

Fragmentación de hábitat y biodiversidad en las mesetas ibéricas: una perspectiva a largo plazo

J.L. Tellería , J.A. Díaz , J. Pérez-Tris , T. Santos

(1) Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de C. Biológicas. Universidad Complutense, E-28040 Madrid, España

➤ Recibido el 25 de enero de 2011, aceptado el 28 de marzo de 2011.

Tellería, J.L., Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Santos, T. (2011). Fragmentación de hábitat y biodiversidad en las mesetas ibéricas: una perspectiva a largo plazo. *Ecosistemas* 20(2-3):79-90.

El estudio a largo plazo de los efectos de la fragmentación del hábitat en un mismo territorio tiene dos ventajas: facilita la comprensión de procesos no siempre evidentes en aproximaciones puntuales y permite incorporar con rapidez nuevas ideas y metodologías en un laboratorio natural bien conocido. En este artículo describimos la progresión de nuestros estudios en un paisaje castellano de bosques fragmentados donde hemos trabajado durante las dos últimas décadas. Aprovechamos esta perspectiva histórica para comentar los planteamientos imperantes en cada momento y la forma en que los adaptamos a nuestros intereses. En ese camino hemos basculado entre el estudio de los patrones (distribución de especies, condición corporal o éxito reproductivo) y el estudio de los procesos (efectos de la abundancia, estructura del hábitat, dispersión, depredación, gregarismo y comportamiento), utilizando diferentes modelos (árboles, aves, reptiles y mamíferos) y metodologías (observaciones, manipulación del hábitat, reintroducciones o marcadores moleculares).

Palabras clave: depredación de nidos, efecto barrera, eficacia biológica, fragmentos de encinar, pérdida de especies, variabilidad genética.

Tellería, J.L., Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Santos, T. (2011). Habitat fragmentation and biodiversity in Spanish plateaus: a long-term perspective. *Ecosistemas* 20(2-3):79-90.

The benefits of conducting long-term studies of the effects of habitat fragmentation in a single locality are twofold: such studies improve our knowledge of processes that are not always evident in snapshot approaches, plus they allow researchers to rapidly update their ideas and methods in a well-known natural laboratory. In this paper, we describe the progression of our research in a landscape of fragmented forests located in northern Spain, where we have worked during the last two decades. We take advantage of a historical perspective to comment on the scientific paradigms that framed habitat fragmentation research at different times, and the way we fitted our own research interests to such paradigms. Along this path, we have hopped between the description of patterns (from species' distributions to variation in individual body condition or breeding success) and the analysis of processes (effects of abundance, habitat structure, dispersal, predation, sociality and other aspects of behaviour), for which we have used different model species (trees, birds, reptiles and mammals) and methods, including observation, habitat manipulation, reintroductions or molecular markers.

Key words: nest predation, barrier effect, fitness, holmHolm-oak fragments, species loss, genetic variability.

Introducción

Como en cualquier otra aproximación a un proceso complejo, el estudio de la fragmentación del hábitat y su efecto sobre la biodiversidad debiera ser abordado mediante estudios a largo plazo. Nada nuevo, desde luego, si consideramos que el estudio de la fragmentación del hábitat es un programa de investigación que ya dura décadas y en el que participan cientos de investigadores de todo el planeta. Gracias a ese esfuerzo colectivo, se ha pasado de la descripción de los patrones a la comprensión de los procesos, un camino en parte recorrido bajo los planteamientos conceptuales de la biogeografía de islas, la teoría de metapoblaciones y la ecología del paisaje (Hansson et al. 1995). Estas aproximaciones nos han ayudado a ver nuestro entorno como un caleidoscopio de parcelas de diferente tamaño y estructura que se transforman a diferentes velocidades según su particular régimen de perturbaciones, y a las que responden las especies a través de dinámicas de

extinción y colonización no siempre predecibles (Wiens et al. 1993). Y, dependiendo de los procesos analizados en estos paisajes cambiantes, la escala temporal de análisis requerirá estudios que oscilen entre unos pocos días y varias décadas (Holling et al. 1995).

