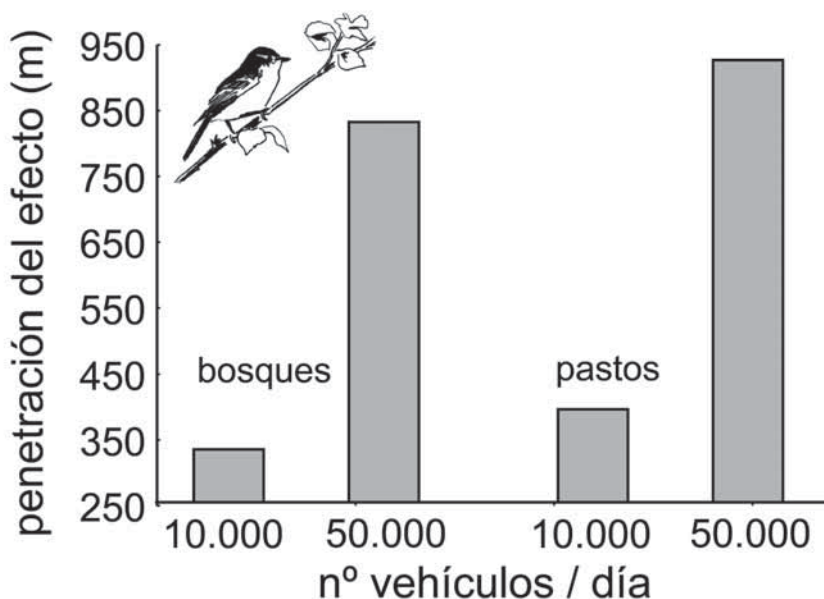


Figura 17.6. Aves y carreteras. Penetración del ruido del tráfico sobre la distribución de las aves en ambientes arbolados y desarbolados de Holanda. El efecto depende del efecto barrera de la vegetación (menor penetración en los bosques) y de la magnitud de las interferencias, un factor relacionado con la intensidad del tráfico. El ruido del tráfico interfería, por ejemplo, con la eficacia de las emisiones sonoras territoriales del mosquitero musical (*Phylloscopus trochilus*) durante la reproducción (basado en Reijnen *et al.* 1995).

de distancia en las aves y 5 Km. en los mamíferos (Benítez-López *et al.* 2010). Otro análisis donde se utilizaron los resultados de 75 estudios en los que se medía el impacto del tráfico y de las carreteras sobre diferentes especies de vertebrados, sugiere una mayor vulnerabilidad de los grandes mamíferos con bajas tasas de reproducción y amplios movimientos, aves con grandes territorios de acción, todos los anfibios y reptiles y aquellas especies que, como milanos y cuervos, no evitan las carreteras (Rytwinski y Fahrig 2012).

Tendidos eléctricos

La red de distribución eléctrica conforma una malla que, a medida que se densifica, termina por cubrir el territorio como una auténtica madeja de cables. Por eso, preocupa su efecto sobre las especies de aves que mueren al colisionar con estas infraestructuras (Ferrer y Janss 1999; tabla 17.3). Puede solventarse trazando los tendidos lejos de los puntos de concentración o paso de las aves, lo que requiere un buen estudio previo de los lugares por donde vayan a instalarse. También pueden soterrarse, una solución cara pero de uso habitual en ciertos

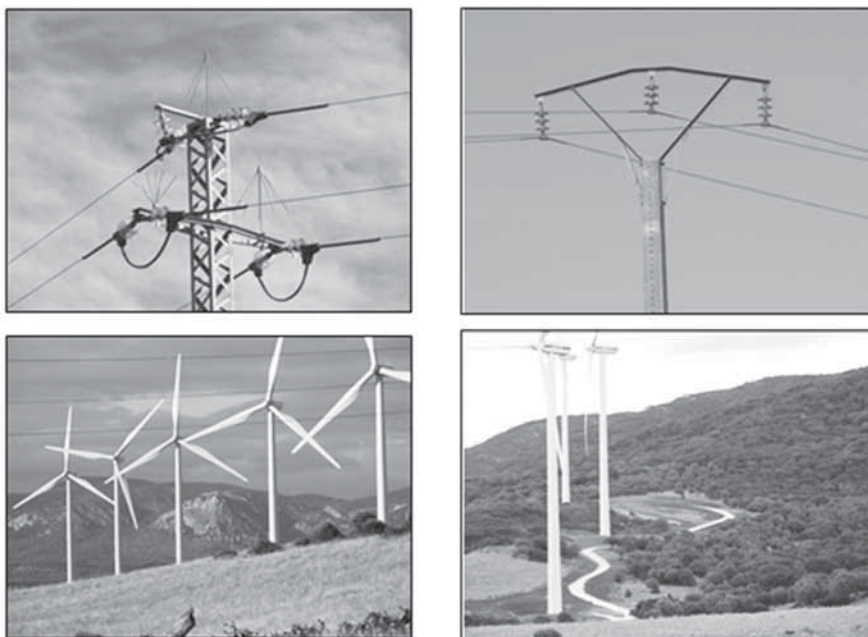


Figura 17.7. Impacto de los tendidos y plantas eólicas. Arriba. Las torres de conducción eléctrica pueden ser peligrosas para las aves. A la izquierda, una torre en la que se han instalado unas escobillas para evitar su uso como posadero. A la derecha, un poste eléctrico diseñado para reducir las electrocuciones. Abajo. Un frente de aerogeneradores y las pistas y rozas asociadas a su instalación y manejo.

países. Además de las colisiones está el problema de la electrocución de las especies que usan los postes como posaderos. Esta, que afecta especialmente a las aves de presa (orden Falconiformes), puede reducirse mediante un diseño adecuado de estas infraestructuras (figura 17.7). Una revisión de 24 estudios detectó que en 17 casos (71%) los accidentes se debían a problemas en el diseño de los postes. Había, además, otros aspectos que favorecían los accidentes, como la falta de posaderos (42%) o la ubicación de los postes (25%) en lugares desde donde las aves podían otear el horizonte (Lehman *et al.* 2007). También se detectó la existencia de dos tendencias claras en la vulnerabilidad de las especies: las aves de mayor tamaño eran más proclives a la electrocución por tener una mayor probabilidad de hacer contacto al entrar o salir volando de estos posaderos; y los individuos más jóvenes tendían a electrocutarse con más facilidad, probablemente por su menor habilidad para maniobrar entre estas peligrosas estructuras.

Tabla 17.3. *Impacto de los tendidos eléctricos sobre las aves. Distribución por grupos taxonómicos de la mortalidad debida a colisión o electrocución en tendidos eléctricos. Las colisiones afectan a un espectro mayor de aves que las electrocuciones, que se concentran en las rapaces diurnas y los búhos que usan los postes como observatorios. Los resultados suman los cadáveres registrados en 18 estudios revisados por Bevanger (1998).*

Grupo de aves	colisión	electrocución
Gaviformes (colimbos)	3	--
Podicipediformes (somormujos)	303	--
Procellariiformes (pardelas)	4	--
Pelecaniformes (alcatraces)	67	--
Ciconiiformes (cigüeñas, garzas)	105	14
Anseriformes (gansos, patos)	2983	--
Falconiformes (águilas, halcones)	14	739
Galliformes (perdices, lagópodos)	321	--
Gruiformes (grullas, avutardas)	1653	--
Charadriiformes (gaviotas, charranes, limícolas)	4867	1
Apodiformes (vencejos)	6	--
Columbiformes (palomas)	374	12
Cuculiformes (cucos)	2	--
Strigiformes (búhos, lechuzas)	5	68
Passeriformes (alondras, zorzales, pinzones, cuervos)	1519	416

Los tendidos eléctricos tienen, además, otros efectos indirectos o menos evidentes. Por ejemplo, las trochas abiertas en los bosques para facilitar su trazado y evitar que los cables alcancen el arbolado se han relacionado con un incremento del *efecto de borde* (depredación) sobre las aves forestales y con la penetración de plantas invasoras. Y, al igual que ocurre con las *torres de comunicación*, sus *campos electromagnéticos* parecen producir efectos de consecuencias aún mal conocidas sobre los organismos que viven en sus inmediaciones.

Plantas de producción de energía eólica

La creciente demanda de energías renovables está disparando la construcción de plantas de producción de energía eólica. Estas constituyen un problema ambiental por su impacto acumulado (efecto barrera, ruido, desmontes, pistas de acceso, líneas de evacuación, tránsito de vehículos, edificios de gestión, etc.; figura 17.7) si se sitúan en lugares de interés conservacionista. Esto implica que, además de la destrucción de ciertos enclaves valiosos, pueden desplazar a ciertos animales de los sectores colonizados (Drewitt y Langston. 2006). Además, está el problema de las colisiones (tabla 17.2). En Estados Unidos de América se calcula que mueren por colisión 2,3 aves (mínimo 0,6 y máximo 7,7) y 3,4 murciélagos (0,1-47,5) por aerogenerador y año (National Wind Coordinating Committee 2002). En Europa, la revisión de Everaert (2004) sugiere mortalidades medias de 17,1 aves/turbina/año (tabla 17.4). Se trata, de cifras que pueden llegar a ser preocupantes si se atiende al número creciente de plantas eólicas y al carácter acumulativo de esta mortalidad sobre las especies más longevas y escasas. La idea dominante es que la mortalidad puede variar mucho entre plantas eólicas, lo que dependerá tanto de sus características técnicas y ubicación como de la vulnerabilidad de las especies afectadas (Sturner *et al.* 2007).

Tabla 17.4. *Estimas de la mortalidad de aves por impacto contra los aerogeneradores en diferentes localidades europeas (revisado por Everaert 2004).*

Localidad	Tipo de turbinas (kW)	Número de aves/ turbina/año	Años de estudio
Bélgica			
Schelle	1500	12	3
Zeebrugge	200-600	21	6
Brugge-1	600	26	5
Brugge-2	1800	43	2
Gante-1	2000	7	2
Gante-2	2000	2	1
Nieuwkapelle	600	1	1
España			
Salajones	660	22	1
Izco	660	23	1
Alaiz	660	4	1
Guerinda	660	8	1
El Perdón	500-600	64	1
Elguea	650-850	5-7	3
Tarifa-1	100-150	0,45 *	1
Tarifa-2	150-180	0,05 *	1
Inglaterra			
Blyth	300	1,34	2
Holanda			
Zelanda	250	5	1
Almere	1650	9	1
Waterkaaptocht	1650	34	1
Groettocht	1650	19	1
* Solo grandes aves			

Capítulo 18. Control de las especies invasoras

*Es el auténtico ostracismo de la rata, su exclusión del panteón
de los misterios de la naturaleza, lo que la hizo
atractiva para mí, porque plantea una pregunta:
¿quiénes somos nosotros para decidir qué es natural y qué no?*

Robert Sullivan (2005)

Ratas. Cuatro estaciones con los vecinos menos queridos de Nueva York.

Alba, Barcelona

Introducción

La introducción de especies foráneas es una forma de contaminación biológica (Usher 1988). Su llegada puede afectar negativamente a los organismos autóctonos y cambiar la estructura de los sistemas ecológicos en los que se integran, particularmente si se convierten en *especies clave* o *dominantes* (capítulo 8). Estas invasiones, que pueden ser accidentales o provocadas, han sido potenciadas por la globalización de nuestras relaciones comerciales y personales. Hoy somos capaces de viajar a las antípodas en pocas horas o remitir a miles de kilómetros. toneladas de madera, cereales o frutas. En este flujo, tanto más acelerado en cuanto mayor sea la población y el dinamismo comercial de las regiones consideradas, se mueven subrepticamente muchos organismos. ¿Quién puede impedir el viaje de una semilla agarrada a su zapato? ¿Quién pudo evitar la llegada a Nueva York de las ratas que estudiaba Robert Sullivan?

Exóticas vs. invasoras

Es interesante reflexionar sobre la frecuente subjetividad con la que a veces nos aproximamos a las especies exóticas. Si han llegado exánimes a una isla, agarrada a un tronco flotante y tras una penosa travesía, es fácil que seas consideradas unas campeonas de la supervivencia, un excelente ejemplo de la capacidad de la vida para ampliar sus fronteras. Pero si llegan en avión o en barco confortablemente instaladas, serán vistas como unas extrañas y, probablemente, tratadas como unas indeseables. Por ejemplo, la colonización de América por la garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*) en los años cincuenta del pasado siglo, tras sortear por sus propios

medios el Océano Atlántico, le ha dado una carta de naturaleza muy diferente a la de la cotorra argentina (*Myiopsitta monachus*) llegada a Europa de la mano de los traficantes de especies. Tampoco se considera que los millones de cabras, ovejas o vacas expandidas por el hombre, que han modelado buena parte de los paisajes que hoy observamos, sean invasoras cuando su impacto ha destruido y degradado el ambiente de forma apabullante. No condenamos el hecho, sino la forma de colonización, el hacerlo sin épica alguna y, lo que es peor, sin permiso.

Sin embargo, hay quien piensa que no debiera caerse en una particular forma de xenofobia al abordar con irritación sobredimensionada los problemas que puedan generarnos estos nuevos vecinos. Hay que analizarlos con naturalidad, admitiendo que son las avanzadillas de un nuevo orden planetario impulsado por nuestra propia expansión. Y que, desde estos planteamientos, debiéramos limitarnos a diagnosticar sus efectos y, si su llegada implica profundos cambios en la estructura de los ecosistemas y en la supervivencia de los organismos autóctonos, actuar en consecuencia (Simberloff 2010). En este contexto, es útil clasificar a las especies según su potencial invasor y efectos sobre las áreas afectadas. Richardson *et al.* (2000) definen como *especies exóticas* a todas las que son introducidas de forma accidental o involuntaria, aunque son frecuentes las introducciones voluntarias de especies de interés cinegético, pesquero o forestal. A su vez estas se dividen en tres grupos:

- *Especie exótica accidental*: aquella que crea pequeñas poblaciones que desaparecen seguidamente y que pueden mantenerse en un área gracias a periódicas introducciones.
- *Especie exótica naturalizada*: aquella que logra crear poblaciones permanentes que, sin embargo, no se expanden numérica y geográficamente.
- *Especie exótica invasora*: aquella que, tras llegar a un nuevo territorio, aumenta sus efectivos con rapidez y coloniza nuevas áreas. Pueden ser ino cuas, afectar a otras especies (competencia, depredación, introgresión genética, etc.) o transformar los sistemas ecológicos de las áreas ocupadas.

En realidad, la preocupación de las administraciones nacionales y de los organismos internacionales (la UICN tiene un activo Grupo de Especialistas en Especies Invasoras, <http://www.issg.org/>) se centra en el control de las *especies exóticas invasoras* que causan daños (artículo 8 del Convenio de Diversidad Biológica, Río 1992). Es decir, en aquellas que constituyen una amenaza para las especies autóctonas o los recursos económicos asociados al medio natural (Simberloff 2003). Digamos que no se persigue a quien llega de fuera si no a quien subvierte el orden establecido causando graves problemas ecológicos y económicos. Es la misma estrategia de control que se aplica a las *especies autóctonas* que invaden zonas próximas a sus localidades habituales produciendo daños. Y, por idénticos motivos conservacionistas, se puede proponer la introducción de una especie en un entorno ajeno (cuadro 18.1). Son las llamadas *introducciones benignas* (tabla 19.2).

Cuadro 18.1. Migraciones asistidas: cuando los conservacionistas proponen ciertas invasiones.

Muchas especies ocupan áreas muy pequeñas y vulnerables a las perturbaciones producidas por el hombre. El *cambio climático*, por ejemplo, está propiciando la reducción del área ocupada por ciertas especies norteadas o altimontanas que hoy viven acantonadas en determinados enclaves meridionales. Las condiciones ambientales típicas de estos ambientes se están desplazando hacia el norte, pero puede fallar la capacidad de estas especies para colonizarlos de forma natural y crear nuevas poblaciones a partir de sus magros efectivos y a través de un entorno muy transformado por la acción humana. Por lo tanto, la prevista evolución de las condiciones terminará en la extinción de estos organismos. Muchos conservacionistas opinan desde hace muchos años que no hacer nada es la peor de las soluciones en un mundo donde casi todo está alterado por la acción del hombre y sugieren trasladar poblaciones de las especies amenazadas a esos nuevos enclaves (Peters y Darling 1985, Griffith *et al.* 1989). Por ejemplo, Chris Thomas (2011) propone el carácter complementario de las de la península Ibérica y de las islas Británicas en un escenario de calentamiento global: mientras la primera tenderá a desertizarse, las segundas acentuarán sus rasgos más térmicos favoreciendo la instalación de ciertas especies meridionales amenazadas. Según este análisis, los sectores más meridionales y térmicos de las islas cuentan con excelentes poblaciones de conejos que facilitarían la introducción de lince ibérico (*Lynx pardinus*) y el águila imperial (*Aquila adalberti*), dos especies muy amenazadas. La detectada expansión de ciertas poblaciones de plantas nutricias favorecería el asentamiento de las mariposas *Polyommatus hispanus* y *Erebia triara*, de distribución montana en el sur. Y los ríos británicos seguirán manteniendo en el futuro condiciones adecuadas para el asentamiento de algunos representantes de la fauna acuática ibérica amenazada, como el desmán de los Pirineos (*Galemys pyrenaicus*) y muchos escarabajos acuáticos. Como es lógico, se trata de un tema muy debatido (Vilá y Hulme 2011) dado que, además de los problemas prácticos relacionados con la creación de estas nuevas poblaciones (capítulo 19), no se pueden obviar efectos imprevisibles y negativos (impacto sobre el sistema ecológico receptor o las especies presentes) similares a los producidos por otros organismos introducidos.

Una visión general de las especies invasoras

Un repaso al listado de las 100 especies invasoras más impactantes preparado por el Grupo de Especialistas de la UICN (Species Survival Commission 2000, Lowe *et al.* 2000) aporta algunas tendencias interesantes. En primer lugar y por lo que concierne al tipo de organismos implicados, son las plantas quienes ocupan el lugar más destacado (suponen el 35% de las especies más perjudiciales) por su capacidad para competir con la vegetación autóctona y, dada su frecuente condición de *especies dominantes*, tapizar grandes superficies de las áreas invadidas. Les siguen los mamíferos (15% de las especies), por su impacto sobre la vegetación

u otros animales, y los insectos (15%), por su devastador efecto sobre los sistemas ecológicos (este es el caso, por ejemplo, de las hormigas invasoras; cuadro 3.1). Pero esta evaluación puede cambiar según el área analizada y los criterios considerados (Vilà *et al.* 2010). En Europa, de acuerdo con la información provista por el proyecto DAISIE (www.europe-aliens.org), las especies con una mayor variedad de

Tabla 18.1. Algunas enfermedades procedentes de animales introducidos que han puesto en peligro la supervivencia de las poblaciones de vertebrados autóctonos (basado Tompkins y Wilson 1998 y Simberloff 2010).

Huesped	Región	Enfermedad/ agente	Fuente de infección
Carnero de las Rocosas (<i>Ovis canadensis</i>)	Norteamérica	Pasteurella y roñas (<i>Psoroptes</i>)	Ovejas domésticas
Licaón (<i>Lycaon pictus</i>)	Este de África	Rabia	Perros domésticos
Lobo de Simián (<i>Canis simensis</i>)	Etiopía	Moquillo y rabia	Perros domésticos
Zorro ártico (<i>Alopex lagopus</i>)	Islas Aleutianas	Sarna	Perros domésticos
Lobo marsupial (<i>Thylacinus cynocephalus</i>)	Tasmania	Moquillo	Perros domésticos
Cuervo de Hawái (<i>Corvus hawaiiensis</i>)	Hawái	Malaria (<i>Plasmodium</i>)	Aves introducidas
Gallo de las artemisas (<i>Tymphanuchus cupido</i>)	Norteamérica	Barro (<i>Histomonas, Heterakis</i>)	Pavos domésticos
Ánsar Indio (<i>Anser indicus</i>)	Asia central	Gripe aviar	Aves domésticas
Ungulados africanos	Sur de Africa	Peste bovina	Vacas
Cangrejo europeo (<i>Austropotamobius pallipes</i>)	Europa	<i>Aphanomyces astaci</i>	Cangrejos americanos (<i>Pacifastacus lenusculus, Procambarus clarkii</i>)
Anatidae (patos, etc)	Norteamérica	<i>Cyathocotyle bushiensis</i>	<i>Bithynia tentaculata</i>

impactos sobre los servicios ecosistémicos son ciertos vertebrados (*Branta canadensis*, *Cervus nippon*, *Myocastor coipus*, *Salvelinus fontinalis*...), seguidos de los invertebrados (*Dreissena polymorpha*, *Procambarus clarkii*, *Balanus improvisus*) y ciertas plantas (*Oxalis pes-caprae*) y algas (*Codium fragile*, *Undaria pinnatifolia*).

En segundo lugar, conviene fijarse en el papel de las enfermedades causadas por hongos, virus y protozoos, que pueden extenderse por todo el planeta con efectos catastróficos (tabla 18.1). Recordemos la expansión del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*, responsable de la *quitridiomicosis*, una enfermedad de la piel que ha hecho desaparecer a los anfibios de muchas partes del planeta; los efectos de la *afanomicosis*, producida por el hongo *Aphanomyces astaci* que ha dado al traste con muchas poblaciones del cangrejo de río europeo (*Austropotamobius pallipes*); o el desastroso impacto del hongo productor de la *grafiosis* (*Ceratocystis ulmi*) sobre las olmedas (*Ulmus* spp.) europeas y americanas.

Por último, es interesante constatar que el impacto de las invasiones depende tanto de las especies implicadas como de los sistemas ambientales que los reciben. Los conejos (*Oryctolagus cuniculus*; figura 18.1) forman parte de los ecosistemas mediterráneos de Europa donde desempeñan un papel importante en la dinámica de su vegetación y en las redes tróficas (por ejemplo, son la base alimentaria de muchos carnívoros, incluidos ciertos especialistas en esta presa como el lince ibérico *Lynx pardinus* o el águila imperial ibérica *Aquila adalberti*; cuadro 12.1). Pero cuando los colonos ingleses lo introdujeron en Australia, protagonizaron un auténtico descalabro económico y ambiental al arrasar pastos y cultivos. Sin embargo, los canguros (*Macropus rufogriseus*) asilvestrados en ciertos condados ingleses

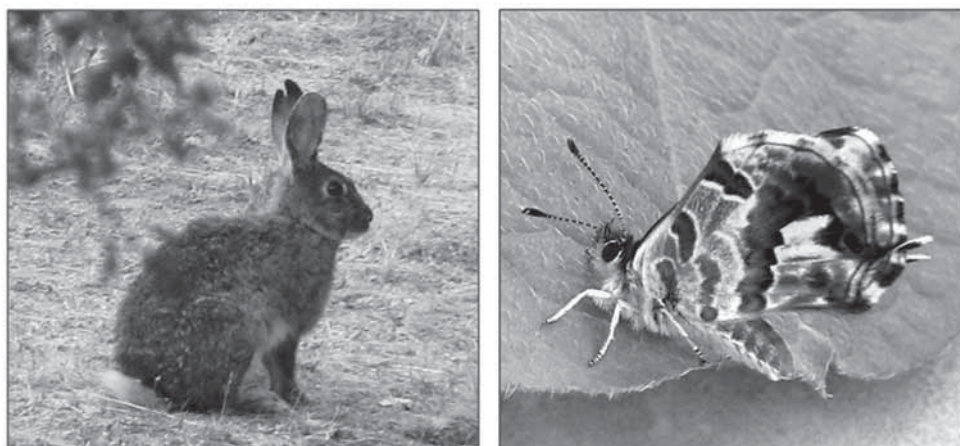


Figura 18.1. Especies invasoras. Izquierda. El conejo de monte europeo (*Oryctolagus cuniculus*) ha producido grandes destrozos al ser introducido en Australia en el siglo XIX. Derecha. La mariposa del geranio (*Cacyreus marshalli*) ha invadido Europa procedente de Sudáfrica produciendo graves daños a ciertas plantas.

han resultado inocuos. Hay, por lo tanto, ocasiones en las que la llegada de ciertas especies las convierte en célebres proscritas por su inesperado impacto sobre los sistemas que los reciben. Una apreciación que, por cierto, puede estar sesgada por nuestra corta escala temporal de percepción de los problemas de conservación (capítulo 4). ¿Quién sabe si las especies autóctonas no impactaron brutalmente sobre las áreas que hoy ocupan al colonizarlas hace miles de años?

Tabla 18.2. *Fases de gestión, procesos implicados y algunas preguntas útiles para diagnosticar el comportamiento invasor de las poblaciones introducidas (basado en Sakai et al. 2001).*

Fases de gestión	Proceso de invasión	Preguntas sobre la especie
Prevención	Rasgos de la especie	¿Sus rasgos biológicos predicen su potencial invasivo en el área de origen? ¿Qué factores geográficos, ambientales y socioeconómicos afectan a la frecuencia y abundancia en la emisión de sus propágulos?
	Transporte	¿Hay interacciones con el vector que afectan a su capacidad de expansión y que pudieran ser manejados para reducirla?
Erradicación	Establecimiento	¿Qué rasgos de los ambientes colonizados favorecen su instalación? ¿Hay momentos de su ciclo vital sensibles a la erradicación?
	Latencia	¿El periodo de latencia es el preludio de un crecimiento exponencial? ¿Se debe a problemas de colonización que serán sorteados por sucesivas oleadas de colonizadores? ¿Hay elementos para predecir su transición de <i>especie exótica naturalizada</i> a <i>especie exótica invasora</i> ?
	Expansión	¿Cómo afecta la reproducción y forma de dispersión a su capacidad de expansión? ¿Cual es su potencial para una evolución rápida que le permita encajar en nuevos ambientes? ¿La estructura del paisaje favorece (corredores) la dispersión de la especie? ¿Cómo afecta la actividad humana a este proceso?
Control	Impacto ecológico	¿Cual es su impacto sobre la biodiversidad y cómo puede ser medido? ¿Cuál es el efecto de las medidas de control?
	Impacto económico	¿Cual es su impacto económico y cómo puede ser medido? ¿Cuál es el costo del control?

Prevención

La capacidad de las especies para invadir un territorio depende de una combinación de circunstancias que actúan como filtros a diferentes escalas y que tienen que ver con los rasgos de los organismos implicados, con la accesibilidad de los territorios afectados y la organización de sus sistemas ecológicos. Y cada una de las fases de este proceso puede asociarse a una estrategia de gestión dirigida a paliar este problema (tabla 18.2).

La prevención es la forma más barata y efectiva de controlar a las especies invasoras. Consiste en realizar un diagnóstico sobre el riesgo de que invadan un territorio dado (Hobbs y Humphries 1995). Y este análisis ha de marcar las pautas de nuestra estrategia de acción en los centros de origen antes de que, ya invadidos, nos veamos obligados a controlar sus poblaciones. Puede predecirse la vulnerabilidad de ciertas regiones a la llegada de algunas especies analizando sus preferencias de hábitat en las áreas originarias para proyectarlas luego sobre los lugares que aún no han alcanzado (Peterson 2003). Se trata de mapear sobre el territorio candidato a la invasión aquellos rasgos que se asocian con su distribución en las áreas de origen (figura 13.4). Identificado el riesgo, es importante diseñar medidas de alerta temprana. Es decir, muestreos y pesquisas a la búsqueda de invasoras. Pero no es fácil controlar la llegada y el asentamiento inicial de las especies invasoras. Cualquier medida de prevención tendrá casi siempre unas claras connotaciones socioeconómicas. ¿Estamos dispuestos a aceptar los costos e incomodidades asociados al control de nuestros movimientos para evitar el transporte de estos organismos? ¿Somos capaces de fiscalizar exhaustivamente los desplazamientos intercontinentales de muchos millones de toneladas de mercancías al año?

Vulnerabilidad a las invasiones

La probabilidad de que un territorio dado sea ocupado por una especie invasora dependerá de tres factores interrelacionados: su accesibilidad a las oleadas de invasores, la capacidad de sus sistemas ecológicos para impedir su asentamiento y los rasgos de las especies invasoras.

Accesibilidad. Las especies se mueven de aquí para allá colonizando con fortuna desigual los lugares a los que acceden. Esto ha sido siempre así por lo que su distribución actual es el resultado de una pasada dinámica de colonización y extinciones. Así que, a la hora de diagnosticar la vulnerabilidad de un territorio a la llegada de especies alóctonas, será muy importante que analicemos nuestro papel en el tráfico voluntario o involuntario de los organismos analizados. Aquí

no se trata ya de estudiar la influencia de las corrientes marinas o de las cadenas de islas como vías propicias para la expansión de las especies, sino de considerar la dirección e intensidad de los flujos de personas y mercancías. Las conexiones a través de ferrocarriles y carreteras, los circuitos de los grandes buques comerciales o las áreas cubiertas por las compañías aéreas son los nuevos vectores de este proceso de *homogenización biológica*. Estas nuevas vías de expansión son fomentadas, además, por la creciente comercialización de plantas y animales de compañía procedentes de países tropicales que, por ser muy bio-diversos, ofrecen un espectacular catálogo de productos para los coleccionistas de todo el planeta. Dado que somos los principales responsables de este problema, no es difícil predecir que el número de especies invasoras en un territorio será directamente proporcional al crecimiento de su población humana y a su historia de relaciones comerciales con otros territorios. Por ejemplo, se ha observado que el número de plantas invasoras presentes en los parques nacionales de Norteamérica y Sudáfrica es directamente proporcional al número de personas que los visitan (Lonsdale 1999) y que el número de especies de peces y plantas exóticas en los estados de Norteamérica se asocia positivamente con el número de habitantes y el tiempo transcurrido desde su fundación, un indicador del momento en el que nace el flujo de conexiones comerciales con otros territorios (McKinney 2001).

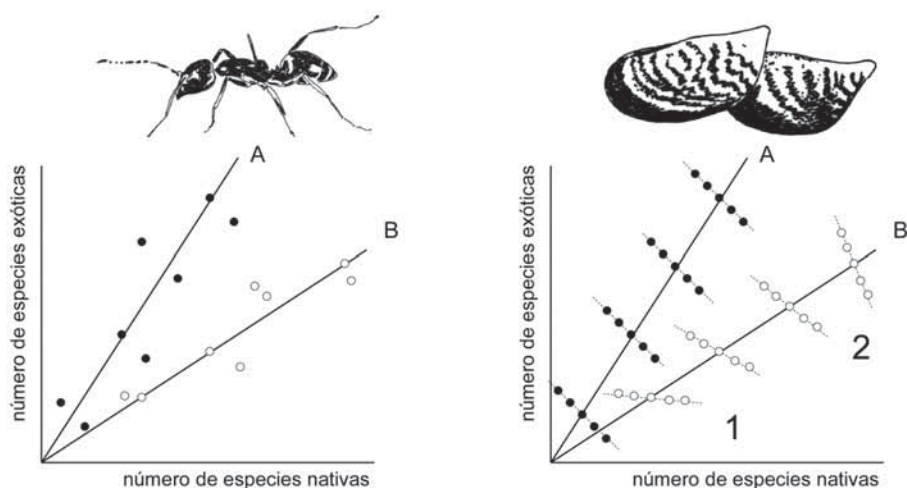


Figura 18.2. Relación entre el número de especies exóticas y nativas en dos regiones con diferente invasibilidad. *Izquierda.* Ciertos estudios han demostrado que las regiones con más especies nativas son las que albergan un mayor número de especies exóticas. *Derecha.* Sin embargo, dicho patrón puede encubrir otros patrones inversos. En la región A se observa como el aumento de la riqueza local de especies disminuye el número de especies exóticas instaladas con las que compiten. En B, sin embargo, hay localidades poco (1) o muy (2) capaces de frenar la invasión (Shea y Chesson 2002). Se representan dos invertebrados invasores: la hormiga argentina (*Linepithema humile*) y el mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*).

Características de los sistemas ecológicos. La llegada de una especie a un territorio no implica su instalación y expansión automáticas. En muchos casos, las condiciones de los sistemas ecológicos que las reciben les presentan tales problemas que fracasan en el empeño. En otros, tras un tiempo de latencia variable, o gracias a la llegada de sucesivas remesas de colonizadores, sus poblaciones se asientan y disparan sus efectivos. Esta diferente susceptibilidad de los ecosistemas a ser colonizados por especies foráneas recibe el nombre de *invasibilidad*. Se trata de un tema interesante que, además de tener un interés aplicado (¿Hay lugares más susceptibles al impacto de las especies invasoras?), constituye también uno de los elementos clave de la configuración y dinamismo de los ecosistemas en circunstancias naturales (Davis *et al.* 2005).

Tabla 18.3. Porcentaje de especies de vertebrados terrestres amenazadas que han sido afectadas negativamente por la presencia de especies introducidas en continentes e islas. La cifra entre paréntesis indica el número de especies afectadas (MacDonald *et al.* 1989).

	Total en continentes % (n)	Total en islas % (n)
Mamíferos	19,4 (283)	11,5 (61)
Aves	5,2 (250)	38,2 (144)
Reptiles	15,5 (84)	32,9 (76)
Anfibios	3,3 (30)	30,8 (13)
TOTAL	12,7 (647)	31,0 (294)

La hipótesis de la resistencia de las comunidades más diversificadas fue esbozada por primera vez por Charles Elton (1958) en su célebre libro “The ecology of invasions by animals and plants”. Allí mantenía que las especies recién llegadas tienen mayores dificultades para integrarse donde haya muchas otras con las que solapan su nicho y compiten por los recursos. Estas situaciones pueden sortearse con más facilidad en los lugares pobres en especies, como las islas (tabla 18.3). De hecho, en ellas se encuentran los ejemplos más dramáticos de la irrupción destructiva de las formas foráneas. Un caso célebre es el de la serpiente *Boiga irregularis*, gran especialista en el consumo de aves, que fue introducida accidentalmente en las islas Marianas durante la Segunda Guerra Mundial. Su entrada produjo un rosario de extinciones en las aves endémicas de este archipiélago donde las serpientes eran desconocidas y las presas no estaban preparadas para evitarlas. Pero esta teoría del efecto de la competencia entre especies, avalada por diferentes estudios (Kennedy *et al.* 2002), no siempre se ajusta a lo observado. En particular, si pretendemos usarla para generalizar la

idea de que los lugares con más especies son los menos vulnerables. Se ha visto que las regiones con más especies de plantas nativas son los que también tienen más especies invasoras (Lonsdale 1999, Stohlgren *et al.* 2003). Pero este patrón puede responder a un efecto de nuestra escala de análisis, pues siempre habrá más especies de todo tipo (autóctonas y alóctonas) en las áreas hiper-diversas (figura 18.2).

La *hipótesis de la disponibilidad de recursos* defiende la primacía de este rasgo ecosistémico como modulador de la instalación de nuevas especies (Davis *et al.* 2000). De hecho, pudiera entenderse como una hipótesis complementaria a la de la resistencia de las comunidades diversificadas. Los organismos invasores tienen sus particulares requerimientos (alimento, refugio, etc.) por lo que su habilidad para penetrar y asentarse se relacionará con la adecuación ambiental y disponibilidad de los recursos necesarios para generar y mantener sus poblaciones. Esto dependerá de la intensidad y eficacia con que estén siendo utilizados por los organismos autóctonos pues pueden haberlos copado dejando pocas opciones para la instalación de los recién llegados (Davis 2003). Pero en donde esto no ocurra habrá huecos útiles para las especies invasoras independientemente del número de formas autóctonas presentes.

Aunque es posible que a igualdad de recursos las comunidades con más especies sean menos vulnerables, tampoco hay por qué asumir que esas situaciones se mantienen en el tiempo. Estos desajustes se dan con más frecuencia en aquellos lugares donde el *régimen de perturbaciones* favorece las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos. Esto genera hábitats útiles para la instalación, aunque

Tabla 18.3. *Algunos rasgos de las especies de vertebrados y plantas que favorecen su éxito como invasoras* (Tomiuk y Loeschcke 1993).

Plantas	Animales
Gran capacidad para germinar en condiciones muy diversas	Gran amplitud de hábitat
Producción de muchas semillas de fácil dispersión	Muchos individuos en la población fundadora
Crecimiento rápido	Reproducción temprana
Propagación vegetativa	Hembras con gran capacidad colonizadora
Gran capacidad competitiva con las especies autóctonas equivalentes	Gran capacidad competitiva con las especies autóctonas equivalentes
Asociada al hombre y los hábitats que propaga	Asociada al hombre y los hábitats que propaga

sea coyuntural, de nuevas especies. Recordemos que esta visión es similar a la *hipótesis de la perturbación intermedia* esbozada para explicar la riqueza de especies en una región dada (capítulo 7). Desde este planteamiento, no hay que perder de vista la vulnerabilidad de muchos de los ambientes creados por el hombre, como los campos de cultivo y las áreas urbanas (Lonsdale 1999). Tras la erradicación de las comunidades de especies originarias con sus complejas tramas de interacciones, se generan ambientes simplificados, fuertemente manipulados (campos labrados, desmontes, etc.) y muy productivos (por la inyección de energía y agua) al servicio de cualquier especie preadaptada a su explotación. El plumero de la pampa (*Cortaderia selloana*), por ejemplo, se ha expandido por el mundo gracias a su capacidad para ocupar rápidamente escombreras y otros terrenos removidos al construir edificios, vías de ferrocarril o carreteras.

Características de las especies y poblaciones implicadas. Además de las características de los ecosistemas ocupados, el éxito de una invasión está también determinado por los rasgos demográficos y biológicos de las especies invasoras (tabla 18.3). No todas ellas son iguales y, por lo tanto, difieren en su habilidad para medrar en los nuevos territorios. Aquellas con altas tasas de crecimiento, facilidad para la propagación, gran amplitud de hábitat y/o preadaptadas a los ambientes creados por el hombre, serán las que lo hagan con más éxito tras las perturbaciones (son las especializadas en aprovechar la fase de reorganización y explotación de los ecosistemas tras una perturbación; figura 3.1). Muchos de estos organismos están adaptados al uso de recursos imprevisibles y explosivos, por lo que sus poblaciones son capaces de estallar literalmente en los ambientes vírgenes que los reciban. En otros casos, el éxito puede deberse a matices menos evidentes. Por ejemplo, un estudio de 646 introducciones de aves realizadas en diferentes lugares del planeta demostró que tenían más éxito las protagonizadas por las especies con mayores cerebros. Esto apoyaba la hipótesis de que la mayor capacidad encefálica ayuda a las especies a manejar mejor situaciones novedosas y, por lo tanto, a prosperar con más facilidad en los nuevos ambientes (Sol *et al.* 2005). En otras ocasiones, pueden ser los rasgos de las poblaciones implicadas los que también contribuyan al éxito de la colonización. Estudios con la planta *Arabidopsis thaliana* han demostrado que la variabilidad genética de las poblaciones implicadas aumentan el éxito de su colonización de nuevos enclaves, medido en términos de tasas de germinación, producción de biomasa, floración y reproducción (Crawford y Whitney 2010).

En resumen, no es fácil predecir el resultado final de estas interacciones entre los sistemas ambientales y las especies que los invaden sin hacer un diagnóstico de cada caso. La *resiliencia* del sistema ecológico ante la invasión dependerá de sus rasgos y de las características de la especie invasora.



Calandrinia galapagosa



Rubus niveus



Psidium guajava

Figura 18.3. *Invasión en islas.* La flora de las islas Galápagos ha sufrido un sinfín de agresiones derivadas de su colonización por plantas dispersadas por sus aves autóctonas (como la zarzamora *Rubus niveus*) o por el ganado introducido (como la guayaba *Psidium guajava*). Por el contrario, la presión de estos mismos animales domésticos ha conducido a la planta endémica *Calandrinia galapagosa* a una situación crítica. Para protegerla, se han vallado sus últimas poblaciones.

Tabla 18.4. *Requerimientos para un programa de control exitoso de especies invasoras (Myers et al. 2000)*

1. Recursos económicos suficientes para llevarlo a buen fin.
2. Buena organización administrativa, con líneas de mando claras a las que deben someterse otros intereses.
3. La biología de las especies ha de ser susceptible a las técnicas de control disponibles
4. Se han de poder controlar las reinvasiones.
5. La especie objeto de control ha de ser detectable incluso a bajas densidades, para evitar que pase desapercibida al reducirse a unos pocos individuos capaces de recuperar el terreno perdido.
6. Si la especie eliminada tiene un papel clave en la comunidad ocupada, se han de diseñar técnicas de restauración adecuadas al problema suscitado por su erradicación.

Programa de control

Una vez producida la invasión, al igual que ocurre con cualquier plaga agrícola o urbana, el desarrollo de un programa de control requiere voluntad, recursos, tiempo y la colaboración de todos los estamentos implicados (autoridades, propietarios de las áreas afectadas, etc.; tabla 18.4). Dicho programa puede plantear diferentes objetivos, aunque el más obvio consiste en disminuir la *capacidad de carga* (k) del medio que ha recibido la plaga mediante la modificación de algún rasgo que la perjudique. Pero esta estrategia puede ser inviable si el “vacío” que ha ocupado la especie es un rasgo esencial del sistema ecológico a preservar, o es el resultado de una actividad imprescindible para nosotros. Por eso, el control de estos organismos consistirá en favorecer a sus enemigos o intentar bloquear su acceso a determinados lugares o recursos en los momentos más críticos de su ciclo vital. Y, de no ser suficiente, en reducir sus efectivos mediante capturas superiores a la capacidad de reposición de sus poblaciones (capítulo 11). Para controlarlas se dispone, en cualquier caso, de una batería de estrategias complementarias:



Figura. 18.3. El Kea (*Nestor notabilis*) es un loro (orden Psittaciformes) endémico de la isla Sur de Nueva Zelanda. Fue muy perseguido por los granjeros y hoy afronta la competencia con el ganado y los herbívoros introducidos, así como la depredación directa por ciertos carnívoros llegados de la mano del hombre. Esta reducción puede afectar a su papel en la dispersión de las plantas alpinas de la isla dado que, tras ingerir los frutos, dispersa más semillas y más especies que el resto de la comunidad de aves en su conjunto (Young *et al.* 2011). Está considerado como una especie vulnerable por la UICN.

Erradicación. Es la reducción de una población hasta hacerla desaparecer. Esto es factible en aquellos lugares (por ejemplo, islas) donde la extensión del territorio es lo suficientemente reducida como para localizar y eliminar a la totalidad de los individuos objeto de control. Las poblaciones de gatos domésticos, reputados consumidores de reptiles y aves en ambientes insulares, han sido erradicados en muchas islas de menos de 3 km², pero las dificultades aumentan a partir de este tamaño, siendo difícil conseguirlo en islas por encima de los 20 km² (Nogales *et al.* 2003). En otras circunstancias puede aplicarse en las fases iniciales de una invasión, cuando la población es todavía pequeña y está restringida a un área manejable.

Cuadro 18.2. Control de especies invasoras en Nueva Zelanda.

El archipiélago de Nueva Zelanda tiene serios problemas de conservación (Saunders y Norton 2001) producidos por las sucesivas llegadas de los colonizadores polinesios y europeos. Ambos eventos produjeron, además de la temprana extinción de las moas (las grandes aves no voladoras del orden Dinornithiformes), la desaparición de los bosques de llanura y la pérdida del 90% de los humedales. Desde entonces, muchas plantas autóctonas se han visto amenazadas por la presión de las cabras (*Capra hircus*), los ciervos (*Cervus elaphus*) o ciertos marsupiales (*Trichosurus vulpecula*) introducidos. También la fauna originaria ha sido reducida por ciertos depredadores domésticos, como las ratas (*Rattus* spp.), comadrejas (*Mustela* spp.) y gatos domésticos (*Felis catus*). Hoy hay cerca de un millar de especies de hongos, plantas y animales en peligro de extinción y comunidades enteras gravemente amenazadas. Este es el caso de las aves terrestres, donde han desaparecido ya la mitad de sus formas endémicas (figura 18.3). La creación de parques y reservas no ha podido paliar este declive por haber sido seleccionadas con criterios más estéticos que biológicos. Todo esto ha conducido a la naturaleza neozelandesa a una situación de “colapso ecológico”. Para intentar atenuar este desastre, las autoridades neozelandesas decidieron restaurar las condiciones naturales en parte de algunos de los islotes que rodean a las islas centrales (islas Norte y Sur). La idea consiste en erradicar a las especies exóticas de ciertos lugares para ser luego utilizados como áreas seguras donde introducir especies endémicas amenazadas. En 1995 iniciaron un programa dirigido a recuperar seis islas de vegetación autóctona (con tamaños que oscilan entre las 117 ha y las 6.000 ha). Los objetivos incluían la recuperación de la vegetación degradada y la mejora de la situación demográfica de una serie de plantas y animales amenazados. Se redujeron las poblaciones de zarigüeyas, roedores, cabras, vacas, avispa (*Vespula* spp.) y hiedras (*Hedera vulgaris*). Los resultados han sido satisfactorios pues varias especies de aves amenazadas (*Nestor meridionalis*, *Callaeas cinerea*, *Hemiphaga novaeseelandiae*) aumentaron sus efectivos al igual que muchas plantas endémicas (como los muérdagos *Alepis flavida* y *Peraxilla tetrapetala*). Pero, pese a lo esperanzador de estas experiencias, los propios promotores reconocen la existencia de dificultades. A diferencia de lo que ocurre en las islas menores, es imposible evitar la entrada de invasores en las zonas protegidas de las islas mayores lo que implica una gestión permanente y costosa.

Reducción de la velocidad de expansión. Consiste en la instalación de barreras para proteger enclaves especialmente valiosos. Esta solución se ha aplicado en Nueva Zelanda, unas islas muy castigadas por los efectos de las especies invasoras donde se ha seguido la estrategia de “crear islas dentro de las islas” (cuadro 18.2). Así se ha intentado garantizar la existencia de una serie de refugios blindados para las especies autóctonas. Dichos refugios se establecieron aprovechando barreras naturales (ríos, montañas, perímetros costeros...) que son reforzadas por un vallado adecuado en los puntos de conexión con el resto del territorio (Saunders y Norton 2001).

Control numérico. Es la reducción rutinaria de los efectivos de la especie invasora a través de una combinación de técnicas. Se trata de la solución habitual cuando la erradicación es inviable, algo que normalmente ocurre cuando se trabaja en territorios muy grandes. Su reducción numérica hace difícilmente detectables los últimos restos de sus poblaciones por lo que, pasado un tiempo, vuelven a repuntar. El control puede implicar la recolección, tala o envenenamiento de una parte de sus efectivos y/o la realización de ciertas intervenciones puntuales que puedan perjudicarla. A veces, también se intenta su *control biológico*. Es decir, la introducción de los enemigos naturales que controlan a la especie invasora. En las islas Galápagos, por ejemplo, se ha utilizado al coccinélido *Rodolia cardinalis* (O. Coleoptera) para controlar la plaga del homóptero introducido *Icerya purchasi*.

Seguimiento del proceso

Tras la perturbación producida por la llegada de una especie invasora, los sistemas ecológicos suelen adaptarse a la nueva situación tras un proceso de ajuste más o menos traumático. Por lo tanto, un programa de eliminación o control de especies exóticas debiera considerarse una nueva perturbación que, independientemente de su intención por revertir las cosas hacia un estado más natural, puede conducirnos a situaciones indeseadas. Por eso, no siempre es la mejor de las soluciones.

Hay una serie de casos donde se han destacado los negativos efectos colaterales de la desaparición de las invasoras por ocupar papeles interesantes en las *redes ecológicas* de los lugares invadidos. La eliminación de vacas y ovejas en la isla de Santa Cruz (islas Galápagos) produjo, por ejemplo, la expansión de ciertas plantas invasoras que controlaban (*Foeniculum vulgare*, *Centaurea solstitialis*, etc.); la desaparición de los tarayes (*Tamarix* spp.) introducidos en Texas pondría en peligro la delicada situación de *Empidonax trillii extimus*, un ave amenazada que los usa para nidificar; la erradicación de *Clethra arborea*, una planta europea

introducida en las islas Azores, privaría del mejor alimento invernal al ave endémica *Pyrrhula murina*; etc. Incluso la propia desaparición de los gatos asentados en ciertas islas, donde ponen en peligro la supervivencia de las aves marinas, podría generar un problema aún mayor si esto permite el aumento de las ratas (reputadas consumidoras de huevos y pollos).

En resumen, la eliminación de una especie exótica debiera ir acompañada de una evaluación de sus consecuencias y, una vez decidida una determinada intervención, ha de diseñarse un plan de seguimiento. Nuevamente, nuestra intervención ha de ser concebida como un experimento que gestionaremos desde la perspectiva del *manejo adaptativo* (capítulo 1).

Capítulo 19. Conservación *ex situ* y reintroducciones

Entre esta muralla y la otra interior de la que os he hablado anteriormente hay praderas y árboles y muchas especies de salvajina, es decir, ciervos blancos, corzos y gamos, animales que producen almizcle, ardillas, armiños y otros hermosos animales.

Marco Polo (1298)
Libro de las Maravillas.
Anaya, 1984, Madrid

Introducción

En el pasado, muchos reyes y nobles gustaban de rodearse de parques en los que mantenían animales de origen dispar. Algunos de estos zoológicos han pasado a la historia de la mano de viajeros y exploradores, como el que describía Marco Polo tras su visita a la corte del Gran Khan. Otros han alcanzado la fama por su transcendente papel en la conservación de algunas especies desaparecidas de su entorno natural. Los ciervos del padre David (*Elaphurus davidianus*) y los bisontes europeos (*Bison bonasus*) son, por ejemplo, dos especies que han llegado hasta nuestros días gracias a los rebaños particulares de los monarcas chinos y rusos. Las colecciones de plantas vivas tienen una historia menos conocida aunque el primer jardín botánico moderno parece haberse creado en la ciudad italiana de Padua en 1545. Su objetivo era conservar la variedad de plantas recolectadas por sus comerciantes en los lejanos países que visitaban (Jeffries 2005).

A partir del siglo XIX, zoológicos y jardines botánicos adoptan formas más populares y educativas, aunque siguen siendo meros expositores de especies. En unos casos, se trata de empresas con objetivos lúdicos o comerciales desvinculadas del mundo de la conservación. En otros, son avalados por instituciones públicas o sociedades científicas más proclives a comprometerse con el estudio o la protección de la naturaleza. Este sería el caso de la mayor parte de los jardines botánicos y de determinados zoológicos, como los gestionados por las sociedades zoológicas de Londres o de Nueva York. En las últimas décadas del siglo XX se hace evidente la utilidad de estas empresas e instituciones en el cuidado y reposición de las especies amenazadas. Comienza a legislarse sobre su papel y obligaciones en el campo de la conservación y, poco a poco, abren sus objetivos a esta nueva realidad. También se crean centros específicos dedicados a la conservación

ex situ de especies amenazadas o a la preservación de sus propágulos. Hoy se calcula que hay unos 10.000 parques zoológicos y unos 1.500 jardines botánicos (Jeffries 2005) responsables del mantenimiento de especies que, en algunos casos, han desaparecido de la naturaleza (tabla 19.1). Su distribución geográfica es muy desigual, en particular si se compara con la de los enclaves donde las especies necesitan más protección. Por ejemplo, la distribución geográfica de los jardines botánicos en Europa es inversa a la distribución de las plantas amenazadas en este subcontinente. Se concentran en Alemania, Reino Unido, Francia y Holanda pero no en Grecia, España o Albania que son los países con más especies amenazadas (Maunder *et al.* 2001).

Tabla 19.1. Conservación *ex situ* de plantas amenazadas. Algunas especies de plantas europeas que, tras perder sus poblaciones silvestres, han sobrevivido en jardines botánicos o bancos de germoplasma (Maunder *et al.* 2001).

Especie (Familia)	País de origen	Número de jardines
<i>Betula szaferi</i> (Betulaceae)	Polonia	1
<i>Bromus bromoideus</i> (Poaceae)	Francia y Bélgica	≤5
<i>Bromus interruptus</i> (Poaceae)	Reino Unido	≤5
<i>Cochlearia polonica</i> (Brassicaceae)	Polonia	≤5
<i>Coincya pseudercuistrum</i> spp <i>puberula</i> (Brassicaceae)	España	≤5
<i>Diploaxis siettiana</i> (Brassicaceae)	España	≤5
<i>Lysimachia minoricensis</i> (Primulaceae)	España	30-50
<i>Myosotis ruscinonensis</i> (Boraginaceae)	Francia	≤5
<i>Tulipa sprengeri</i> (Liliaceae)	Turquía	30-50

Conservación *ex situ*

A muchos nos preocupa la idea de mantener poblaciones cautivas o de conservar en recipientes unos propágulos capaces de producir nuevos individuos en el futuro. Esta inquietud, que en nada empaña un apoyo explícito al uso conservacionista de los zoológicos, jardines botánicos o bancos de germoplasma, nace de la necesidad de considerarlos un instrumento al servicio de la conservación de las especies en su medio natural. Después de todo, y siguiendo un *mantra* del ideario conservacionista, no sólo se protege a las especies por sí mismas sino por

el interés de conservar los sistemas ecológicos que las mantienen. En este mismo contexto, es también inquietante que ciertas iniciativas surgidas al amparo del desarrollo de técnicas embriológicas avanzadas, muy útiles en situaciones extremas, puedan servir como coartada para relativizar la importancia de la desaparición de las especies ante la expectativa de futuros proyectos de tipo “Parque Jurásico”. Por eso, deben plantearse como un medio y no un fin que, a través de una sucesión de plazos programados, termine por revertir la delicada situación de las especies gestionadas (Snyder *et al.* 1996).

Si la protección de las poblaciones en sus lugares de origen recibe el nombre de conservación *in situ*, la retirada de una parte de sus efectivos para ser conservados en cautividad recibe el nombre de conservación *ex situ*. Su objetivo es garantizar la supervivencia controlada de individuos cautivos para reintroducirlos finalmente en aquellos lugares donde la especie fue exterminada. También se usan para reforzar los efectivos de pequeñas poblaciones silvestres acantonadas en parques o fragmentos de hábitat incomunicados (tabla 19.2). Incluso hay casos en los que pueden ser introducidas en áreas donde nunca existieron si se cumplen unas determinadas condiciones. La UICN las denomina *introducciones benignas* porque, pese a tratarse de la expansión voluntaria de formas exóticas, buscan garantizar la supervivencia de aquellos organismos que han perdido su hábitat originario (UICN 2003; cuadro 18.1).

Tabla 19.2. Tipos de traslado de individuos por el hombre según la UICN (1998).

Reintroducción: un intento para establecer una especie en un área que fue en algún momento parte de su distribución histórica, pero de la cual ha sido extirpada o de la cual se extinguió.

Desplazamiento: movimiento, deliberado y provocado, de individuos silvestres a una población existente de la misma especie.

Reforzamiento (o suplemento): adición de individuos a una población existente de la misma especie.

Introducción benigna: un intento para establecer una especie con el propósito de conservarla fuera de su área de distribución registrada pero dentro de un hábitat y área geográfica apropiada. Esta es una herramienta de conservación factible solo cuando no existen áreas adecuadas dentro de la distribución histórica de la especie.

Cría en cautividad: ideas básicas

La conservación *ex situ* forma parte de una estrategia dirigida a recuperar las poblaciones de organismos en su medio natural. Fuera de este planteamiento,



Figura 19.1. *Conservación ex situ de un gran mamífero.* Gacelas dama (*Gazella dama mhorri*) en el Parque de Rescate de la Fauna Sahariana de Almería (España). Su área de distribución natural se extendía por el Sahara Occidental, desde el sur de Marruecos hasta Senegal. La causa principal de su declive ha sido la presión cinegética y la degradación y fragmentación de su hábitat. El objetivo final de este centro es introducir las en sus áreas de origen a medida que las condiciones lo permitan. Estudios realizados con los *studbooks* de esta y otras gacelas objeto del programa de cría (*Gazella dorcas* y *Gazella cuvieri*) han revelado que la endogamia es uno de los principales problemas relacionados con su supervivencia en cautividad (Cassinello 2005).

estaremos hablando de puro coleccionismo o de una actividad empresarial dirigida a la producción de especies comerciales. Esta puede ser positiva si la producción y comercialización de ciertas especies amenazadas o en declive contribuye a disminuir la presión extractiva sobre sus poblaciones salvajes. En cualquier caso, desde una perspectiva estrictamente conservacionista, es importante considerar los siguientes aspectos básicos a la hora de embarcarse en un programa de este tipo (Snyder *et al.* 1996):

Conservación del hábitat. Aunque la cría *ex situ* puede ser la única posibilidad de abordar la conservación de una especie en situación desesperada, hay que evitar que sea la única alternativa. Por esta razón, es esencial preocuparse por preservar el territorio sobre el que, en un futuro, se reintroducirán los individuos criados en cautividad. Esto implica eliminar las causas que en su día produjeron el declive o extinción de la especie con el fin de que no vuelvan a actuar en el momento de la reintroducción. La conservación *ex situ* perdería su sentido si no se trabajase paralelamente en las actividades más convencionales de la conservación *in situ*.

Cuándo iniciarla. Es importante iniciar la conservación *ex situ* antes de que las poblaciones salvajes estén depauperadas. De esta forma, se intenta disminuir el impacto negativo de nuestras propias capturas sobre las poblaciones salvajes y se

favorece la selección de una muestra variada de individuos con los que evitar la uniformidad genética de los fundadores. Otra opción es revisar el estado de las poblaciones ya cautivas con el objeto de ver si hay suficientes individuos para iniciar el proyecto sin recurrir a las poblaciones salvajes (tabla 19.2). Sin embargo, hay que ser muy cuidadosos en este punto. Es frecuente que se desconozca su origen y que sean el resultado de la hibridación entre poblaciones diferenciadas genéticamente. Para evitar estos problemas, algunas especies conservadas *ex situ* cuentan con registros internacionales (*studbooks*) donde, bajo la supervisión de un experto, se traza el origen, genealogía e historia de cada uno de los individuos (figura 19.1).

Tamaño de la población cautiva. Se debe hacer una previsión de nuestros objetivos conservacionistas a medio plazo. Esto implica un cálculo del tiempo que nos llevará conseguir una población cautiva capaz de producir individuos con

Tabla 19.2. *Tamaños de poblaciones a partir de las cuales se han iniciado programas de conservación ex situ. Se ha calculado, con la ecuación 15.2, la variabilidad genética retenida por cada población en el supuesto de que sus individuos no tengan relación familiar alguna (Frankham et al. 2002). Se indican también los efectivos de dichas especies en la red ISIS (Internacional Species Information System, www.isis.org), una organización internacional de parques zoológicos que gestiona la información de 2 millones de animales pertenecientes a 10.000 especies. La disponibilidad de recién nacidos es una muestra de la capacidad de estas especies para plantear programas de reintroducción o reforzamiento en sus hábitats naturales.*

Especie	Población inicial	Variabilidad genética retenida (%)	Numero de adultos (2010).	Recién nacidos
Órix de Arabia (<i>Oryx leucorys</i>)	10	95,0	738	56
Turón de patas negras (<i>Mustela nigripes</i>)	7	92,9	212	21
Bisonte europeo (<i>Bison bonasus</i>)	13	96,2	316	15
Rinoceronte indio (<i>Rhinoceros unicornis</i>)	17	97,1	143	2
Ciervo del padre David (<i>Elaphurus davidianus</i>)	~5	90,0	466	26
Caballo de Przewalski (<i>Equus caballus przewalski</i>)	12	95,8	396	25
Pantera nebulosa (<i>Neofelis nebulosa</i>)	7	92,9	207	10

los que iniciar las reintroducciones en los hábitats originarios. Estos cálculos dependen de las tasas de reclutamiento anual y del tamaño de las poblaciones iniciales, cuyos efectivos han de establecerse pensando en la necesidad de preservar su potencial evolutivo. Frankham *et al.* (2004) han recomendado mantener el 90% de la diversidad genética inicial de las poblaciones cautivas durante 100 años. Algunos piensan que en este tiempo se estabilizará la población humana y se acentuará el abandono de los sectores menos productivos propiciando la recuperación de los hábitats de muchas especies hoy amenazadas. Si aplicamos estos valores ($H_t/H_o=90$) a la ecuación 15.2, considerando $t=100$ años por implicar a especies que crían anualmente, obtendremos un $N_e=475$ individuos, población teórica de una especie imaginaria cuyos individuos se reproducen entre sí cada año sin sesgos ni trabas para intercambiar libremente su información genética.

Gestión de poblaciones reducidas. Por causa de las limitaciones económicas y logísticas, o por la propia escasez de individuos, se corre el peligro de que las poblaciones cautivas sean demasiado pequeñas (tabla 19.2). Esto puede implicar un *cuello de botella* más o menos persistente (con sus secuelas de pérdida de variabilidad genética), el fomento de la endogamia (figura 19.1) o la desigual parti-

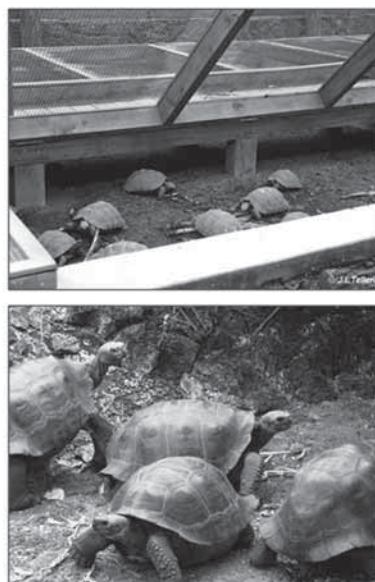
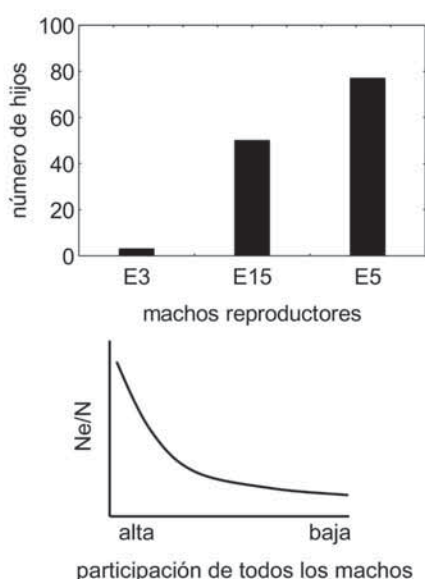


Figura 19.2. Contribución diferencial de los individuos reproductores en un programa de cría ex situ. Las grandes tortugas de las islas Galápagos (*Chelonoidis nigra*), fueron esquilmas por piratas, balleneros y comerciantes. Para reponer la población de la isla Española se inició un programa de reforzamiento numérico a partir de individuos nacidos en cautividad. Sin embargo, un estudio genético demostró la desigual contribución genética de los tres machos utilizados como reproductores ya que uno de ellos (E5) era el padre de más de la mitad de los animales nacidos en cautividad. Esto podría haberse evitado controlando la reproducción de cada macho (Milinkovitch *et al.* 2004).

cipación de los individuos reproductores (figura 19.2). es decir, se deben gestionar sus cruces para que no se pierda la información genética retenida (figura 19.2). Una ventaja que presentan las poblaciones cautivas es que podemos controlar su reproducción, lo que nos permite maximizar la relación N_e/N (figura 19.3). Recordemos que, desde la perspectiva de la conservación de la diversidad genética, esta relación suele ser de un 10% por causa de la desigual contribución entre

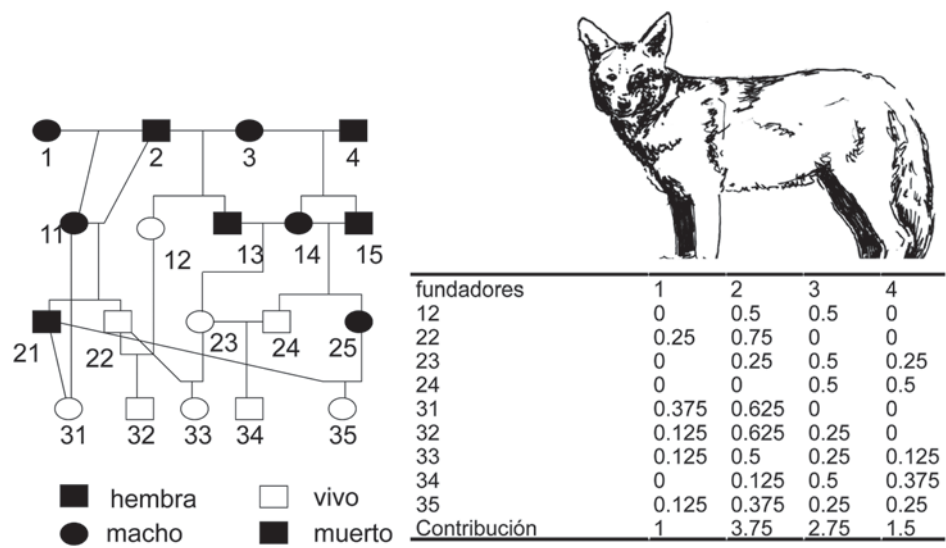


Figura. 19.3. Importancia del fundador. Cálculo de la contribución genética de los cuatro fundadores de una población cautiva de lobos rojos (*Canis rufus*). Como puede verse en la tabla, el macho 1 está poco representado mientras que la hembra 2 ha adquirido un protagonismo excesivo (Tonkyn 1993).

Cuadro 19.1. Algunas estrategias de manejo genético de poblaciones cautivas.

El objetivo del manejo genético de una población cautiva es preservar toda la variabilidad genética aportada por los individuos fundadores (Frankham *et al.* 2002). Esto implica utilizar alguna estrategia que dirija los cruces con el objeto de evitar que se pierda información genética. La primera medida que se utilizó con este objetivo fue el *coeficiente de importancia del fundador*. Este trata de medir la contribución de los individuos fundadores mediante un estudio de sus relaciones familiares (figura 19.3). Sin embargo, este método presenta el problema de mantener y no maximizar la diversidad genética de la población fundadora. Es decir, los alelos más representados lo seguirán estando y los menos frecuentes correrán el riesgo de desaparecer. Por eso hoy, aprovechando la posibilidad de evaluar las relaciones de parentesco entre individuos mediante técnicas moleculares, se utilizan otras estrategias, como el *parentesco medio*. De esta forma, los individuos con muchos familiares próximos tendrán muchos alelos comunes por lo que serán menos prioritarios que los menos emparentados.

sexos, varianza reproductiva, etc. (capítulo 15). Pero una gestión cuidadosa de un programa de cría en cautividad puede sortear estos problemas alcanzando relaciones que se aproximen al 30% si se favorece la participación de muchos individuos (Frankham *et al.* 2004). También se pueden utilizar otras técnicas de reproducción artificial (bancos de gametos, inseminación artificial, etc.) para recuperar la información genética de individuos ya desaparecidos (Frankham 1995b, Holt y Pickard 1999, Engelmann y Engels 2002).

Enfermedades. Las poblaciones cautivas que viven en instalaciones con frecuentes trasiegos de individuos procedentes de orígenes dispares pueden sufrir el riesgo adicional de contraer determinadas *enfermedades infecciosas* (como la encefalitis, herpes, coccidiosis, tuberculosis, viruela, toxoplasmosis o clamidiosis en el caso de los animales) en un mundo cada vez más vulnerable a sus efectos (Snyder *et al.* 1996, Smith *et al.* 2009).

Domesticación. Finalmente, está el riesgo de la domesticación de los individuos por la selección de ciertos rasgos útiles en la vida cautiva que pudieran resultar inconvenientes para su futura vida en libertad (Snyder *et al.* 1998). Tras varias generaciones, la progenie de las poblaciones iniciales puede haber modificado su comportamiento, incluso su morfología, por una selección inconsciente de aquellos reproductores más tratables o prolíficos. Puede darse la cría asistida de individuos malformados que morirían en condiciones naturales y, en el caso de ciertos animales, la influencia de su relación con los cuidadores pudiera llevarlos a descuidar el comportamiento de defensa o escape. No ha de extrañarnos, por lo tanto, que en una reintroducción o reforzamiento sobrevivan peor los animales de estos programas de cría que los procedentes de poblaciones salvajes (tabla 19.4).

Costo económico. La conservación *ex situ* de muchos individuos de ciertas especies puede implicar una considerable inversión económica que, en la mayor parte de los casos, ha de ser mantenida durante muchos años. Esta se dispara si hay que manejar organismos delicados por las condiciones ambientales en las que viven; si son de gran tamaño por requerir grandes instalaciones o si son reproductores tardíos (como muchos grandes animales) por lo que hay que esperar años hasta que comienzan a producir nuevos individuos. Por eso, es importante reconocer que el mantenimiento en cautividad de ciertas especies puede tener costos superiores a su conservación en áreas reservadas bien controladas de sus hábitats originarios (capítulo 16). Dados los elevados costos de la conservación *ex situ* de los grandes animales, se suele abordar mediante el concurso de diversos zoológicos y centros de recuperación que coordinan sus actividades (por ejemplo, a través de intercambio de reproductores o sus gametos) mediante organizaciones internacionales. Por ejemplo, la Asociación Mundial de Zoos y Acuarios (<http://www.waza.org>) gestiona los programas de reproducción de más de 800 especies y subespecies (tabla 19.2). En otros casos, la cría suele ser mucho menos costosa: unos pocos terrarios permiten

la cría y custodia de muchos cientos de individuos (figura 19.2). Lo mismo puede decirse de los bancos de semillas, donde pueden conservarse miles de individuos en poco espacio. Por ejemplo, los bancos europeos promovidos por la International Association of Botanic Gardens (IABG, <http://www.bgci.org/conservation/Seedbanks/>) albergan ya semillas de unas 8.000 especies de plantas, lo que supone un 70% de la flora de este subcontinente (Godefroid *et al.* 2011). En cualquier caso, siempre se necesitarán instalaciones adecuadas y personal especializado en el cuidado a largo plazo de los organismos conservados.

Reintroducciones y reforzamientos

La conservación *ex situ* busca la reconstrucción o el reforzamiento numérico de las poblaciones salvajes con el fin de hacerlas viables y funcionales en el sistema ecológico receptor (Armstrong y Seddon 2007; tabla 19.3). También se pueden mover especies desde diferentes enclaves naturales sin pasar por un centro de conservación *ex situ* con el objeto de facilitar la colonización de áreas adecuadas (cuadro 19.2) Estos traslados tienen, sin embargo, una serie de condicionantes que comentaremos a continuación.

Tabla 19.3. *Objetivos próximos y lejanos para evaluar el éxito de las reintroducciones de poblaciones de especies amenazadas (Pavlik 1996 y Escudero e Iriondo 2003).*

Criterios	Objetivos próximos	Objetivos lejanos
Abundancia	Incremento progresivo del tamaño poblacional. La distribución de las clases de edad se aproxima a las poblaciones naturales de referencia	Alcanzar el tamaño de las poblaciones viables. Mantener dicho tamaño en el tiempo
Distribución	Aumentar el área ocupada por la población introducida. Dispersión por mecanismos naturales	Recuperar el área originaria de la especie. Alcanzar tamaños viables en todas sus poblaciones. Las poblaciones se comunican entre sí
Persistencia	Se aumenta la variabilidad genética. Integración en el sistema ecológico	Mantener la capacidad adaptativa. Mantener su funcionalidad ecológica. Ocupar todos los ambientes adecuados

Dificultades relacionadas con el origen de la población reintroducida. Los individuos reintroducidos pueden proceder de diferentes *subespecies*, contribuyendo así a la pérdida de identidad genética de las poblaciones reforzadas. Esto es frecuente cuando se introducen ejemplares procedentes de poblaciones comerciales de origen desconocido (Allendorf *et al.* 2001). En algunas ocasiones, además, las poblaciones comercializadas se han construido a partir de unos pocos individuos por lo que pueden ser muy uniformes genéticamente.

Reintroducción de plantas: efectos ambientales y plantas nodriza. Las plantas pueden reintroducirse a partir de sus semillas, bulbos u otras formas de resistencia. Pero es frecuente que se usen plántulas procedentes de viveros. De esta forma, se eliminan las elevadas pérdidas de la transición semilla-plántula. El éxito de las plántulas está sujeto a una serie de determinantes ambientales que hay que estudiar y conocer: es crucial elegir el lugar adecuado ya que, a diferencia de muchos animales, no pueden reajustar su ubicación a través del movimiento. En ambientes áridos, por ejemplo, las precipitaciones condicionan la supervivencia de los árboles utilizados en la restauración forestal. Esto puede atenuarse en suelos húmedos o con plántulas provistas de una estructura radicular capaz de alcanzar las capas más profundas del subsuelo. Por eso, en proyectos de reintroducción se intenta favorecer la supervivencia de las plántulas en estas etapas críticas mediante el uso de protectores (figura 19.4). También puede ser interesante utilizar *plantas nodriza*. Es decir, plantas que generan unas condiciones de insolación, humedad, *micorrizas*, protección contra el viento o los

Cuadro 19.2. Traslados de fauna: un caso africano.

En 2002 se creó el Parque Transfronterizo Gran Limpopo mediante la firma de un tratado entre Mozambique, Sudáfrica y Zimbabwe. Su objetivo era unir el Parque Nacional Limpopo (Mozambique) con el P.N. Kruger (Sudáfrica) y el P.N. Gonarezhou (Zimbabwe) en una única unidad de gestión territorial de 35.000 km² capaz de mantener nutridas poblaciones de grandes animales. Su creación contemplaba el desarrollo socioeconómico de las poblaciones afectadas, en particular la asentada en el lado mozambiqueño donde años de guerra civil había producido grandes movimientos de población y la casi desaparición de estos grandes animales. Con el objeto de acelerar el desarrollo del turismo de naturaleza en esta zona, se procedió a trasladar grandes mamíferos desde el P.N. Kruger a un santuario vigilado de 350 km² en Limpopo. En cuatro años se transportaron cerca de 4.000 herbívoros (elefantes, ñus, impalas, cebras, rinocerontes...) que permitirán la expansión de estas especies en ese amplio territorio gestionado internacionalmente. Todos los movimientos de animales fueron realizados siguiendo las recomendaciones del Grupo de Especialistas en Reintroducciones de la UICN y, como anécdota, puede comentarse que los 25 primeros elefantes trasladados a Limpopo se volvieron al P.N. Kruger tan pronto fueron liberados (Soorae 2007).

herbívoros que aumentan la supervivencia de las plántulas instaladas en su proximidad (Castro *et al.* 2002). Sin embargo, hay que estudiar previamente las características de las plantas nodrizas ya que pueden competir con las plántulas por el agua o los nutrientes.



Figura 19.4. *Reforzamiento de una población de árboles.* La instalación de plantones suele implicar su defensa mediante diferentes tipos de protectores que les aislen de los herbívoros. Puede ser un vallado que impida la entrada de ciertos animales o un protector individual (cilindros plásticos, mallas metálicas, etc.) útil para protegerlos de ciertos herbívoros y ayudarles a retener la humedad.

Reintroducción de animales: importancia del área residencial. Muchos animales desarrollan sus actividades rutinarias en un territorio denominado *área residencial*, *dominio vital* o *área de campeo* (figura 4.4). El área residencial es vital para su supervivencia pues les permite conocer la ubicación de la comida y el agua, las variaciones estacionales de estos recursos y rastrearlos mediante movimientos más o menos amplios. También les permite conocer los refugios y vías de escape ante situaciones comprometidas. Se ha constatado que muchos vertebrados presentan un gran empeño por volver a sus áreas residenciales si son desplazados (cuadro 19.2). Esta tendencia a “volver al hogar” (*filopatría*) es una respuesta al riesgo de vivir en un terreno desconocido. No debe extrañarnos, por lo tanto, que la brusca liberación de unos animales en un entorno desconocido termine catastróficamente en un porcentaje elevado de casos (mueren por desconocer el terreno, intentan volver a su punto de captura, etc.). Para evitar estos

problemas, se recomienda proceder de forma pausada durante las reintroducciones. Se suele instalar un recinto donde los animales son atendidos discretamente (figura 19.5). Un tiempo después, cuando están familiarizados con el entorno, comienzan a explorar el territorio circundante aunque siempre tienen la posibilidad de volver al punto de suelta. Finalmente, terminarán por definir sus propias áreas residenciales e ignorarán definitivamente las instalaciones en las que fueron depositados. Todo esto puede obviarse en otros grupos grandes productores de huevos que, como los invertebrados, peces y los anfibios, pueden depositarse en esa fase o en la larvaria en los lugares seleccionados.

Éxito de las reintroducciones. Es frecuente que la población introducida no logre sobrevivir en las condiciones del lugar seleccionado y termine por desaparecer. Esto puede deberse a nuestra incapacidad para prever los requerimientos de hábitat de la especie o identificar la permanencia de los problemas que en su día acabaron con la población originaria. En cualquier caso, hay todavía poca información sobre los factores determinantes del éxito de muchas reintroducciones pues escasean los estudios de monitoreo a largo plazo (Fisher y Lindenmayer 2000). Griffith *et al.* (1989) realizaron un amplio estudio sobre los factores aso-



Figura 19.5. *Creación de viveros.* Ciertos animales presa coloniales puede requerir la construcción de sustratos donde instalar sus madrigueras y defenderse de los depredadores (por ejemplo, los zorros, *Vulpes vulpes*) en las fases previas de los programas de reintroducción o reforzamiento. En la imagen un viver artificial construido para reforzar la población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*) en una zona de España donde se ha rarificado por efecto de la mixomatosis y de la neumonía vírica.

ciados al éxito de las reintroducciones de vertebrados realizadas en Norteamérica y Australia entre 1974 y 1981. Aunque el estudio estaba muy centrado en las especies cinegéticas (90% de las introducciones fueron de ungulados, fasiánidas y patos; el resto especies amenazadas de aves rapaces y marsupiales), los resultados fueron muy reveladores (tabla 19.4).

Tabla 19.4. Factores determinantes del éxito de una reintroducción. Porcentaje de éxito de las reintroducciones de aves (134 casos) y mamíferos (64 casos) en Australia, Canadá, Nueva Zelanda y los Estados Unidos de Norteamérica (Griffith et al. 1989).

Variable	Nº de introducciones	Éxito (%)
Origen de los animales		
Salvaje	163	75
Criado en cautividad	34	38
Grado de amenaza		
Especies amenazadas	80	44
Especies nativas de caza	118	86
Tipo de alimentación		
Carnívoro	40	48
Herbívoro	15	77
Omnívoro	13	38
Estrategia demográfica		
Reproducción temprana, gran puesta	102	75
Reproducción tardía, puesta pequeña	96	62
Características del hábitat de suelta		
Excelente	63	84
Bueno	98	69
Regular o pobre	32	38
Ubicación de la suelta en su areal		
Área central	133	76
Periferia o fuera	54	48
Competidores potenciales		
Congenéricos	39	72
Semejantes ecológicos	48	52
Ninguno	105	75

Dejando al margen las notables diferencias entre las especies criadas en estado salvaje y las criadas en cautividad, destacaba la diferencia entre las especies amenazadas y las cinegéticas. Es probable que las primeras encuentren problemas por no haber desaparecido las causas de su declive o por un peor conocimiento de sus requerimientos de hábitat o técnicas de manejo que las especies cinegéticas. Por lo que concierne a la dieta, los herbívoros son los más exitosos, tal vez por la abundancia de un alimento fácil de ser localizado. Respecto a las estrategias demográficas, fueron las especies con grandes puestas o camadas, adaptadas a la rápida colonización de ambientes coyunturalmente favorables, las que mejor respondieron. Finalmente, las características del lugar de introducción parecen asociarse al éxito de esta intervención: un buen hábitat, especialmente si se sitúa en el *área corazón* de su distribución, será garantía de éxito por las razones ya aducidas en el capítulo 6. La presencia de competidores, es decir de animales que exploten los mismos recursos que la especie introducida parece afectar también el éxito de la introducción.

Fisher y Lindenmayer (2000) obtuvieron resultados similares en su revisión de 180 casos donde el éxito de las reintroducciones de animales amenazados dependió, sobre todo, de que los individuos desplazados provinieran de poblaciones salvajes. También fue importante que los problemas que les habían llevado a una situación crítica estuvieran resueltos. Se detectaba además la importancia del número de individuos empleados dado que las reintroducciones con más de 100 animales tuvieron un mayor éxito. Este parece ser un aspecto crítico pues poblaciones demasiado pequeñas pueden desaparecer accidentalmente o sufrir cuellos de botella con sus secuelas de endogamia y otros efectos adversos (capítulo 15). Por ejemplo, Briskie y Mackintosh (2004) estudiaron en Nueva Zelanda el éxito de 15 especies de aves introducidas, en su mayoría procedentes del Reino Unido. Para ello, se informaron del tamaño de las poblaciones iniciales y las relacionaron con el éxito de eclosión (un componente de su *eficacia reproductiva* relacionado con el éxito en la fertilización y posterior desarrollo del pollo; ver tabla 15.5) mediante el control de sus nidos (2.417 nidos) en estas islas y en las áreas de origen (22.986 nidos). Los resultados demostraron que por debajo de 150 individuos las pérdidas de pollos se disparaban en comparación con las poblaciones originarias y que por debajo de los 600 fundadores se iniciaba un lento declive en su éxito reproductivo.

Problemas relacionados con el entorno legal y social. La decisión final de realizar una reintroducción pasa por reflexionar previamente sobre la situación del hábitat donde van a ser ubicados y nuestros conocimientos sobre lo que puede ocurrir (tabla 19.5). En este contexto, no hemos de olvidar el entorno social donde vayamos a trabajar. De hecho, las reintroducciones suelen ser objeto de un intenso seguimiento y/o debate público. Esto puede complicar el desarrollo del

trabajo, especialmente si se trata de especies que fueron perseguidas en el pasado y que no gozan de ninguna simpatía entre los habitantes del área de reintroducción (como los grandes carnívoros). Además, como se ha indicado anteriormente,

Tabla 19.5. *Evaluación de un proyecto de reintroducción. Un ejemplo sobre la forma de estructurar decisiones sobre la reintroducción de dos especies de titís (Leontopithecus). Los números evalúan entre la peor (0) y mejor (5) situación (Kleiman 1990).*

¿Se dan las condiciones necesarias? (sí, no o puntuación de 0 a 5):	<i>Leontopithecus rosalia</i>	<i>Leontopithecus chrysopygus</i>
1. ¿Han desaparecido las causas que redujeron la abundancia de la especie (caza, deforestación...)?	?	no
2. ¿Hay suficiente hábitat protegido y seguro?	sí?	sí
3. ¿Hay hábitat sin individuos nativos o con muy bajas densidades?	sí	?
4. ¿Hay necesidad de aumentar el tamaño o diversidad genética de la población?	sí	sí?
5. ¿Perjudicará la reintroducción a los individuos nativos supervivientes?	no	no
6. ¿Hay datos suficientes sobre la biología de la especie para evaluar el éxito de la reintroducción?	5	3
7. ¿Existe un programa de educación para apoyar su conservación en el área?	5	4
8. ¿La población en cautividad es segura, está bien manejada y tiene individuos suficientes para iniciar la reintroducción?	sí	no
9. ¿Se conocen las técnicas de reintroducción?	3	3
10. ¿Hay recursos para el seguimiento de la población introducida?	sí	no
Se recomienda la reintroducción	sí	no

son caras son caras en el caso de las especies de gran tamaño al necesitar complicados medios de transporte, cercados de aclimatación y cuidados permanentes durante años (Griffith *et al.* 1989, comentan que una introducción media consta de seis sueltas durante tres años). Por eso, hemos de explicar los objetivos de la reintroducción al entorno social en el que trabajemos a través de un programa de educación. Cualquier desconfianza en la percepción social de este trabajo puede dar al traste con los proyectos iniciados (UICN 1998, tabla 19.5).

Capítulo 20. Restauración

Ahora las laderas de las colinas son reforestadas mediante coníferas dispuestas de la manera uniforme y geométrica que cualquier tirano hubiera aprobado como medio para mejorar la naturaleza.

Felipe Fernández-Armesto (2002)

Civilizaciones. La lucha del hombre por controlar la naturaleza.

Taurus, Barcelona

Introducción

La capacidad del hombre para alterar los sistemas ecológicos es enorme y su actividad está modificando, directa o indirectamente, los lugares más remotos del planeta. Salvo en aquellas áreas más prístinas y despobladas, cualquier territorio estará formado por una sucesión de campos de cultivo, pastizales, arboledas, matorrales, núcleos urbanos e infraestructuras resultantes de la actividad humana. Se trata de un proceso dinámico en el que la expansión y retracción de determinados usos responde a las necesidades económicas y sociales de cada momento. Lo que hoy es un bosque puede transformarse mañana en un cultivo de secano, que puede convertirse luego en uno de regadío para revertir, finalmente, en una plantación de álamos.

Los cambios inducidos por el hombre en la estructura del territorio requieren tiempo y trabajo. Por eso, cuando se deja de invertir energía en estas modificaciones, los sistemas perturbados tienden a alcanzar nuevos estados. Por ejemplo, los terrenos cultivados se transforman en herbazales que luego son cubiertos por árboles y matorrales. La historia demuestra que, con el paso del tiempo, esta capacidad de recuperación puede restañar grandes heridas: la selva sepulta hoy los territorios ocupados por antiguas civilizaciones, como la Maya en Yucatán o la Angkor en el sureste asiático. Por lo tanto, si la modificación del territorio es un proceso parcialmente reversible, si la fuerza de la vida rectifica los efectos de nuestras agresiones, ¿por qué no facilitar la restauración de los hábitats degradados para recuperar una parte de la biodiversidad perdida? Con este objetivo nació la *Ecología de la restauración*, una disciplina esperanzadora para muchos conservacionistas que Edward O. Wilson (1992) consideró predestinada a alcanzar su máximo esplendor en este siglo.

Ecología de la restauración

La *Ecología de la restauración* es una disciplina diseñada para abordar la recuperación de los sistemas naturales degradados por la acción humana. Busca transformarlos en sistemas que perduren en el tiempo y que sean protectores, productivos, estéticos o valiosos en términos de conservación. En la práctica, intenta dirigir el sistema ecológico manejado con el objeto de llegar a uno de referencia mediante la aceleración de la sucesión ecológica o la superación de ciertos estados intermedios (Honnay *et al.* 2002).

Tabla 20.1. Diferencias entre *Biología de la conservación* y *Ecología de la restauración* (Young 2000).

Rasgos	Biología de la conservación	Ecología de la restauración
Objetivos	Luchar contra pérdida de biodiversidad	Propiciar la recuperación a largo plazo de la biodiversidad perdida
Niveles de organización dominantes	Genes, poblaciones	Comunidades, ecosistemas
Taxones dominantes	Animales	Plantas
Temas dominantes	Viabilidad y dinámica de las poblaciones	Sucesión ecológica y reglas de organización de las comunidades

Aunque buena parte de su trabajo se relaciona con actividades dirigidas a mitigar los efectos de ciertas obras públicas (capítulo 17), alimenta sus objetivos más ambiciosos en la posibilidad de restaurar grandes territorios tras el abandono de las zonas rurales menos productivas en beneficio de los sectores agrícolas e industriales más rentables (Young 2000). Este reajuste poblacional puede sentar las bases de la futura recuperación ambiental de muchas regiones intervenidas por el hombre. Es estimulante pensar que, con un tratamiento adecuado, aprovechando las especies supervivientes (uno de los componentes de la *memoria ecológica* del territorio; capítulo 3) y reintroduciendo aquellas conservadas *ex situ*, podamos rescatar una parte del esplendor natural perdido. Es decir, recuperar la cubierta vegetal, generar suelos y agua y restaurar los efectivos de muchas especies que hoy están en declive con el objetivo añadido de beneficiarnos de sus servicios ambientales (Rey-Benayas *et al.* 2009).

La restauración ecológica se ha planteado como una rama independiente de la Biología de la conservación de la que difiere en una serie de rasgos (tabla 20.1).

Sin embargo, no siempre es fácil establecer límites claros entre ambas aproximaciones pues muchos de los planteamientos conceptuales y metodológicos de la Biología de la conservación se aplican en los proyectos de restauración. En cualquier caso, la Ecología de la restauración es una disciplina muy centrada en el mundo vegetal, cuyo núcleo metodológico y conceptual se mueve alrededor de dos grandes objetivos: el *manejo de las sucesiones* y el *ensamblaje* de las nuevas comunidades de especies.

Sucesión ecológica y perturbaciones

Los sistemas ecológicos tienden a organizarse en el tiempo acumulando biomasa. Cuando han alcanzado un determinado nivel de organización pueden sufrir alguna perturbación que produzca, siguiendo a Buz Holling, una “destrucción creativa”. Esta, resultado de un ciclón, un incendio o una plaga, desbarata el sistema liberando recursos y energía. Se inicia así el ciclo de reorganización en el que participan, sucesivamente, diferentes grupos de organismos (figura 3.1). Como han resumido Holling *et al.* (1995), “el caos emerge del orden y el orden surge del caos” en una secuencia que regula el funcionamiento y estructura temporal de los ecosistemas. Por lo tanto, si estos se crean y se destruyen de forma natural y con periodicidad variable (dependerá del *régimen de perturbaciones*), podemos aprovechar ese potencial para diseñar las estrategias de recuperación de los ecosistemas alterados por el hombre. De hecho, la conservación es, en esencia, la correcta gestión de todos estos cambios (Luken 1990).

Manejo de las sucesiones: estado deseado

La restauración persigue rehacer un *sistema ecológico de referencia*. Este objetivo puede diferir según las circunstancias o nuestros intereses. Por ejemplo, parece realista renunciar al ideal conservacionista de recuperar íntegramente los sistemas ambientales que nos precedieron. Hemos de ser conscientes de que los ecosistemas perdidos fueron el resultado de una historia que, como tal, es irreplicable en todos sus detalles: han cambiado las circunstancias y se han perdido parte de los protagonistas (las especies) y recursos (suelos, agua, etc.) que los organizaban en el pasado. Además, nuestra percepción de lo originario puede ser equivocada. Por eso, los expertos nos piden que manejemos con cuidado la idea de que hay ecosistemas perturbados y prístinos pues, después de todo, la acción humana se deja o ha dejado sentir en cualquier lugar del planeta (Vitousek *et al.* 1997).

Una segunda idea es que no siempre nos interesa aproximarnos al *clímax* de la sucesión. Es decir, a la fase en la que el sistema ecológico alcanza el equilibrio tras recuperarse de una perturbación. Por ejemplo, podemos estar interesados en conservar aquellos organismos propios de etapas intermedias. En este caso deberemos intervenir para evitar que la sucesión prosiga hasta alcanzar un desarrollo incompatible con la presencia de las especies objeto de nuestro interés. Por lo tanto, cualquier proyecto de restauración implica fijar un objetivo claro y diseñar un protocolo de actuación que dirija la sucesión de acuerdo con el mismo. Y, llegado al punto deseado, deberá habilitarse algún sistema de gestión que mantenga la sucesión en el estado de referencia. En unos casos, se podrá conseguir gracias a una acertada selección de las especies implicadas (por ejemplo, una determinada densidad y composición de herbívoros puede impedir el desarrollo excesivo de cierto tipo de vegetación). En otros, será necesario controlar la evolución del sistema invirtiendo trabajo y tiempo (rozas de vegetación, etc.).

Una tercera idea es que la restauración será tanto más costosa cuanto mayor sea la distancia entre la situación de partida y el sistema ecológico de referencia. Además, contra una visión determinista y organizada de las sucesiones, se impone la idea de que el proceso de organización de los ecosistemas es tan contingente

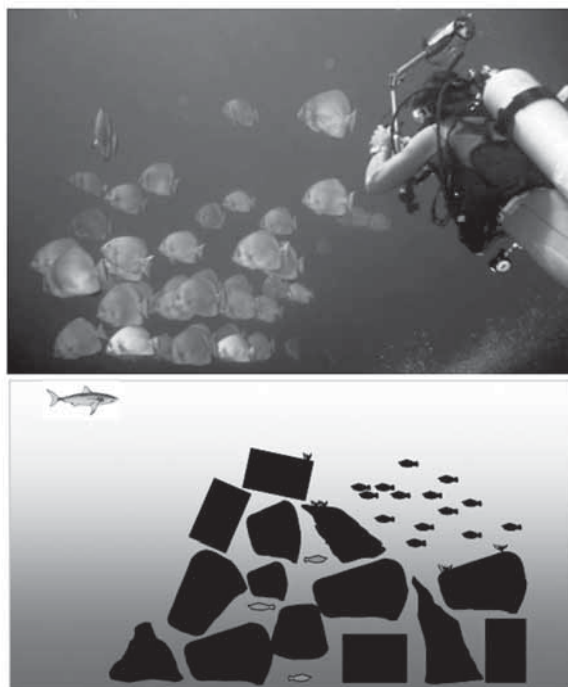


Figura 20.1. *Arrecifes artificiales.* La construcción de arrecifes artificiales permite aumentar la variedad y abundancia de muchos organismos marinos. El desarrollo vertical y la abundancia de huecos parecen ser dos rasgos interesantes para propiciar la instalación de diferentes especies.

que no tiene por qué conducir a un destino final único. Aunque degradación y restauración son las dos caras de un proceso reversible, los caminos por los que discurren ambos procesos pueden ser múltiples y complejos (Zedler 2000). Por ejemplo, las especies que participan en la reorganización del ecosistema pueden no ser las mismas (por haberse perdido en la fase de destrucción o por haber llegado otras nuevas a la zona de estudio) o la perturbación puede haber sido tan grande y persistente que haya logrado cambiar la potencialidad del territorio para alcanzar su estado originario (pérdida de suelos, etc.).

Finalmente, conviene indicar que no siempre se busca la recuperación de un ambiente degradado pues, de hecho, las mismas técnicas e ideas se utilizan para crear ciertos hábitats donde nunca los ha habido (cuadro 20.1). Es este un campo muy atractivo a la hora de decidir medidas que compensen el impacto de ciertas obras públicas: las canteras pueden transformarse en cantiles aptos para las especies rupícolas, las graveras pueden convertirse en lagunas y las escombreras en terrenos al servicio de la recuperación de ciertas plantas y animales autóctonos.

Cuadro 20.1. Restauración en el mar: los arrecifes artificiales.

Los arrecifes artificiales (construcciones marinas compuestas por bloques de cemento, rocas u otras estructuras persistentes) son objeto de un interés creciente por sus implicaciones productivas y conservacionistas. Japón ha sido el país más activo en la construcción de estas estructuras con el fin de aumentar su producción de algas, moluscos, crustáceos y peces. También se han diseñado arrecifes para conservar la biodiversidad marina y mejorar la pesca artesanal (Jensen 2002). Un caso bien conocido es su uso para impedir el funesto efecto de los arrastreros sobre las praderas de *Posidonia oceanica* en el mar Mediterráneo, un hábitat importante para la supervivencia o reproducción de muchas especies. De esta forma, los arrecifes artificiales son importantes instrumentos para la conservación y restauración de las especies marinas. Una vez instalados los bloques que constituyen la base física de los arrecifes, son ocupados por algas, invertebrados y peces (figura 20.1). En los lugares donde se les da un uso comercial suele acelerarse el proceso mediante la introducción de algas e invertebrados. De esta forma pueden superar en riqueza de especies a los arrecifes naturales. Las variables que determinan el éxito de los arrecifes varían según las circunstancias (Bohnsack y Sutherland 1983): i) su ubicación espacial y/o conectividad (mejor en áreas productivas o conectadas por corrientes que les aporten colonizadores y recursos), ii) tamaño (como en otros hábitats fragmentados, los arrecifes mayores tienen más especies que los menores; se ha recomendado que alcancen los 5700 m³ para mantener poblaciones estables de peces), iii) desarrollo vertical (una variable importante a mayores profundidades), iv) complejidad (huecos, resquicios, etc. que, en Japón, suponen más del 70% de su volumen) y v) textura del sustrato (importante para las algas y los invertebrados sésiles).



Figura 20.2. *Restauración de suelos.* Preparación del sustrato para la instalación de vegetación ribereña (*Scirpus*, *Typha*, etc.) en una laguna restaurada.

Ensamblaje del sistema restaurado

Una vez fijado el *sistema ecológico de referencia*, hemos de definir el protocolo por el que vamos a ensamblar la comunidad de organismos que lo componen. Si estamos interesados en recuperar la cobertura vegetal de un territorio profundamente degradado, el primero y más básico de los objetivos será la preparación del terreno, incluido el movimiento de tierras si fuera necesario (figura 20.2). Hay especies particularmente adaptadas a trabajar en estas duras condiciones, afrontando ambientes casi abióticos y responsabilizándose de generar condiciones adecuadas para la instalación de comunidades más diversificadas (se las suele llamar por ello *ingenieras de ecosistemas*; Hastings *et al.* 2007). En otros casos, estos inicios suelen ir precedidos de la descontaminación del suelo, una actividad en la que pueden usarse ciertas plantas capaces de acumular en sus tejidos aquellos contaminantes imposibles de eliminar por otros procedimientos. Este es el caso de los sauces, álamos o ciertas especies de crecimiento rápido, como la colza o el maíz (tabla 20.2). No ha de extrañarnos, por lo tanto, que se utilicen para captar primero y recolectar después los contaminantes que son procesadas en plantas de tratamiento. Se trata de una técnica anticontaminante llamada *fitorremediación* que, por su bajo coste y relativa eficacia, puede aplicarse en una gran variedad de circunstancias. Esta técnica tiene también sus limitaciones, como la larga duración que a veces exige el tratamiento, la limitada capacidad de absorción y asimilación de las plantas y la fracción de contaminantes que son asequibles a este tratamiento ya que estos han de estar disueltos para ser absorbidos por su sistema radicular (Schwitzguébel *et al.* 2002).

Tabla 20.2. *Plantas descontaminantes. Plantas utilizadas en fitorremediación y alguno de los contaminantes que absorben (Schwitzguébel et al. 2002).*

Sauces (<i>Salix</i> sp.)	Ni, Cu, Zn, Cd, Benceno, Tolueno, Etilbenceno, Xileno, derivados del petróleo, pesticidas
Álamos (<i>Populus</i> sp.)	Benceno, Tolueno, Etilbenceno, Xileno, derivados del petróleo, pesticidas
Pino japonés (<i>Kochia scoparia</i>)	¹³⁷ CS
Enebro (<i>Juniperus monosperma</i>)	U
Colza (<i>Brassica napus</i>)	Zn, Pb, Cd, ¹³⁷ CS
Maíz (<i>Zea mays</i>)	Zn

En otras ocasiones puede dejarse actuar a las especies y procesos supervivientes del ecosistema en restauración (la denominada *memoria ecológica*; figura 3.1). Por ejemplo, es importante considerar el *banco de semillas* en un proyecto de restauración de la vegetación ya que, tras una perturbación, estas pueden sobrevivir mucho tiempo a la espera de las circunstancias adecuadas para su germinación. Sin embargo, no todas las plantas tienen semillas capaces de aguantar en estado de latencia y sobre las que iniciar la recuperación. De hecho, la mayoría de los árboles y arbustos tienen unas semillas que germinan de forma casi inmediata. Esto implica que los bancos de semillas representen peor a las comunidades de especies de los bosques que de los pastizales (tabla 20.3). Por eso, lo normal es que se fuercen los procesos que garanticen la instalación de las especies necesarias. Es conveniente, por ejemplo, dotar al sistema de *especies dominantes* (por ejemplo, los árboles de un bosque...).

En todos los casos, es importante considerar el papel de ciertos procesos ecológicos, como las relaciones entre hongos y plantas establecidas entre sus micelios y raíces. Estas *micorrizas* benefician a las dos partes (los primeros aportan minerales a las segundas, que los proveen de hidratos de carbono obtenidos en la fotosíntesis). Esta relación, que parece darse en el 80 % de las plantas del planeta y sin cuya presencia hay especies (como las orquídeas) incapaces de crecer (Wang y Qiu 2006) parece ser importantísima en la construcción de muchas comunidades vegetales. Se ha visto, por ejemplo, que la abundancia y diversidad de hongos capaces de producir micorrizas es un gran determinante de la riqueza de especies y funcionalidad de las comunidades de plantas (Heijden *et al.* 1998). Tras la introducción de las especies dominantes, incluidos los hongos si fuera necesario, se inicia un lento proceso de recuperación apoyado en la llegada pasiva de nuevos organismos, algo que dependerá de su habilidad dispersiva y de la estructura del paisaje.

Tabla 20.3. Banco de semillas. Estudio comparado de los bancos de semillas en diferentes hábitats de España. La semejanza entre el banco de semillas y la vegetación se ha calculado mediante el índice de Sorensen* (Marañón 2001).

Tipo de vegetación dominante	Nº semillas/m ²	Riqueza de especies	I x 100 (%)
<i>Quercus pyrenaica</i>	1.046	36	30
<i>Quercus suber</i>	11.260	28	31
<i>Quercus canariensis</i>	14.583	33	36
<i>Pinus halepensis</i>	14.657	17	36
Matorral mediterráneo	8.213	32	46
Pastizal adehesado	126.615	46	75
Pastizal adehesado	49.520	28	73
Pastizal	32.408	52	48
Pastizal	30.880	30	55
Pasto salino	49.110	29	46

* $I=c/(a+b)$, es un índice de similitud donde c es el número de especies de plantas comunes y a y b el número de especies en el banco de semillas y en la vegetación.

Junto con los aspectos ecológicos arriba señalados, no debiera olvidarse la adecuada selección de las poblaciones de las especies que vayamos a introducir. Como ya se ha indicado en el capítulo 15, la introducción de poblaciones foráneas, adaptadas a condiciones ajenas a las del área restaurada, puede dar lugar a problemas de *introgresión* genética en las formas locales. Por eso, hay quien considera la necesidad de definir *zonas de transferencia de semillas*; es decir, regiones geográficas en las que los individuos de una determinada especie de planta nativa (semillas, plántulas, adultos...) pueden ser transferidos sin efectos negativos para sus poblaciones locales (Hufford y Mazer 2003). También hay que evitar que las semillas introducidas procedan de un limitado número de individuos reproducidos *ex situ* con el objeto de abastecer estos planes de restauración. Se ha observado, por ejemplo, que las poblaciones introducidas del alga *Zostera marina* son más uniformes genéticamente que las naturales, un problema causado por una deficiente técnica de recolección de sus propágulos y que se asociaba a una menor capacidad reproductiva de las algas introducidas (Williams 2001).



Figura 20.3. Recuperación de la vegetación arbustiva y arbórea. *Izquierda.* Paisaje heterogéneo donde los claros pueden ser rápidamente colonizados por los arbustos y árboles de los rodales próximos. *Derecha.* Paisaje homogéneo dominado por el pastizal donde la escasez de árboles y arbustos dificultará la recuperación autónoma del bosque.

Tabla 20.4. Restauración del paisaje. Preguntas a responder cuando se inicia un proyecto de restauración (Bond y Lake 2003).

-
- ¿Qué preferencias de hábitat tienen las especies que han de ensamblar la comunidad?
 - ¿Cuáles son esos requerimientos? ¿Se pueden organizar en el espacio y en el tiempo?
 - ¿Será suficiente la superficie del área restaurada para mantener poblaciones viables de las especies que compondrán las comunidades? ¿Será suficiente para sortear ciertas interacciones negativas con los hábitats periféricos, como el efecto borde?
 - ¿Hay barreras que impiden la colonización del nuevo hábitat por las especies que han de ensamblar la nueva comunidad? ¿Cuáles son? ¿Dónde están? ¿Pueden eliminarse?
 - ¿Hay especies invasoras que pueden beneficiarse del nuevo entorno alterando la estructura final de la comunidad deseada? ¿Puede evitarse su irrupción?
 - ¿Cuánto durará la restauración? ¿Su larga duración puede afectar los resultados (por ejemplo, por abandono de su gestión)? ¿Se podrá ajustar su seguimiento a dichos plazos temporales?
-

Consideraciones espaciales: diseño de paisajes

Es importante recordar que las grandes superficies alteradas necesitarán mucho tiempo para recuperarse por las dificultades de las especies para alcanzar los lugares de donde fueron exterminadas. Sin embargo, un territorio estructurado en un mosaico de parcelas yuxtapuestas con diferentes grados de desarrollo contará con todo el elenco de especies necesarias para cubrir las diferentes etapas de la sucesión con cierta rapidez (figura 20.3). La estructura del paisaje es, por lo tanto,

Tabla 20.5. *Dispersión endozoócora de semillas. Porcentaje de plantas leñosas adaptadas a la dispersión de sus semillas a través de los frutos ingeridos por los vertebrados (aves, murciélagos, primates, etc.) en diferentes tipos de vegetación (Jordano 1992).*

Tipo de vegetación	Media (rango)
Bosque de coníferas templado	41,8 (33,5-56,5)
Bosque caducifolio templado	35,4 (9,5-53,8)
Sabana	41,2
Matorral mediterráneo	43,9 (31,7-64,3)
Bosque seco neotropical	46,2 (27,0-58,7)
Bosque húmedo subtropical	69,4 (65,2-73,5)
Bosque húmedo tropical	74,7 (62,1-82,1)
Bosque pluvial tropical	89,5 (70,0-93,5)

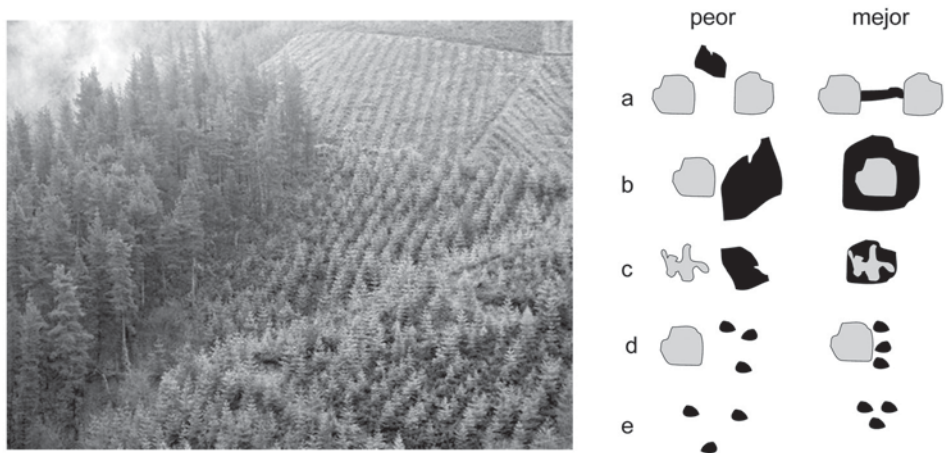


Figura 20.4. *Diseño de paisajes. Izquierda.* Repoblación de coníferas en parcelas homogéneas sujetas a periódicas cortas. *Derecha.* Diseños mejores y peores de plantaciones forestales (negro) y su relación con los fragmentos de bosque autóctono (en gris): a: se fomenta la conectividad creando un corredor; b y c: se elimina el efecto de borde aumentando la superficie útil para los organismos más exigentes; d: se facilita la colonización de los nuevos bosques por los organismos procedentes de los restos de vegetación autóctona; e: se favorece la recolonización de los nuevos bosques en una dinámica de *metapoblaciones*.

un rasgo muy relevante. Consecuentemente, la restauración del hábitat deberá estar presidida por las ideas desarrolladas por la *ecología del paisaje* (tabla 20.4) y que ya hemos abordado en los capítulos dedicados a la fragmentación y el diseño de áreas protegidas (capítulos 14 y 16). Es decir, una vez fijado el hábitat de

referencia (con su correspondientes composición y estructura) deberá velarse porque las superficies de terreno restauradas sean lo suficientemente grandes como para albergar poblaciones viables de los organismos que las componen, se evite el efecto de borde y se favorezca la llegada de aquellas especies objeto del proyecto de recuperación (tabla 20.2; Honnay *et al.* 2002). En este contexto, es interesante reconocer el papel de ciertas especies (denominadas *enlaces móviles*) que desempeñan un impagable papel como proveedores de ciertos servicios (polinizadores o dispersantes de frutos y sus semillas; Herrera 2002, tabla 20.5) entre parches de hábitat separados. Gracias a estos movimientos, pueden ayudar a recuperar ambientes aislados y empobrecidos (Lundberg y Moberg 2003). Además, será interesante evaluar la posibilidad de que los sectores restaurados sirvan como corredores o áreas de protección para completar aquellas estrategias de conservación basadas en el establecimiento de áreas protegidas (Harris 1984; figura 20.4).

Gestión de hábitat

Los hábitats gestionados podrán someterse a tratamientos dirigidos a conseguir nuestros objetivos de restauración. De tratarse de especies concretas, cuyas poblaciones queremos recuperar, deberemos analizar sus requerimientos para ver la forma de mantener el sistema ecológico de referencia de acuerdo con sus necesidades (capítulo13). De hecho, la gestión del hábitat es una estrategia amplia-

Tabla 20.6. *Respuesta de la riqueza de especies de aves al aumento de la complejidad estructural de las plantaciones forestales. Se representa el número de casos en los que el aumento de la diversificación en el sotobosque y desarrollo arbóreo de 42 plantaciones (coníferas, eucaliptos...) ha producido un aumento o disminución de la abundancia y riqueza de aves. La riqueza y abundancia media representan el número de especies e individuos censados por unidad de muestreo y la abundancia y riqueza total al conjunto de individuos y especies detectadas en el conjunto de la muestra (Nájera y Simonetti 2009).*

		efecto	
		aumenta	disminuye
Riqueza de especies	total	23	6
	media	13	3
Abundancia	total	11	1
	media	16	3

mente utilizada para garantizar la conservación de las especies o de sus comunidades (Morrison *et al.* 1998). Si el objetivo es diversificar las comunidades de organismos, es habitual aumentar la complejidad ambiental con el objeto de propiciar el aumento de la *riqueza local* de especies (capítulo 7; Tabla 20.6).

Perspectiva evolutiva

Finalmente, pese al formidable trabajo de gestión ecológica asociado a cualquier proyecto de restauración, no debiera olvidarse la perspectiva evolutiva. Es decir, el hecho de que estamos construyendo un escenario donde tendrán lugar una serie de procesos evolutivos. Como hemos revisado en el capítulo 15, las respuestas evolutivas de las poblaciones no se hacen esperar y, en la medida en que se fomente uno u otro de los rasgos del hábitat restaurado, las poblaciones tenderán a diferenciarse en uno u otro sentido. Como han indicado Watters *et al.* (2003), que revisaron numerosas evidencias empíricas de este fenómeno en poblaciones introducidas de peces de agua dulce, es necesario incluir estas consideraciones en la organización de los nuevos ambientes intentando evitar que, por lo menos en el caso de las especies manejadas, no se tienda a la uniformidad ambiental y consiguiente selección unidireccional de las poblaciones. Estos autores han acuñado el término “*manejo fenotípico*”, para definir una aproximación a la gestión de las poblaciones a través de la gestión del hábitat: diferentes contextos ambientales propiciarán la selección de diversos fenotipos que, a su vez, serán la garantía de una suficiente diversidad genética de las poblaciones con las que afrontar cambios futuros. No olvidemos que hace ya cuarenta años que Otto Frankel (1974), uno de los padres de la Biología de la conservación, nos advertía que “las especies salvajes, crecientemente amenazadas por la pérdida de hábitats, dependerán de una organizada protección de su supervivencia. A largo plazo, esto es solo posible si se las mantiene en continua evolución dentro de sus comunidades naturales...”.

Bibliografía

- Aizen, M.A. y P. Feisinger, 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Allendorf, F.W. *et al.*, 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 613-622.
- Anderson, A.B. y C.N. Jenkins, 2006. *Applying Nature's Design. Corridors as a strategy for biodiversity conservation*. Columbia University Press, N. York.
- Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Armstrong, D.P. y P.J. Seddon, 2007. Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 20-25.
- Arnold, M.L. y S.A. Hodges, 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents?. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 67-71.
- Arseniev, V. 1923. *Dersu Uzala*. Debolsillo, 2006. Barcelona
- Ashley, M.V., *et al.*, 2003. Evolutionary enlightened management. *Biological Conservation* 111:115-123.
- Ausubel, J.H., D.T. Crist y P.E. Waggoner 2010. *First Census of Marine Life 2010, Highlights of a Decade of Discovery*. Census of Marine Life International, Consortium for Ocean Leadership, Washington,
- Azara, F., 1809. *Viajes por la América meridional*. Espasa, 1969, Madrid
- Balmford, A., *et al.*, 2005. The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Phil.Trans.R.Soc. B* 360: 221-228
- Bascompte, J. y P. Jordano, 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:567-593
- Beier, P. y R.F. Noss, 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12: 1241-1252.
- Bell, J.D., 1983. Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the NW Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ecology* 20: 357-369.
- Benítez-López, A., R. Alkemade y P.A. Verweij, 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* 143: 1307-1316.
- Bevanger K., 1998. Biological and conservation aspects of bird mortality caused by electricity power lines: a review. *Biological Conservation* 86: 67-76
- Bohnsack, J. y D.L. Sutherland, 1983. Artificial reef research: a review with recommendations for future priorities. *Bulletin of Marine Science* 37: 11-39.
- Bond, N.R. y P.S. Lake, P.S. 2003. Local habitat restoration in streams: constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management and Restoration* 4: 193-198.

- Bond, W.J., 1995. Assessing the risk of plant extinction due to pollinator and disperser failure. Pp: 131-146 de J.H. Lawton y R.M. May (eds): *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford.
- Branton, M. y J.S. Richardson, 2010. Assessing the value of the umbrella-species concept for conservation planning with meta-analysis. *Conservation Biology* 25: 9-20.
- Briskie, J.V. y M. Mackintosh, 2004. Hatching failure increases with severity of population bottlenecks in birds. *PNAS* 101: 558-561.
- Brooks, T.M., R.A. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca *et al.*, 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313: 58-61.
- Brown J. H. y A. Kodric-Brown, 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-49.
- Brown, J.H., 1984. On the relationships between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- Bruner, A.G., *et al.*, 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science* 291: 125-128.
- Brussard, P.F., D.D. Murphy y R.F. Noss, 1992. Strategy and tactics for conserving biological diversity in the United States. *Conservation Biology* 6: 157-159.
- Bryson, B., 2003. *Breve historia de casi todo*. RBA, Barcelona.
- Burke, L., K. Reytar, M. Spalding y A. Perry 2011. *Reef at risk revisited*. World Resources Institute, Washinton
- Burt, W.H. y R.P. Grossenheider, 1976. *A field guide to the mammals*. Houghton Mifflin Co., Boston.
- Busby, J.R., 1986. A biogeographical analysis of *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. in southeastern Australia. *Aust. J. Ecol.* 11: 1-7.
- Butchard, S.H.M. *et al.* 2010. Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science* 28: 1164-1167.
- Cabeza, M. y A. Moilanen, 2001 Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 242-248
- Caley, M.A. y D. Schluter, 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78: 70-80
- Callicott, J.B., J.B. Crowder y K. Mumford, 1999. Current normative concepts in conservation. *Conservation Biology* 13: 22-35.
- Cardoso, P., T.L. Erwin, P.A.V. Borges y T.R. New, 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144: 2647-2655.
- Caro, T. M., and G. O'Doherty. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology* 13:805-814.
- Carrascal, L.M. y D. Palomino, 2006. Rareza, estatus de conservación y sus determinantes ecológicos. Revisión de su aplicación a escala regional. *Graellsia* 62: 523-538.
- Carson, R., 1962. *Silent Spring*. Houghton Mifflin, Boston.
- Cassinello, J. 2005. Inbreeding depression on reproductive performance and survival in captive gazelles of great conservation value. *Biological Conservation* 122: 453-464.
- Castro, J., R. Zamora, J.A. Hódar y J.M. Gómez, 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10: 297-305
- Caughley, G., 1977. *Analysis of vertebrate populations*. John Wiley & Sons, Londres.

- Caughley, G., 1994. Directions in Conservation Biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- Ceballos, G. y P.R. Ehrlich 2002. Mammal Population Losses and the Extinction Crisis. *Science* 296: 904-907.
- Ceballos, G. y P.R. Ehrlich 2009 Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. *PNAS* 106: 3841-3846.
- Clarke, A. y K.J. Gaston 2006. Climate, energy and diversity. *Proc. R. Soc. B* 273: 2257-2266.
- Clements, F.E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institute of Washington Publication* 242: 1-512.
- Clevenger, A. 1994. Habitat characteristics of Eurasian pine martens *Martes martes* in an insular Mediterranean environment. *Ecography* 17: 257-263.
- Clutton-Brock, T. y B.C. Sheldon, 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 562-573
- Coase, R., 1960. The problem of social cost. *Journal of Law and Economics* 3:1-44.
- Cochram, W.G., 1977. *Sampling techniques*. Wiley, Nueva York.
- Connor, E.F. y E.D. McCoy, 1979. The statistics and biology of the species-area relationships. *American Naturalist* 113: 791-833.
- Conrad, J. 1896. *Una avanzada del progreso*. Alianza Editorial, 1993, Madrid.
- Cooney, R. 2004. *The Precautionary Principle in Biodiversity Conservation and Natural Resource Management: An sigue paper for policy-makers, researchers and practitioners*. IUCN. Policy and Global Change Series Nro 2. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge. 51 pp.
- Costanza, R., R. d'Arde, R. de Groot *et al.*, 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Coyne, J.A. y H.A. Orr, 2004. *Speciation*. Sinauer, Sunderland.
- Crandall K.A., O.R.P. Bininda-Emonds, G. M. Mace y R. K. Wayne, 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 290-295.
- Crawford, K.M. y K.D. Whitney, 2010. Population genetic diversity influences colonization success. *Molecular Ecology* 19: 1253-1263.
- Cronin, M.A., 2006. A proposal to eliminate redundant terminology for intra-specific groups. *Wildlife Society Bulletin* 34: 237-241.
- Chase, J.M. y M.A. Leibold, 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. The University of Chicago Press, Chicago-.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. J. Murray, Londres.
- Davis, M.A., 2003. Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience* 53: 481-489
- Davis, M.A., J.P. Grime y K. Thompson, 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Davis, M.A., K. Thompson y J.P. Grime, 2005. Invasibility : the local mechanisms driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28: 696-704.
- Dayton, P.K., 2003. The importance of the natural sciences to conservation. *American Naturalist* 162: 1-13.

- Dickman, C.R. 1987. Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *Journal of Applied Ecology* 24: 337-351.
- Dirzo, R. y P.H. Raven, 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28: 137-167.
- Dobson, A. 2005. Monitoring global rates of biodiversity change: challenges that arise in meeting the Convention on Biological Diversity (CBD) 2010 goals. *Phil. Trans. R. Soc. B* 360: 220-241.
- Dobzhansky, T., 1935. A critique of the species concept in biology. *Philos. Sci.* 2: 244-355.
- Dorst, J., 1964. *Avant que nature meure*. Delachaux & Niestlé, Lausana.
- Drewitt, A.L. y R.H.W. Langston, 2006. Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis* 148: 29-42.
- Dudley, N. 2008. *Guidelines for applying protected area Management categories*. IUCN, Gland, Switzerland
- Ehrenfeld, D. W., 1970. *Conservación y Biología*. Ed. Interamericana, México.
- Ehrlich, P.R. y A.H. Ehrlich 1981. *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, N. York.
- Elith, J., et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.
- Elton, C. S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, Londres
- Elton, C., 1927. *Animal Ecology*. Sedwick and Jackson, Londres.
- Engelmann, F. y J.M.M. Engels 2002. Technologies and strategies for ex situ conservation. Pp: 89- 103 de J.M.M. Engels et al. (eds): *Managing plant genetic diversity*. IPGRI, Roma.
- Ennos, R.A., G.C. French, P.M. Hollingsworth, 2005. Conserving taxonomic complexity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 165-168.
- Erikson, W.P., et al., 2001. *Avian collisions with wind turbines: a summary of existing studies and comparison to other sources of avian collision mortality in the United States*. USDOE Office of Energy Efficiency and Renewable Energy.
- Erwin, T.L. 1982. Tropical forest: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopt. Bull.* 36: 74-75.
- Escudero, A. y J.M. Iriondo, 2003. Restauración de poblaciones de plantas amenazadas. Pp: 113-139 de J. M. Rey-Benayas, T. Espigares y J. M. Nicolau (eds): *Restauración de ecosistemas mediterráneos*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares
- Europarc-España, 2008. *Planificar para gestionar los espacios naturales protegidos*. Ed. Fundación González Bernáldez. Madrid.
- Everaert J., 2004. Wind turbines and birds in Flanders: preliminary study results and recommendations. *Natuur Oriolus* 69:145-155.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.
- FAO, 2009. *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2008*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- FAO, 2010. *Global Forest Resources Assessment*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- Feisinger, P., 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy, Washington.

- Fernández-Armesto, F. 2002. *Civilizaciones. La lucha del hombre por controlar la naturaleza*. Taurus, Barcelona
- Ferrer, M. y G.F. Janss, 1999. *Birds and power lines: collision, electrocution, and breeding*. Quercus, Madrid.
- Fisher, J. y D.B. Lindenmayer 2000. An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation* 96: 1-11.
- Folch, R. 1998. *Diccionario de socioecología*. Planeta, Barcelona.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson y C.S. Holling, 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 557-581.
- Foose, T.J., L. de Boer, U.S. Seal y R. Lande. 1995. Conservation management strategies based on viable populations. Pp: 273-294 de J. D. Ballou, M. Gilpin, T. J. Foose (eds): *Population management for survival & recovery*. Columbia U. Press, Nueva York.
- Ford, H.A. 1987. Bird communities on habitat islands in England. *Bird Study* 34: 205-218.
- Forman, R.T.T. y L.E. Alexander, 1998. Roads and Their Major Ecological Effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:207-231
- Forman, R.T.T. y M. Godron, 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Son, New York.
- Frankel, O. H. y M. E. Soulé, 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankel, O.H. 1974. Genetic-conservation: our evolutionary responsibility. *Genetics* 78: 53-65.
- Frankham, R., 1995a. Conservation Genetics. *Annu. Rev. Genetics* 29: 305-327.
- Frankham, R., 1995b. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genet. Res.* 66:95-107.
- Frankham, R., J. D. Ballou y D.A. Briscoe, 2004. *A Primer of Conservation Genetics*. Cambridge University Press
- Frankham, R., J.D. Ballou y D. A. Briscoe, 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franklin, J.F., 1988. Structural and functional diversity in temperate forests. Pp: 166-175 de E.O.Wilon (ed.): *Biodiversity*. NAP, Washington.
- Franklin, L.R., 1980. Evolutionary change in small populations. Pp:135-149 de M.E. Soulé y B.A. Wilcox (eds): *Conservation Biology. An evolutionary ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Futuyma, D., 1998. Wherefore and whither the naturalist? *American Naturalist* 151: 1-6.
- García, S.M. y K.L. Cochran, 2005. Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines. *ICES Journal of Marine Science* 62: 311-318.
- Gärdenfors, U., et al., 2001. The application of IUCN Red List Criteria at regional levels. *Conservation Biology* 15: 1206-1212.
- Gaston, K.J., 1995. What is biodiversity? Pp: 1-9 de K.J. Gaston (ed.): *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell, Oxford.
- Gilbert-Norton, L., et al., 2009. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* 24: 660-668.
- Gilpin, M.E., T. J. Case y F.J. Ayala, 1976. θ -selection. *Math. Biosci.* 32: 131-139.
- Gleason, H.A., 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 1-20.

- Godefroid, S. *et al.* 2011. To what extent are threatened European plant species conserved in seed banks? *Biological Conservation* 144: 1494–1498.
- Goldsmith, F.C. (ed.), 1991. *Monitoring for conservation and ecology*. Chapman and Halla, Londres.
- Gómez-Orea, D. 2007. *Ordenación Territorial*. Mundi-Prensa, Madrid.
- Gomulkiewicz, R. y R.D. Holt, 1995. When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution* 29: 201-207
- Goodsell, P.J., A.J. Underwood y M.G. Chaoman, 2008. Evidence necessary for taxa to be reliable indicators of environmental conditions or impacts. *Marine Pollution Bulletin* 58:323-31
- Grant, P.R. y B.R. Grant, 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49: 241-251
- Green, D., 2005. Designatable units for status assessment of endangered species. *Conservation Biology* 19: 1813-1820.
- Griffith, B., *et al.* 1989. Translocations as species conservation tool: status and strategy. *Science* 245: 477-480.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrushes. *Auk* 34: 427-433.
- Grumbine, E.R., 1994. What is ecosystem management? *Conservation Biology* 8: 27-38.
- Gulland, J.A. 1971. *Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces*. FAO-Acribia, Zaragoza.
- Gunderson, L.H., 2000. Ecological Resilience. In Theory and Application. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 425-439.
- Gutiérrez, D., R. Menéndez, y M. Méndez, 2004. Habitat-based conservation priorities for carabid beetles within the Picos de Europa National Park, northern Spain. *Biological Conservation* 115: 379–393.
- Hairston N.F., F.E. Smith y L.B. Slobodkin, 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-424.
- Hajibabaei, M., *et al.*, 2007. DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *Trends in Genetics* 23: 167-172.
- Hall, L.S., P.R. Krausman y M.L. Morrison, 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182
- Hanski, I.A. y M.E. Gilpin, 1997. *Metapopulation biology, ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Hardin, G. 1968. The Tragedy of the Commons. *Science* 162: 1243-1248
- Harris, L.D., 1984. *The fragmented forest*. Univ.Chicago Press. Chicago.
- Harrison, S. y E. Bruna, 1999. Habitat fragmentation and large scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225-232.
- Hastings, A., *et al.* 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10: 153–164
- Hawden, S. y L.J. Palmer 1922. Reinder in Alaska. *U.S. Dept. Agric. Bull* 1089: 1-72.
- Heijden van der, M.G.A. *et al.*, 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Hendry, A.P. y M.T. Kinnison, 1999. The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* 53: 1637-1653
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp: 185-208 de C.M. Herrera y O. Pellmyr (eds): *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.

- Hey, J., *et al.* 2003. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 597-603.
- Heywood, V. H. y J. M. Iriondo, 2003. Plant conservation: old problems, new perspectives. *Biological Conservation* 113: 321-335.
- Hilty, J. y A. Merenlender, 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation* 92: 185-197.
- Hirons, G., B. Goldsmith y G. Thomas, 1995. Site management planning. Pp: 22-41 de W. J. Sutherland y D. A. Hill (eds): *Managing habitats for conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hobbs, R. J. y S.E. Humphries, 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology* 9: 761-770.
- Holt, W.V. y A.R. Pickard 1999. Role of reproductive technologies and genetic resource banks in animal conservation. *Reviews of Reproduction* 4: 143-150.
- Holway, D.A. *et al.*, 2002. The causes and consequences of ant invasion. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 181-233.
- Holling, C.S. y G.K. Meffe, 1995. Command and control and the pathology of natural resource management. *Biological Conservation* 10: 329-337.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- Holling, C.S., 1978. *Adaptive environment assessment and management*. John Willey, Nueva York
- Holling, C.S., *et al.*, 1995. Biodiversity in the functioning of ecosystems: an ecological synthesis. Pp: 44-83 de C. Perrings, K.G. Mäler, C. Folke, C.S. Holling, B.O. Jansson (eds): *Biodiversity loss. Economic and Ecological issues*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Honnay, O., *et al.*, 2002 Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 213-242
- Hooper, D.U., *et al.*, 2005. ESA Report. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Houston, M.A., 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Howard, P.C. y G. Edwards-Jones, 2006. The costs of biodiversity conservation. The case of Uganda. Pp: 162-169 de M.J. Groom, G.K. Meffe y C.R. Carroll (eds). *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Hufford, K. M. y S. J. Mazer, 2003. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 147-155.
- Hughes, A.R. *et al.*, 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11: 609-623
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- Hutchings, J.A. y Baum, J.K. 2005. Measuring marine fish biodiversity: temporal changes in abundance, life history and demography. *Phil. Trans. R. Soc. B* 2360: 315-338
- Hutchinson G.E., 1965 *El Teatro ecológico y el drama evolutivo*. Blume, 1979. Barcelona.

- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there some many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- IUCN 1994. *Guidelines for protected areas management categories*. IUCN, Gland.
- James, F.C. *et al.*, 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush. *American Naturalist* 124: 17-47.
- James, F.C., y C.E. McCulloch., 1985. Data analysis and the design of experiments in ornithology. Pp. 1-63 de R. F. Johnson (ed): *Current ornithology*. Volumen 2. Plenum Press, Nueva York.
- Janzen, D.H., 1986. The eternal external threat. Pp: 286-303 de M.E.Soulé (ed.): *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland
- Jeffries, M.J., 2005. *Biodiversity and conservation*. Routledge, Londres.
- Jensen, A. 2002. Artificial reefs of Europe: perspectives and future. *ICES Journal of Marine Science* 59: S3-S13.
- Johnson, K.H., *et al.* 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 372-377.
- Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129:657-77
- Jordano, P., 1992. Fruits and frugivory. Pp.105-156 de M. Fenner (ed): *Seeds. The ecology of the regeneration of plant communities*. CAB Int.
- Kapuściński, R. 1998. *Ébano*. Anagrama, Barcelona
- Karr, J.R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries (Bethesda)* 6: 21-27.
- Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115: 186-191.
- Kennedy, T.A., *et al.*, 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasions. *Nature* 417: 636-638.
- Kleiman G., 1990. Decision-making about a reintroduction: do appropriated conditions exist? *Endangered Species UPDATE* 8:18-19.
- Koch, P.L. y A.D. Barnosky, 2006. Late quaternary extinctions: state of the debate. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst* 37: 215-250.
- Kotiaho, J.S., *et al.*, 2005. Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *PNAS* 102: 1963-1967.
- Lambeck, R.J., 1997. Focal species: a multispecies umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* 11: 849-857.
- Lande R., 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9: 782-791
- Landres, P. B., J. Verner y J. W. Thomas, 1988. Critique of vertebrate indicator species. *Conservation Biology* 2: 316-328.
- Laurance, W.F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 134-135.
- Laurance, W.F. *et al.* 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144: 56-67
- Lawton, J.H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374.

- Lawton, J.H., 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 409-413
- Lehman, R.N., P.L. Kennedy y J.A. Savidge, 2007. The state of the art in raptor electrocution research: a global review. *Biological Conservation* 135: 459-479.
- Leiris, M., 1934. *El África Fantasmal. De Dakar a Yibuti (1931-1933)*. Pre-Textos, Valencia.
- Leopold, A., 1933. *Game management*. Charles Scribner and Sons, Nueva York.
- Leopold, A., 1949. *A sand county almanac and sketches here and there*. Oxford Univ. Press, Nueva York.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Lindenmayer, D.B. y J. Fischer 2006. *Habitat fragmentation and landscape change*. Island Press, Washington.
- Loh J, *et al.*, 2008. *Living Planet Index*. WWF International: Gland, Switzerland
- Lonsdale, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Lowe S. J., M. Browne and S. Boudjelas 2000. *100 of the World's Worst Invasive Alien Species*. IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG), Auckland, New Zealand
- Luck, G.W., G.C. Daily y P.R. Ehrlich, 2003. Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 331-336.
- Luken, J.O., 1990. *Directing ecological succession*. Chapman and Hall, Londres.
- Lundberg, J. y F. Moberg, 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6, 87-98
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. Jersey.
- MacArthur, R.H. y J.W. MacArthur, 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Macdonald, I.A.W., *et al.* 1989. Pp: 215-255 de J.A. Drake *et al* (eds): *Biological Invasions: A global perspective*. John Wiley, Chichester.
- Mace, G. M. y A. Purvis 2008. Evolutionary biology and practical conservation: bridging a widening gap. *Molecular Ecology* 17: 9-19
- Mace, G.M., J.L. Gittleman y A. Purvis 2003. Preserving the tree of life. *Science* 200: 1707-1709.
- Madsen, T., R. Shine, M. Olsson y H. Wittzell 1999. Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402: 34-35.
- Marañón, T. 2001. Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. Pp: 153-181 de R. Zamora y F. I. Pugnaire (eds): *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC-AEET, Granada.
- Margalef, R., 1980. *La biosfera. Entre la termodinámica y el juego*. Barcelona: Omega.
- Margules, C.R., y R.L. Pressey 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- Martínez, N.D., 1996. Defining and measuring functional aspects of diversity. Pp: 114-148 de K.J. Gaston (ed.): *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Cambridge.

- Martín-López, B., C. Montes y J. Benayas, 2007. The non-economic motives behind the willingness to pay for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 139: 67–82.
- Matthiessen, P., 1979. *El leopardo de las nieves*. Siruela, Madrid
- Mauder, M., S. Higgs y A. Culham, 2001. The effectiveness of botanic garden collections in supporting plant conservation: a European case study. *Biodiversity and Conservation* 10: 283–401.
- Mauder, M.N. y A.E. Punt 2004. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fisheries Research* 70: 141–159.
- Mayr, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Belknap y Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. 1997. *Así es la Biología*. Debate, Barcelona.
- Mayr, E. y R.O. O'Hara, 1996. The biogeographic evidence supporting the pleistocene forest refuge hipótesis. *Evolution* 40: 55–67.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, N.York.
- Mayr, E., 1963. *Especies animales y evolución*. 1968, Ediciones Ariel, Barcelona.
- McCauley, D.J., 2006. Selling out on nature. *Nature* 443: 27–28.
- McKinney, M.L., 1997. Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Ann.Rev.Ecol.Syst* 28:495–516.
- McKinney, M.L., 2001. Effects of human population, area, and time on Non-native plant and fish diversity in the United States. *Biological Conservation* 100: 243–253.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247–260.
- McLeod, S.R. 1997. Is the concept of carrying capacity useful in variable environments? *Oikos* 79: 529–542.
- Meadows, D.H., D.L. Meadows, J. Randers y W.W. Behrens, 1972. *The Limits to Growth*. Universe Books, Nueva York.
- Milinkovitch, M.C., et al., 2004. Genetic analysis of a successful repatriation programme: a giant Galápagos tortoise. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 341–345.
- Milner-Gulland, E.J. y H.R. Akçakaya, 2001. Sustainability indices for exploited populations. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 686–692.
- Milner-Gulland, E.J., E.L. Bennett y SCB Wild Meat Group, 2003. Wild meat: the bigger picture. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 351–357.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2003. *Ecosystems and human well-being: a framework for assessment*. Island Press, Washington
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC
- Minteer, B.E. y T.R. Miller 2011. The New Conservation Debate: Ethical foundations, strategic trade-offs, and policy opportunities. *Biological Conservation* 144 : 945–947
- Moegenburg, S. y D.J. Levey, 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses. *Ecology* 84: 2600–2612.
- Mooney, H. A., J. Lubchenco, R. Dirzo, y O. E. Sala, 1995. Biodiversity and ecosystem functioning: Basic principles. Pp: 275–325 de V.H. Heywood y R.T. Watson (eds): *Global biodiversity assessment*. UNEP y Cambridge University Press Cambridge.
- Moritz, C., 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary process that sustain it. *Syst. Biol.* 51: 238–254.

- Morris, P. y R. Therivel, 2001. *Methods of Environmental Impact Assessment*. Spon Press, London.
- Morrison M.L., 2002. *Wildlife restoration. Techniques for Habitat Analysis and Animal Monitoring. Society for Ecological Restoration (SER)*. Island Press, Nueva York.
- Morrison, M.L., B.G. Marcot y R.W. Mannan, 1998. *Wildlife-habitat relationships. Concepts and applications*. 2ªed. The University of Wisconsin Press, Madison.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62
- Myers J.H., *et al.*, 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends Ecol. Evol.* 15: 316–320
- Myers, N., 1996. Environmental services of biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 2764-2769
- Myers, N., *et al.*, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858
- Nájera, A. y J. Simonetti, 2009. Enhancing avifauna in commercial plantations. *Conservation Biology* 24: 319–324
- National Wind Coordinating Committee 2002. *Wind Turbine Interactions with Birds and Bats: a Summary of Research Results and Remaining Questions*. National Wind Coordinating Committee, Washington.
- Nei, M., T. Maruyama y R. Chakraborty, 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1-10
- Nevo E. 1978 Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. *Theoretical Population Biology* 13: 121-177.
- Nichols, J.D. y B.K. Williams, 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 668-673.
- Niemi, G.J. y M.E. McDonald, 2004. Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 89-110.
- Nilsson, I.N. y S.G.Nilsson 1985. Experimental estimates of census efficiency and pseudoturnover on islands : error trend and between-observer variation when recording vascular plants. *Journal of Ecology* 73: 65-70.
- Nilsson, S.G. 1987. Limitation and regulation of population density in the breeding *Sitta europaea* (Aves) breeding in natural crevices. *Journal of Animal Ecology* 56: 921-937.
- Nogales, M., *et al.*, 2003. A review of feral cat eradication on Islands. *Conservation Biology* 18: 310-319
- Norton-Griffiths, M. y C. Southey 1995. The opportunity costs of biodiversity conservation in Kenya. *Econ.Ecol.* 12: 125-139
- Noss R.F., 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators *Forest Ecology and Management* 115: 135-146).
- Noss, R.F. y A.Y. Cooperride, 1994. *Saving nature's legacy: protecting and restoring biodiversity*. Island Press, Washington.
- O'Brien, S.J. *et al.* 1995. Conservation genetics of the felidae. Pp: 50-64 de J.C.Arise y J.L.Hamrick (eds): *Conservation genetics. Case histories from nature*. Chapman & Hall, N. York.
- Odum, E. P., 1971. *Fundamentals of Ecology*. W.D.Saunders Company.
- Olson, D.M. y E. Dinerstein, 1998. The Global 200. A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* 12: 502-515.

- Paine, R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91-93.
- Palomares, F. 2001. Vegetation structure and prey abundance requirements of the Iberian lynx: implications for the design of reserves and corridors. *Journal of Applied Ecology* 38: 9-18.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637-669.
- Patterson B.C., 1987. The principle of nested subsets and its implications for Biological Conservation. *Biological Conservation* 1: 323-334.
- Pavlik, B.M., 1996. Defining and measuring success. Pp: 127-255 de D.A. Falk, C.I. Millar y M. Olwell (eds): *Restoring diversity: Strategies for reintroduction of endangered plants*. Island press, Washington, DC.
- Peach, W., S. Baillie y L. Underhill, 1991. Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to West African rainfall. *Ibis* 133: 300-305.
- Pearce, D. y D. Moran, 1994. *The economic value of biodiversity*. IUCN-Earthscan, Londres.
- Pereira, H.M. y H.D. Cooper, 2005. Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 123-129.
- Pérez-Ruzafa A., C. Marcos, J.A. García-Charton y F. Salas, 2008. European marine protected areas (MPAs) as tools for fisheries management and conservation. *Journal for Nature Conservation* 16: 187-192.
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peters, R.L. y J.D.S. Darling, 1985. The greenhouse-effect and nature reserves. *Bioscience* 35, 707-717.
- Peterson, A.T., 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modelling. *The Quarterly Review of Biology* 78: 419-433.
- Pharo, E.J., A.J. Beattie y D. Binns, 1999. Vascular plant diversity as a surrogate for bryophyte and lichen diversity. *Biodiversity Conservation* 13: 282-292.
- Pianka, E.R., 1970. On "r" and "k" selection. *American Naturalist* 104: 592-597.
- Pickett, S.T.A., V.T. Parker y P.L. Fiedler, 1992. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level. Pp: 65-88 de Fiedler, P.L. y S.K. Jain (eds.): *Conservation Biology: the Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation, and Management*. Chapman & Hall, N. York
- Pigafetta, A. 1522. *El primer viaje alrededor del mundo*. Elefante Blanco, 2001, Madrid
- Pimm, S.L. y J.H. Lawton, 1998. Planning for Biodiversity. *Science* 279:2068-2069.
- PNUD 2007. *Informe sobre desarrollo humano 2007-2008. La lucha contra el cambio climático: Solidaridad frente a un mundo dividido*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Nueva York.
- PNUMA 2002. *Perspectivas del medio ambiente mundial (GEO-3)*. URL: <http://www.unep-org/GEO/geo3>.
- Polo, M. 1503 *Libro de las Maravillas*, Anaya, 1984, Madrid
- Popper, K. 1968. *La lógica de la investigación científica*. 1995, Círculo de Lectores, Madrid.

- Pressey, R.L., C.J. Humphries, C.R. Margules, R.I. Vane-Wright y P.H. Williams, 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 124-128.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*. 132: 652-669.
- Puppim de Oliveira, J.A. *et al.*, 2011. Cities and biodiversity: Perspectives and governance challenges for implementing the convention on biological diversity (CBD) at the city level. *Biological Conservation* 144: 1302–1313.
- Purvis, A., J.L. Gittleman, G. Cowlishaw y G.M. Mace, 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proc.R.Soc.Lond. B* 267: 1947-1952.
- Quammen, D., 1996. *The song of the Dodo*. Pimlico, Londres
- Quin, G.P. y M.J. Keough, 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Rabinowitz, D., S. Cairns y T. Dillon, 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British isles. Pp: 182-204 de M.E. Soulé (ed): *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*: Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Ramírez, A. y J.L. Tellería, 2003. Efectos geográficos y ambientales sobre la distribución de las aves forestales ibéricas. *Graellsia* 59: 219-231
- Ramírez, A., 2004. *Efectos geográficos, ambientales y biológicos sobre la distribución de las aves forestales ibéricas*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Rapoport, E.H., 1975. *Areografía. Estrategias Geográficas de las Especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Real Academia Española, 2001. *Diccionario de la Lengua Española*. 23 ed., Madrid.
- Reed, D.H., *et al.* 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113: 23-34
- Reijnen, M, R. Poppen, C. J. Terbraak y J. Thiessen, 1995. The effects of car traffic on bird populations in woodland. 3. Reduction of density in relation to the proximity of main roads. *Journal of Applied Ecology* 32: 187-202.
- Rey-Benayas, J.M.R., A.C. Newton, A. Díaz y J.M. Bullock. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325:1121–24
- Rhymer, J.M. y D. Simberloff, 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 83-109
- Ricciardi, A. y D. Simberloff 2009. Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 248-253
- Ricketts, T. H. G. C. Daily, P. R. Ehrlich y C. D. Michener, 2004 Economic value of tropical forest to coffee production. *PNAS* 101: 12579–12582
- Richardson, D.M. *et al.* 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Roberge, J.M. y P. Angelstam, 2003. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* 18: 76-85.
- Rodríguez, J.P. *et al.*, 2010. Establishing IUCN Red List criteria for threatened ecosystems. *Conservation Biology* 25: 21–29.
- Root, R.B., 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350

- Rosell, C., *et al.*, 2003. *Cost 341. La fragmentación del hábitat en relación con las infraestructuras de transporte en España*. O. A. Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Rosenzweig, M.L., 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Routman, S.K. Davis, 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77:13-27.
- Ryder, O.A., 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 9-10.
- Rytwinski, T. y L. Fahrig, 2012. Do species life history traits explain population responses to roads? A meta-analysis. *Biological Conservation* 147: 87–98.
- Sakai, A.K. *et al.*, 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Santos, T. y J.L. Tellería, 1998. *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados de las mesetas ibéricas*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Santos, T. y Tellería, J.L. 1997a. Efectos de la fragmentación sobre las aves insectívoras forestales de dos localidades europeas. *Ardeola* 44:113-117.
- Santos, T. y Tellería, J.L. 1997b. Vertebrate predation on Holm Oak *Quercus ilex* acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.
- Santos, T., J.L. Tellería, y R. Carbonell, 2002. Bird conservation in fragmented Mediterranean forests of Spain: effects of geographical location, habitat and landscape degradation. *Biological Conservation* 105: 113-125
- Sauer, J.R., J.E. Hines y J. Fallon. 2008. *The North American Breeding Bird Survey, Results and Analysis 1966–2007. Version 5.15.2008*. USGS Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland.
- Saunders, A. y D.A. Norton, 2001. Ecological restoration at Mainland Islands in New Zealand. *Biological Conservation* 99: 109-119.
- Scott, J. M. *et al.* 1993. Gap analysis: A geographical approach to protection of wildlife diversity. *Wildlife Monographs* 123: 3-41.
- Schwartz, M.K., G. Luikart y R.S. Waples 2007. Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 25-33.
- Schwartz, M.W., 1999. Choosing the appropriate scale of reserves for conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst* 30: 83-108.
- Schwitzguébel, J.P., *et al.*, 2002. Phytoremediation: European and American Trends Successes, obstacles and needs. *J Soils & Sediments* 2: 91-99.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 19:198–207
- Seidl, I. y C.A. Tisdell, 1999. Carrying capacity reconsidered: from Malthus' population theory to cultural carrying capacity. *Ecological Economics* 31: 395-408
- Sexton, J.P., P.J. McIntyre, A.M. Angert y J.K. Rice, 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:415–36
- Shaffer, M. L., 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131-134.
- Shaw, E. Shea, K. y P. Chesson, 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 170-176.

- Simberloff, D. 2003. Confronting introduced species: a from of xenophobia? *Biological Invasions* 5: 179-192.
- Simberloff, D. y K.P. Dayan, 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 22: 115-143.
- Simberloff, D., 1997. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247-257.
- Simberloff, D., 2010. Invasive species. Pp: 131-152 de N.S. Sodhi y P.R. Ehrlich (eds.) *Conservation Biology for All*. Oxford University Press. Oxford.
- Simpson, G.G., 1961. *Principles of Animal taxonomy*. Columbia Univ. Press, N.York
- Sinclair, A.R.E. y C.J. Krebs 2002. Complex numerical responses to top-down and bottom-up processes in vertebrate populations. *Phil. Trans.R.Soc.Lond.* B 357:1221-1231.
- Smith, K.F., K. Acevedo-Whitehouse y A.B. Pedersen 2009. The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation* 12: 1-12.
- Snyder, N.F.R. *et al.* 1996. Limitations of captive breeding in endangered species recovery. *Conservation Biology* 10: 338-348.
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters* 10: 1115-1123.
- Sol, D. *et al.*, 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *PNAS* 102: 5460-5465.
- Soorae, P.S. (Ed.) 2007. Re-introduction News. *Newsletter of the UCN/SSC Re-Introduction Specialist Group* 26: 1-60.
- Soulé, M. y B. Wilcox, 1980. *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland.
- Soutullo, A. 2010. Extent of the Global Network of Terrestrial Protected Areas. *Conservation Biology* 24: 362-365.
- Spellerberg, I.F., 1993. *Monitoring ecological change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Srivastava, D.S. y M. Vellend, 2005. Biodiversity-ecosystem function research: it is relevant to conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 267-294.
- Stamps, J.A., M. Buechner y V.V. Krishnan, 1987. The effects of the edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *American Naturalist* 129: 533-552.
- Stebbins, G.L., 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia Univ. Press, N.York.
- Steinfeld H., *et al.*, 2006. *Livestock's long shadow. Environmental issues and options*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma.
- Sterner D, S. Orloff, y L. Spiegel, 2007. Wind turbine collision research in the United States. Pp: 81-100 de M. de Lucas, G.F.E. Janss y M. Ferrer (eds.). *Birds and wind farms. Risk assessment and mitigation*. Madrid, Quercus.
- Stevenson P.R. 2001. The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 161-178.
- Stockwell, C.A., A.P. Hendry y M.T. Kinnison, 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 94-101
- Stohlgren, T.J., D.T. Barnett y J.T. Kartesz, 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Front Ecol Environ* 1: 11-14.
- Sullivan, R. 2005. *Ratas. Cuatro estaciones con los vecinos menos queridos de Nueva York: su historia y hábitat*. Alba, Barcelona.

- Sutherland, W. (ed.), 2006. Ecological census techniques. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Sutherland, W.J. y H.J. Woodroof, 2009. The need for environmental horizon scanning. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 523–527.
- Tellería, J.L. y T. Santos, 1995. Effects of forest fragmentation on a guild of wintering passerines: the role of habitat selection. *Biological Conservation* 71: 61–67.
- Tellería, J.L. y T. Santos, 1999. Distribution of birds in fragments of Mediterranean forests: the role of ecological densities. *Ecography* 22: 13–19.
- Tellería, J.L., E. Virgós, R. Carbonell, J. Pérez-Tris y T. Santos, 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* 95: 253–264.
- Templeton, A.R., K. Shaw, E. Routman y S.K. Davis. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 132–27.
- Templeton A.R., K. Templeton y B. Read, 1984. Factors eliminating inbreeding depression in a captive herd of speke's gazelle (*Gazella spekei*). *Zoo Biología* 3:177–199.
- Terborgh, J. 1974. Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species. *BioScience* 24:715–722
- Thomas, C.D., 2011. Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 216–221.
- Thompson, W.L., G.C.White y C.Gowan, 1998. *Monitoing vertebrate populations*. Academic Press, San Diego.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D., 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Oikos* 78: 81–92.
- Tilman, D., R.M. May, C.L. Lehman y M.A. Nowak, 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- Tomiuk, J., y V. Loeschcke. 1993. Conditions for the establishment and persistence of transgenic organisms. Pp: 117–133 de F. Wohrmann and J. Tomiuk (Eds.). *Transgenic organisms: risk assessment of deliberate release*. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland.
- Tompkins, D. M., and K. Wilson. 1998. Wildlife disease ecology: from theory to policy. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 476–478
- Tonkyn, D.W. 1993. Optimization techniques for the genetic management of endangered species. *Endangered Species Update* 10: 1–9.
- Traill, L.W., C.J.A. Bradshaw y B.W. Brook, 2007. Minimum viable population size: a metaanalysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation* 139, 159–166
- UICN, 1998. *Guías para las reintroducciones de la UICN*. UICN, Gland
- UICN, 2003. *Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN*. Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Espacios de la UICN. UICN, Gland, Suiza.
- UNEP-WCMC, 2010. *A-Z Guide of Areas of Biodiversity Importance*. UNEP-WCMC. Cambridge.
- Usher, M.B., 1988. Biological invasions of nature reserves: a research for generalizations. *Biological Conservation* 44: 119–135.
- Valentini, A.F., F. Pomparion y P. Taberlet, 2008. DNA barcoding for ecologists. *TREE* 24: 110–117.

- Van der Meijden, E. y R.E. van der Waals-kooi. 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in the Netherlands sand dune system. I. Reproductive strategy and the biennial habit. *J. Ecol.* 67:131-154.
- Vane-Wright, R.I., C.J. Humphries y P.H. Williams, 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235–254.
- Vilà, M. y P.E. Hulme, 2011 Jurassic Park? No thanks. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 496-497.
- Vilà, M. *et al.* 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European cross-taxa assesment. *Frant. Ecol. Environ.* 8: 135-144.
- Walker, B. 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- Wang, B. y Y.L. Qiu, 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363.
- Watson, R. y D. Pauly 2001. Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature* 414: 534-536.
- Watters, J.V., S.C. Lema y G.A. Nevitt, 2003. Phenotype management: a new approach to habitat restoration. *Biological Conservation* 112: 435-445.
- Webster, W. 1877. *Leyendas vascas*. Miraguano, Madrid
- Weiner, J. 1994. *El pico del pinzón. Una historia de la evolución en nuestros días*. Galaxia Gutenberg, Barcelona
- Whittaker, R.H., 1970. *Communities and ecosystems*. MacMillan, N. York.
- Wiens J.A., 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press, Cambridge
- Wikelski, M., V. Wong, B. Chevalier, N. Rattenborg y H.L. Snell, 2002. Marine iguanas die from trace oil pollution. *Nature* 417: 607-608
- Wilcove, D.S., 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66: 1211-1214
- Wilson E.O. 1992. *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Harward.
- Wilson E.O., 2000. On the future of Conservation Biology. *Conservation Biology* 14:1-3
- Wilson, E.O. y E.D. Willis, 1975. Applied biogeography. Pp: 522-534 de M. L. Cody y J. M. Diamond (ed): *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Harvard.
- Williams, S.L., 2001. Reduced genetic diversity in eelgrass transplantations affects both population growth and individual fitness. *Ecological Applications* 11: 1472-1488.
- Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco y J.M. Melillo, 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499
- Woodroffe, R. y J. R. Ginsberg, 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280: 2126-2129
- Wright, S., 1931 Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- WWF 2010. *Living Planet Report 2010*. World Wide Fund for Nature, Gland.
- Young, L.M., D. Kelly y X.J. Nelson, 2012. Alpine flora may depend on declining frugivorous parrot for seed dispersal. *Biological Conservation* 147 (2012) 133–142
- Young, T.P., 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83.
- Zedler, J. B., 2000. Progress in wetland restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 402-407.

Índice temático

- abundancia 53-54, 67, 92-93, 98, 106,
147-155, 166-167, 171, 173,
176-182, 249, 267, 285
- accesibilidad 249
- Achatinella abbreviata* 15
- Acinonyx jubatus* 157
- Acipenser sturio* 229
- Acrocephalus schoenobaenus* 155
- Acropora* 77, *Acropora cervicornis* 112,
Acropora millepora 50
- Actias isabellae* 226
- Acyrtosiphon pisum* 162
- Adansonia digitata* 64
- ADN 60, 62, 205, 210
- Aegithalos caudatus* 189
- aerogenerador 234-241
- afanomicosis 247
- África 21, 35, 48, 63-64, 67-68, 101, 133,
139, 156, 160, 216, 246
- African Rhino Specialist Group 64
- Agama* 87
- Agropecten irradians* 115
- Alauda arvensis* 149
- Alchemilla* 77
- alelo 203, 205-211, dominante 205, 211,
recesivo 205, 211
- Alemania 149, 235, 260
- Alepis flavida* 256
- Allonemobius* 78
- Alopex lagopus* 246
- Alopias vulpinus* 112
- Amazonía 45
- Amblyrhynchus cristatus* 122
- América 39, 48, 60, 67, 101, 170, 181,
225, 243, 246
- análisis de huecos 218-219, covarianza
(ANCOVA) 176, 179, 188,
chi-cuadrado 176-178,
disponibilidad vs. uso 176,
estadístico 176, molecular 156,
multivariante 89, 176, 179-180,
regresión logística 176, 180, 191,
regresión múltiple por pasos 180,
regresión simple 176, 180, varianza
(ANOVA) 176-179, viabilidad
poblacional 156, 210
- anfibios 53, 64-66, 68, 79, 101, 127, 198,
204, 209, 236, 238, 247, 251, 270
- angiospermas 65
- Anoplolepis gracilipes* 49
- Anser indicus* 246
- Anseriformes 239
- Anthozoa 112
- Antillas 181
- Aphanomyces astaci* 246-247
- Apis* 78
- aplicación tecnológica 25
- Apodemus sylvaticus* 194, 232
- Apodiformes 239
- aproximación ecosistémica 107-109,
específica 107-109
- Aquila adalberti* 245, 247
- Ara macao* 175
- Arabidopsis thaliana* 201, 253
- Arachnida 61
- arañas 59, 61, 65, 74
- Araucaria humboldtensis* 187
- área de campeo 269, protegida 215-226,
residencial 52, 222-223, 229, 269,
tampón 223
- Áreas endémicas para las aves
(Endemic bird areas) 138
- Áreas salvajes de alta biodiversidad
(High-biodiversity wilderness
areas) 138
- arrecife de coral 50-51, 112, artificial
278-279
- Artiodactyla* 74, 162
- artrópodos 59
- Arvicola terrestris* 232

Asia 9, 46, 48, 51, 52, 60, 67, 232, 246
 asignación 153
 Asociación Mundial de Zoos
 y Acuarios 266
 Atlántico 51, 140, 146, 244
 Australasia 139
 Australia 49, 51, 67, 105, 126, 170, 231,
 236, 247, 271
Austropotamobius pallipes 246-247
 Aves 17, 18, 45, 47, 64-66, 68-69, 73,
 78-79, 99, 118, 125-127, 138, 139,
 146, 148, 148-150, 155, 157, 175,
 188-189, 191-192, 195, 204, 209,
 216, 218, 226, 234, 236-241, 246,
 251, 253-258, 271-272, 284-285
 bacterias 19, 61, 95
Balanus improvisus 247
 banco de germoplasma 260, de semillas
 281-281
 Barcode of Life Data System 62-63
 barro 246
Batrachochytrium dendrobatidis 247
 Bélgica 149, 235, 241, 260
 benton 46, 121
Betula szaferi 260
 Betulaceae 260
 bioacumulación 122-124
 biodiversidad 19-20, 30, 39, 57, 81, 108,
 138-139, 276, estructural 19-20,
 funcional 19-20
 biogeografía 82, 217, de islas 96, 100, 197
 biología de la conservación 20, 24, 276, 286
 BirdLife International 128, 149
Bison bonasus 259, 263
Bithynia tentaculata 246
 bivalvos 68
 blanqueo (corales) 51
Boiga irregularis 251
Bombina 78
Bombus 117
Boops boops 221
 Boraginaceae 260
Borderea chouardii 53
 bosque 32-34, 42-45, 47-48, 52, 91,
 101-102, 109, 114, 118, 127, 135,
 138-140, 147, 151-152, 161,
 179-180, 185-186, 188-195, 216
 Bosques de frontera (Frontier forests) 138
Bradypus variegatus 181
Branta canadensis 247
 Brasil 45, 175,
Brassica napus 281
 Brassicaceae 142, 260
 briozoos 68
 British Trust for Ornithology 155
Bromus bromoideus 260,
 Bromus interruptus 260
Bubulcus ibis 243
Bufo bufo 235
 Bulgaria 236
Cacyreus marshalli 247
 cadena de extinción 54
Calandrinia galapagosa 254
Callaeas cinerea 256
 cambio climático 45, 51, 245, ético 17,
 29, 35, 37, global 43-44, 51
 Camerún 64
 campos electromagnéticos 240
 Canadá 203, 236, 271
Canariella canariella 136, *Canariella*
 canariensis 136
Canis latrans 203, *Canis lupus* 114-115,
 203, 222, *Canis rufus* 203, 265,
 Canis simensis 246
 capacidad de carga 22, 41, 92, 160, 161,
 163, 168, 180, 255
Capra hircus 256
Capreolus capreolus 74, 179-180
 captura por unidad de esfuerzo 167
 capturabilidad 150, 167
 Carabidae 92
 Carbonífero 39
Carcharinus limbatus 115
 carne de monte 45
Carnegiea gigantea 173
 Carnivora 79, 223
Carpodacus mexicanus 201
 carretera 187, 234-238
Castor canadensis 114, *Castor fiber* 114
 catástrofes 50

- Cattleya violacea* 71
Caulerpa taxifolia 49
 caza 45-46, 66, 159-160, 271, 223
 censo efectivo 208-210
Centaurea solstitialis 257
 Centros de diversidad vegetal (Centres of Plant Diversity) 138
 Centros de extinción inminente (Centers of imminent extinction) 138
Ceratocystis ulmi 247
Certhia brachydactyla 189, 195
 certificado de sostenibilidad 141
Cervus canadensis 114-115, *Cervus elaphus* 74, 256, *Cervus elaphus barbaricus* 74, *Cervus elaphus elaphus* 74, *Cervus elaphus hispanicus* 74, *Cervus nippon* 247
Cetartiodactyla 74
Chaetodon semilarvatus 50
 Charadriiformes 239
Chelonoidis nigra 264
 China 99
Cicindela campestris 92
 ciclo biogeoquímico 108, biológico 52
 Ciconiiformes 239
 ciencia 23-24, 27, aplicada 24, 81
 citocromo c oxidasa 62
 clamidiosis 266
Clethra arborea 257
Clethrionomys glareolus 232
 CMH (complejo mayor de histocompatibilidad) 210
 coccidiosis 266
Cochlearia 77, *Cochlearia polonica* 260
 código de barras 62
 Código Pastoril 33
Codium fragile 247
 coeficiente de capturabilidad 167, de importancia del fundador 265
Coffea arabica 32
Coincya pseudercuastrum spp
puberula 260
Colaptes 78
 Coleoptera 58, 92, 110, 161, 257
 Colombia 139, 186,
- Columbiformes 239
 Common Bird Census 155
 complejidad ambiental 102
 complejo agámico 76-77, 202
 complementariedad 218, 220
 comunidad de especies 40-42, 71, 90-91, 95-107-108, 111-116, 125-126, 136-137, 148, 192, 217, 232, 235, 237, 251, 276, 280-281, 283, 286, concepto funcional 97, concepto operacional 97, 148, ensamblaje 277, 280, epifenómeno 96, visión holista 96, visión individualista 96
 condición corporal 124, 154-155, 177, 195
 conectividad 116-118, 223, 225-226, 236, 279
 Conferencia de las Naciones Unidas sobre Medio Ambiente 18
Connochaetes taurinus 160, 162
 conservación *ex situ* 142, 144, 259-274, 276, 282, *in situ* 142, 144, 169, 261-262
 Consorcio para el Censo de la Vida Marina 60, 146
 contaminación 17, 45, 50, 122, 201, 280, biológica 243
 control biológico 257
 Convención sobre Evaluación de Impacto Ambiental en Contextos Transfronterizos 136
 Convención sobre los Humedales (Ramsar) 18, 143, 221
 Convenio sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) 18, 160, sobre la Conservación de la Vida Silvestre y del Medio Natural de Europa 18, sobre la Conservación de las Especies Migratorias de Animales Silvestres 18, sobre la Diversidad Biológica 18, 134, 145, 244
Copernicia 88
 corales 50-51, 68, 111-112
 cordados 61

Cordillera Cantábrica 83-84
Coris julis 221
 corredor biológico 219, 225, de fauna
 225, de hábitat 225, ecológico 225,
 lineal 225, múltiple 225
Cortaderia selloana 253
Corvus hawaiiensis 246
 Costa Rica 31-32, 34
 covariante 176, 179, 188
Crataegus 77
 crecimiento exponencial 160-161, 148,
 logístico 160-161, 165-166
 Cretácico 39
 crinoideos 68
Crocota crocuta 222
 crustáceos 60-61, 65-66, 209, 279
 Cuba 181
 Cuculiformes 239
 cuello de botella 264, 272
Cuon alpinus 222
 custodia del territorio 141
Cyanistes caeruleus 189, 195
Cyathocotyle bushiensis 246
Cyrba algerina 61
Daphnia 77
 DDBJ (DNA Data Bank of Japan) 62
 DDT (Dicloro Difenil Tricloroetano) 121,
 declaración de impacto ambiental 134,
 136, 228
 Declaración de Río sobre Medio
 Ambiente y Desarrollo 134
 déficit linneano 57
 deforestación 34, 40, 45, 48, 223
Dendrobates leucomelas 171
Dendrocopos leucotos 216
 densidad 54, 56, 149-150, 152, 155,
 162-163, 170, 221-222, ecológica
 191-193, 222, regional 186, 198
 denso-dependiente 161
 depredador 49, 115, 194, 256, 270,
 subsidiado 231
 depresión endogámica 211
 deriva genética 77, 206, 208
 desplazamiento 261
 desviación típica 151
 detectabilidad 150
 deuda de extinción 64, 222
 Devónico 39
Diaethria anna 131
 diagnóstico 23, 25-27, 87, 100, 121, 131,
 142, 155, 168, 171, 224, 228,
 248-249, 253
 Diatomyidae 60
Dicentrarchus labrax 221
Diceros bicornis 64, *Diceros bicornis*
 longipes 64
 dicotiledóneas 68, 209
 Dinamarca 149
Diplodus melanura 221, *Diplodus sargus*
 221, *Diplodus vulgaris* 221
Diplotaxis siettiana 142, 260
 Directiva relativa a la conservación de los
 hábitats naturales y de la flora y
 fauna de Europa 18, 90, 98
 diseño experimental 172-182
 diversidad alélica 203, 205-206, biológica
 18-19, genética 204, diversidad α
 58-59, 104, diversidad β 58-59, 104,
 índice 98
 dominio vital 269
 dominio y control 26
 Doñana 177-178
Dorcadion fuliginator 58
Dreissena polymorpha 234, 247, 250
Drosophila subobscura 201
Dugesia 77
 ecología de la restauración 275-286
 ecología del paisaje 135, 217, 284
 ecorregión 140-142
 Ecorregiones en crisis (Crisis
 ecoregions) 138
 Ecorregiones globales G200 (Global 200
 ecoregions) 138, 140-141
 ecosistema 19, 21, 40, 96, 107-119, de
 referencia 276-278, 280, 285
 ecotono 193-194, 196
 ecuación logística del crecimiento
 159-161, 163-164
 Ecuador 110
 edificio 234
 efecto Allee 55, 165, de Arca de Noé 220,
 de borde 187, 193-196, 219-220,

- 223, 226, 235, 240, de la densidad 155, en cascada 115, de rescate 196
- Elaphurus davidianus* 259, 263
- electroforesis 204-205
- EMAS (European Eco-Management and Audit Scheme) 143
- embalses 48, 185, 229, 233-234
- EMBL European Molecular Biology Laboratory) 62
- Empidonax trillii extimus* 257
- encefalitis 266
- endogamia 131, 199, 206, 211-212, 262, 264, 272
- enfermedades 19, 49, 51, 246-247, 266
- enjambre híbrido 202
- epifenómeno 96
- Epipactis* 77
- equinoideos 68
- Equus* 159, *Equus burchellii* 35, *Equus caballus* 39, *Equus caballus przewalski* 263, *Equus hemionus* 46, *Equus stenonis* 39
- Erebia triara* 245
- Erinaceus europaeus* 232
- Erithacus rubecula* 149, 151, 191
- erradicación 248, 256
- error estándar 151-152
- escala temporal y espacial 65, 134-135, 229
- escenario evolutivo 76, 199, 286
- España 83, 92, 98, 142-143, 149, 151, 177-180, 188-189, 195, 216, 218, 230, 233, 235, 241, 260, 262, 270, 282
- especiación alopátrica 77, 82, 101-102, simpátrica 77
- especialización 45, 54, 124
- especie 10, 76-83, amenazada 53-54, autóctona 244, bandera 128, 224, bioindicadora 123-125, biomarcadora 123, borde blando 196, borde duro 196, clave 112-113, 115, 243, conductora 115, críptica 60, 62, dominante 112-113, 243, 245, 281, endémica 217, enlace móvil 285, estenoica 91-92, eurioica 91-92, exótica 53, 142, 201, 231, 237, 243-244, 250, 256-258, 261 exótica accidental 244, exótica invasora 45, 244, exótica naturalizada 244, extinta 53-54, facilitadora 115, ingeniera de ecosistemas 280, k-estratega 41, migratoria 135, 229, rara 112, redundante 112-113, 115, r-estratega 41, 52, sombrilla 123, 125, 127, subrogada o sustituta 123, vulnerable 53-54, concepto biológico 73, concepto evolutivo 76, concepto tipológico 73
- espermatozoide 210
- estación de seguimiento 148, 151-152
- estocasticidad ambiental 164, 166
- estrategia preventiva vs. reactiva 137
- estrato de muestreo 152-154
- estrés 122
- Ética 36-37
- Etiopía 246
- Euconus* 114
- Euphrasia* 77
- Eurasia 84
- Europa 18, 36, 43, 47-48, 67-68, 92, 98, 134, 139, 146, 149, 161, 165, 188, 216, 232, 240, 244, 246-247, 260
- Eurytermora affinis* 201
- Euterpe oleracea* 175
- evaluación ambiental estratégica 133, de impacto ambiental 134, 228
- evolución biológica 9, 21, 37, cultural 9
- exactitud 150
- éxito reproductivo 154
- expansión urbana 226, 230-231
- experimento 24-26, 78, 115, 119, 153-154, 166, 182, 173, 211 manipulativo 174-175, 258, observacional 154, 174-175, 166
- explotación maderera 47, 109, 223
- explotación turística 174
- externalidad 34-35
- extinción (Sexta Gran Extinción) 69, local 43, 67, regional 43, 67
- Fagus sylvatica* 102, 147, 229

- Falco peregrinus* 121
 Falconiformes 239
 FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y el Desarrollo) 22, 48
 Fauna y Flora Internacional 17, 128
Felis catus 256
Felis concolor coryi 81
 fenotipo 21, 286
 ferrocarril 48, 235-236, 253
 filogenia 80
 filopatria 269
 fitorremediación 280
 Fitosociología 97
Foeniculum vulgare 257
 foraminífero bentónico 68, planctónico 68
 fragmentación 45, 185-198
 Francia 149, 221, 260,
 función de incidencia 190
 fundador 252, 263, 265, 272
Galemys pyrenaicus 245
 Galliformes 239
Gallotia bravoana 61, *Gallotia intermedia* 61, *Gallotia simonyi* 61
Gambusia 78
 ganado 9, 33, 47, 97, 254-255
Gasterosteus 78
 gastrópodo 68
 gatos 231, 256, 258
 Gaviformes 239
Gazella cuvieri 262, *Gazella dama mhorri* 262, *Gazella dorcas* 262, *Gazella subgutturosa* 46
 gen 21, 205, epistásico 208
 GenBank 62
 genotipo 21, 87, 207,
Geospiza 78, *Geospiza fortis* 200
 Gestión de hábitat 285, ecosistémica 22, 26, *ex situ* 142, 144, *in situ* 142, 144
 gimnosperma 65, 209
Ginkgo biloba 99
Giraffa camelopardalis 21
 Global Biodiversity Information Facility 63
 Gobi 103
Gorgonia ventalina 50
 grado de amenaza 53-54, 271
 grafiosis 247
 Grapsidae 111
 gripe aviar 246
 Grupo de Especialistas de la UICN 160 (elefante africano), 244 (especies invasoras), 268 (reintroducciones)
 Gruiformes 239
 grupo funcional 97, 113, 115-116
 hábitat 45, 47, 89-91, 169, 185, amplitud 91-92, calidad 91-92, 157, 168-183, central 93, cobertura regional 198, conservación 89, 262, corazón 93, 272, destrucción 47-48, estacional 94, fuente 93-94, 193, 222, 236, fuente-sumidero 94, nuclear 93, perdido 45, potencial 93, selección 90, sumidero 93-94, 193, 221, 223, 236, tipológico 97, 153
 Hawaii 246
Hedera vulgaris 256
 helecho 65, 105, 209
Hemiphaga novaeseelandiae 256
 Hemiptera 162
 herpes 266
Heterakis 246
 heterocigosis media 203-204
 heterogeneidad 117
Heteronotia 77
 hibridación 77, 78-79, 131, 156, 202-203, 263
Hieraceum 77
 Himalaya 60, 169
 hipótesis científica 24-27, 36, 75, -76, 80, 87, 91, 100, 111, 115, 142-143, 147, 159, 170, 172, 178-181, compensación funcional 113, comportamiento idiosincrático 111-112, disponibilidad de recursos 252, diversidad estabilizadora 112-113, liberación de los mesodepredadores 115, muestreo 191-192, 206, mundo verde 115, nula 177-178, perturbación intermedia 104, 253, productividad intermedia 103, redundancia funcional 112-113, remaches 113,

- refugios 101, relación entre energía y número de especies 101, resistencia de las comunidades 251
- Holanda 149, 235-237, 241, 260
- holotipo 61
- homogenización biológica 49, 250
- hongo 61, 65, 140, 247, 281
- hormiga invasora 49, 246, 250
- hotspot* 101, 139-140
- Hydrodamalis gigas* 159
- Hyla* 78
- Hylidae 101
- Hylocichla mustelina* 90
- Hymenoptera 117
- IAB (International Association of Botanic Gardens) 267
- Icerya purchasi* 257
- impacto ambiental 228, 134, 136, acumulativo 229, directo 229, indirecto 229, permanente 229, residual 230, reversible 229
- incertidumbre científica 172
- índice de abundancia 150, 167, adecuación del hábitat 181-183, diversidad 98, singularidad filogenética 106, ponderado 153
- Índico 51, 79
- Indonesia 60
- inducción 24
- Inglaterra 241
- insecto 32, 34, 59, 61, 65-66, 68, 116, 204, 209, 246
- integridad biótica 126
- interacción 117-118
- introducción benigna 244, 261
- introgresión 202, 244, 282
- invasibilidad 103, 251
- investigación operativa 220
- Irak 46
- Irlanda 149
- ISIS (International Species Information System) 263
- isla 219, 81, 96, 100, 102, 159, 176, 181, 207, 223, 234, 250, 251, 254, 256-257, 272, Alborán 142, Arrán 76, de hábitat 101, Daphne Mayor 200, Española 264, Isabela 110, Mauricio 66, Menorca 98, 177, San Cristóbal 200, San Mateo 163, Nueva Caledonia 187, Nueva Guinea 73, Santa Cruz 257, Sur 255
- islas Aleutianas 246, Azores 258, Británicas, Canarias 61, Galápagos 254, 264, Marianas, 251
- ISO (International Organization for Standardization) 143
- Jadera haematoloma* 201
- jardín botánico 231, 259-260
- Juniperus monosperma* 281, *Juniperus thurifera* 179, 189
- Kenia 35-36, 47, 64, 139
- Kochia scoparia* 281
- lago 102, 135, 233, Victoria 49
- Laonastes aenigmamus* 60
- Lates niloticus* 49
- Latimeria* 106, *Latimeria chalumnae* 79, *Latimeria menadoensis* 79
- Leontopithecus chrysopygus* 273, *Leontopithecus rosalia* 273
- Lepidoptera 162
- Liliaceae 260
- Limonium* 77
- Linepithema humile* 49, 250
- líquen 65, 105
- Living Planet Index 68, 146
- Lo último salvaje (Last of the wild) 138
- locus (loci) 203-205, 207, 211
- Lophophanes cristatus* 189
- Loxodonta africana* 160
- Luehea seemannii* 58
- Lycaenidae 197
- Lycaon pictus* 222, 246
- Lynx pardinus* 176-177, 245, 247, *Lynx rufus* 114
- Lysimachia minoricensis* 260
- Macropus rufogriseus* 247
- Madagascar 60
- malaria 246
- mamíferos 45, 52, 60, 64-66, 68-69, 127, 204, 209, 232, 236, 238, 245, 251, 268, 271
- Mammalia 74, 204

- Mammuthus primigenius* 159
 manejo adaptativo 26, 109, 142, 144-146,
 166-167, 174-175, 230, 258,
 asesorado evolutivamente 202,
 de sucesiones 277, fenotípico 286
 manglar 110-111
 mariposas 43, 47, 56, 90, 127, 131, 146,
 198, 226, 245, 247
 Marruecos 262
Martes martes 176-177
 Mauritania 33, 64
Mazama 74
 media ponderada 149, 153
 medida compensatoria 230
 mediterráneos 140, 190, 192, 195, 230,
 247, 282
 Mediterráneo 49, 279
Megahippus 39
Megaptera novaeangliae 140
 megavertebrado 128
 megazoo 224
Melanogrammus aeglefinus 167
Meles meles 232
Melitaea diamina 90
 memoria ecológica 40-41, 276, 281
 mentalidad de reserva 216
Mercenaria 78
 Mesoamérica 101, 225
 metapoblación 84, 197, 220, 284
 método científico 24-25, 153, 170, 181,
 228, hipotético deductivo 24,
 inducción 24
 micorrizas 268, 281
Micracinonyx 159
 microbios 60
 microevolución 200-201
Micromys minutus 232
 microrreserva 217
Microtus 52, 126
Microtus agrestis 232
 migración asistida 245
 minería 45, 201
 modelo de biogeografía insular 197,
 metapoblaciones 197, matemático
 170, verbal 170
 molusco 53, 60-61, 65-66, 114, 209, 279
 monocotiledónea 68
 Montañas Rocosas 127
 moquillo 246
Morone 106
 mortalidad 122, 154-156, 234, 239-241
 Mozambique 60, 268
 muestra 148, 150
 muestreo estratificado 152
Muntiacus putaoensis 60, *Muntiacus*
reevesi 232, *Muntiacus*
truongsonensis 60
Mus musculus 232
Muscardinus avellanarius 232
 musgo 65, 105, 209
Mustela 256, *Mustela erminea* 232,
Mustela nigripes 263, *Mustela*
nivalis 232
 mutación 21, 210
Myiopsitta monachus 244
Myocastor coypu 247
Myosotis ruscinonensis 260
 nematodo 61
Neofelis nebulosa 263
 Neolítico 9, 47, 227
Neomys fodiens 232
 Neotrópico 103, 118, 139, 171, 284
Nestor meridionalis 256, *Nestor*
notabilis 255
 nicho 87-91, 96, 99-100, 111, 122, 125,
 169, 170-171, 179, 251, eltoniano
 88, 111, fundamental 88,
 grinnelliano 88, hiper-espacio 89,
 realizado 88-90
 Nilo 49
 Norteamérica 52, 68, 84, 93, 101, 115,
 139, 146, 159, 170, 194, 203, 231,
 234, 236, 240, 246, 250, 271
 North American Breeding Bird Survey 150
 Noruega 149
Notropis 78
 Nueva Síntesis 75
 Nueva Zelanda 80-81, 255-257, 271-272
 OBIS (Ocean Biogeographic Information
 System) 60

Ocypode guadichaudii 110
 Ocypodidae 110
Odocoileus 74
Oncorhynchus tsawyscha 201
Oophaga pumilio 31
 ordenación del territorio 133, 141
 organizaciones no gubernamentales 141
 organoclorado 17, 121
Oryctolagus cuniculus 49, 177, 232, 247, 270
Oryx leucorys 207, 263
Otiorhynchus 77
Ovis canadensis 246
Oxalis pes-caprae 247
 Oxford 188, 232
 Pacífico 51
 Países megadiversos (Megadiversity countries) 138
Panax ginseng 73
 Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático 50
Panthera leo 35, 46, 210, 222, *Panthera onca* 222, *Panthera pardus* 79, *Panthera tigris* 222
Papilio machaon 43
 paradigma del desequilibrio 22, 164
Parnassius apollo 43
 Parque de Rescate de la Fauna Sahariana 262
 Parque Jurásico 261
Parus 195, *Parus major* 189
 paso de fauna 236
 Passeriformes 239
Pasteurella 246
 pastizal 31, 33-34, 47, 91, 119, 152, 177, 185, 206, 275, 281-283
 pastoreo 10, 36, 109, 114, 126, 163, 223
 patrón 170, encajado 189, 191, 217
 peces 22-23, 46, 49-50, 65-66, 68, 78-79, 106, 112, 126, 140, 146, 154, 166, 209, 221, 234, 250, 270, 279, 286
 Pelecaniformes 239
Peraxilla tetrapetala 256
 pérdida encajada 190
Periparus 195, *Periparus ater* 189
 Pérmico 39
 perturbación 40-42, 44-51, 104, 142, 252-253, 257, 277-280
 peste 246
Pheidole megacephal 49
Phylloscopus trochilus 237
 Picos de Europa 92
Pinguinus impennis 159
Pinus halepensis 282, *Pinus pinaster* 179, *Pinus sylvestris* 179
 pirámide trófica 124
Piranga olivacea 93
 Pirineos 53, 83-84, 245
 plan de conservación 54, 143, recuperación 54, 143, gestión 224, ordenación del territorio 133, 141
 plancton 121
 plantas 55, 60, 62-63, 66, 67-68, 76-77, 79, 88, 95, 97-98, 102, 104, 116-118, 121, 125-127, 138-139, 146, 148, 175, 196, 198, 201, 204, 209, 211, 229, 231, 237, 245, 247, 250, 252, 254, 255-257, 259-260, 267-269, 276, 279-282, nodriza 115, 268
 planta eólica 238
Plantago major 201
Plasmodium 246
 plasticidad fenotípica 87
Plebejus argus 197
Plectorhinchus gaterinus 50
 Pleistoceno 39, 45, 66, 159, 203
Pleurotus nebrodensis 140
 PNUMA (Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente) 18
 Poaceae 260
 población 4, 75, 80, 148, abierta 84, cerrada 85, mínima viable (PMV) 156-157, 209
 Podicipediformes 239
Poecilia reticulata 201
Poeciliopsis 77
 polinización 30, 55, 117, 193
Polyodon spatula 140
Polyommatus hispanicus 245

- Populus* 281
 Portugal 149
Posidonia oceanica 90, 279
 precisión 150-151
 predicción 24-26, 75, 143, 156, 166,
 172-174, 176, 181-183, 191,
 del impacto 183, 228
 primates 45, 47, 55, 60, 68, 103
 Primulaceae 260
 principio de precaución 134, 143,
 de prevención 134, 143
Procambarus clarkii 246-247
 Procellariiformes 239
 proceso 170, ecológico 19-22, evolutivo
 19-21
 producción máxima mantenida 165,
 óptima mantenida 165
 programa de conservación 143,
 recuperación 143, seguimiento 166,
 propuesta de mitigación 229, seguimiento
 230
 protozoo 61
Pseudois naya 169
 pseudorréplica 174
Pseudoryx nghetinhensis 60
Psidium guajava 254
 Psittaciformes 255
Psoroptes 246
 Puntos calientes de biodiversidad
 (Biodiversity hot spots)
 138-140, 142
Puya raymondii 140
Pyrrhula murina 258
Quercus canariensis 282, *Quercus ilex*
 179, 180, 189-191, 194, *Quercus*
 pyrenaica 179-180, 282, *Quercus*
 suber 90, 282
 quitridiomycosis 247
 rabia 246
Ramphastos toco 118
Rangifer tarandus 163
Raphus cucullatus 66
 rareza 53-54, 112, 217-218, 228
Rattus 256, *Rattus norvegicus* 232
 recolonización 187, 196-198, 219, 284
 red de reservas 220, 231, ecológica
 116, 257
 redundancia funcional 107, 112, 116
 reforzamiento 262, 267, 269
 regla de Rapoport 53
 regulación 18-19, 33, 35, 156, 163
Regulus regulus 195, *Regulus ignicapillus*
 189, *Regulus regulus* 189
 Reino Unido 17, 146, 155-156, 176, 188,
 197, 232, 260, 272, 318,
 reintroducción 259-274
 remolino de extinción 211-212
 reptiles 53, 65-66, 68, 73, 81, 99, 101,
 127, 204, 209, 236, 238, 251
 reserva 18, 34-36, 47, 51, 64, 84-85, 143,
 183, 213, 215-225, 256
 Reservas de la Biosfera 143
 resiliencia 108-109, 116, 119, 122, 141,
 163, 253
 restauración 93, 136, 142, 229-230, 254,
 268, 275-286
 retrocruzamiento 202
Rhinoceros unicornis 263
Rhinoptera bonasus 115
Rhizophora mangle 110
 riqueza de especies 99, 104-105, 216-217,
 riqueza local 100, 102, 286,
 regional 100, 102
 riqueza poblacional 21, 83
Rodolia cardinalis 257
 roña 246
Rosalia alpina 161
Rubus 77, 180, *Rubus niveus* 254
 Sahara 262
 Sahel 33, 156
Saimiri oerstedii 103
Salix 281
Salvelinus fontinalis 247
 Santo Domingo 181
Sardina pilchardus 165
Sceloporus 78
Scirpus 280
Sciurus carolinensis 232, *Sciurus vulgaris*
 152, 232
Scorpaena porcus 221

- seguimiento integrado 154-156
 semilla 41, 55, 94, 116, 118, 142, 175,
 193, 200-201, 252, 255, 267-268,
 281-282, 284
Senecio jacobea 175
 Senegal 262
Serranus cabrilla 221
 servicios ambientales 19, 107, 136
 Sharia 33
 Siberia 48
 Sicilia 140
 Sierra Club 17, 128
 singularidad filogenética 79, 81, 105-106,
 136, 218, 220
 sistema de información geográfica 180
Sitta europaea 147, 189, 195
Sminthopsis murina 229
 sobreexplotación 45, 160, 164, 201
 Sociedad Audubon 231
 socioeconómico 22-23, 30, 33, 46, 83,
 133, 248-249, 268
Solenopsis geminata 49, *Solenopsis*
invicta 49
Sorbus arranensis 76-77, *Sorbus*
aucuparia 76-77, *Sorbus*
pseudofennica 76-77, *Sorbus*
rupicola 76-77
Sorex araneus 232, *Sorex minutus* 232
Sphenodon gunteri 81, *Sphenodon*
punctatus 80, *Sphenodon punctatus*
punctatus 81, *Sphenodon punctatus*
western 81
Spicara chryselis 221
Spilocuscus maculatus 213
 Strigiformes 239
Struthio camelus 79
 studbook 263
 subespecie 21, 43, 61, 64, 80-84,
 220-221, 268
 sucesión ecológica 40-41, 135, 276-278
 Sudáfrica 63, 268, 247, 250, 268
 Sudamérica 48, 68
 Suecia 102, 136, 147, 149
 suelo 111, 121, 125, 175, 268, 276-280
 Suiza 127
 supervivencia 19, 21, 45, 55, 69, 78,
 82-83, 122-123, 126, 135, 147, 174,
 186, 193, 196, 211, 223, 225, 229,
 231, 243, 223, 225, 229, 231,
 243-244, 246, 258, 261-262,
 268-269, 279, 286
Sus scrofa 211
Sylvia cantillans 192
Symphodus ocellatus 221
Symphodus tinca 221
Talpa europaea 232
 tamaño de población 148, efectivo 208, 209
Tamarix 257
 Tanzania 160, 210
Taraxacum 77
 tasa de captura 167, crecimiento 157,
 160-162
 Taxonomía 63, 81-82, 124, 197, 203, 217,
 molecular 82, numérica 82
 tendidos eléctricos 234, 238-240
 Teoría Biogeográfica de Islas 96, 102,
 Neutral de la Biodiversidad 96,
 Sintética de la Evolución 75
 Terciario 39, 101
 territorio 85, 133, 136
Tetrao urogallus 127
Thylacinus cynocephalus 246
 torre de comunicación 234, 240
 toxoplasmosis 266
 trampa ecológica 226, 236
 Triásico 39
Trichosurus vulpecula 256
Trogon viridis 175
 tuberculosis 266
Tulipa sprengeri 260
Turdus merula 190-191, *Turdus*
philomenos 149
 turismo 19, 30, 34-36, 51, 61, 165, 174,
 224, 268
Tymphanuchus cupido 246
Typha 280
 UICN (Unión Internacional para la
 Conservación de la Naturaleza)
 53-55, 64-65, 98, 160, 171, 244,
 255, 261, 268

Ulmus 247
Uncia uncia 169, 222
Undaria pinnatifolia 247
 UNEP (United Nations Environment Programme) 138
 unidad de muestreo 148-149, 152
 unidad evolutiva significativa (UES) 84
 universo de muestreo 182
Ursus americanus 222, *Ursus arctos* 52, 127, 222, *Ursus arctos arctos* 83, *Ursus arctos pyrenaicus* 84
 utilidad económica 30
 valor de existencia 30, 32, 35, 37, de legado 30, 32, de opción 30, 32, de uso directo 30-31, 33-35, 136, de uso indirecto 30-31, 33-35, intrínseco 30, 32, 36
 variabilidad genética 199, 205
 variable categórica 176-178, confundidora 171-173, continua 176, dependiente 171-176, independiente, 171-176
 varianza 151-152
Vespula 256
Vipera berus 206
 viruela 266
 virus 61
 visión holística 96, individualista 96
 VORTEX 157
 vulnerabilidad 22, 43, 51-53, 56, 92, 117, 190, 202, 208, 238-240, 249, 253
Vulpes vulpes 232, 270
Wasmannia auropunctata 49
 WCMC (World Conservation Monitoring Center) 138
 WWF (World Wildlife Fund) 128, 140-141
Xiphias gladius 23
Xylena vetusta 162
Zea mays 47, 281
 Zimbabwe 268
 Zonas de transferencia de semillas 282
 zooxantela 51
Zostera marina 282

Fotografías y esquemas

Los esquemas han sido elaborados por el autor basado, en su caso, en las referencias citadas. Las fotos han sido tomadas por el autor, salvo las cedidas amablemente por José María Hernández (figuras 3.6 y 20.1), Eduardo de Juana (figuras 5.4 —osa— y 8.3 —lince y lobos—), Francisco Sánchez (figuras 8.3 —ciervos— y 17.5 —paso de fauna en Banf), María Teresa Tellería (figura 10.2), Álvaro Ramírez (figuras 16.1 y 16.2) y Javier Loidi (figura 18.3).