El tiempo invertido por cada investigador en estos estudios es también importante por razones prácticas. La acumulación de conocimientos sobre un sistema dado –algo que suele conseguirse a base de muchas horas de trabajo– permite descubrir aspectos que suelen pasar desapercibidos en aproximaciones muy parciales o dirigidas. Porque, como decía Ramón Margalef (1980), “no se trata solamente de conseguir datos cuantitativos concretos, sino también, o aún más, estímulos para la reflexión”. Además, desde un punto de vista logístico, el buen conocimiento del paisaje y del paisanaje que componen el laboratorio natural en el que trabajemos nos facilitará una rápida ejecución de nuestros planes. Surgen así sinergias positivas entre el estudio a largo plazo y la rentabilidad de nuestro trabajo más inmediato: las nuevas ideas pueden ser testadas rápidamente en un laboratorio bien conocido y controlado.

El entorno elegido para trabajar a largo plazo también puede condicionar el alcance de nuestras investigaciones. Si es pobre en los protagonistas e interacciones que queremos estudiar, si sus procesos son demasiado lentos o impredecibles, o si ocupa un espacio poco accesible, nuestro trabajo afrontará dificultades añadidas. Y si, además, no es representativo de lo que ocurre en otros lugares, con lo que sus resultados serán poco extrapolables, es posible que el tiempo dedicado a su estudio sólo sirva para acumular frustraciones. Por eso, parece lógico esmerarse en diagnosticar previamente aquellos rasgos del paisaje elegido que mejor se ajusten a nuestros particulares objetivos de estudio.

En las líneas que siguen comentamos la pequeña historia de un programa de investigación a largo plazo relativo a los efectos de la fragmentación sobre los vertebrados forestales de las mesetas ibéricas. Aclaremos previamente que esta línea surgió de nuestro interés científico y docente por el estudio de la biología y conservación de estos animales. Y que nuestra trayectoria previa se centraba muy especialmente en el análisis de los factores que modulan su distribución a diferentes escalas, sin contemplar explícitamente el efecto de la fragmentación. Solo en los años 80, y de la mano de la naciente Biología de la Conservación, nos percatamos que este proceso de deterioro ambiental era un objetivo de estudio atractivo (Harris 1984, Wilcove et al. 1986).

Los bosques fragmentados de las mesetas ibéricas: razones de una elección

Comencemos por indicar, en primer lugar, que las mesetas ibéricas constituyen nuestro entorno geográfico más inmediato y accesible. En segundo lugar, que se configuran como una extensa matriz de cultivos extensivos (cereales, viñedos, etc.) donde sobreviven retazos de vegetación ajenos a las cíclicas perturbaciones agrícolas (ribazos, oteros y restos de bosque). Se trata, por tanto, de un paisaje agrícola cerealista similar al que se extiende por buena parte del planeta. En tercer lugar que, además de esta representatividad (útil a efectos de extrapolación de nuestros resultados), tienen algunas singularidades que las hacen atractivas. Por ejemplo, ocupan un sector de transición entre la región Eurosiberiana y la Mediterránea, con el consiguiente cambio latitudinal en la abundancia de ciertas especies-modelo con las que trabajamos desde hace años (las aves forestales disminuyen hacia el Sur; la lagartija colilarga *Psammotromus algirus* lo hace hacia el Norte). Cuentan, además, con algunas interacciones planta-animal interesantes, como la de la sabina albar (*Juniperus turifera*) y sus dispersantes, sobre las que analizar el impacto de la fragmentación. Finalmente, sería injusto acabar esta somera relación de ventajas sin hablar de las facilidades dadas por unas tierras carentes de vallados y pobladas por un paisanaje que, desde la distante atalaya de sus tractores y cosechadoras, nunca interfiere en el trabajo de campo ni recela de unos investigadores a los que luego encuentra en la taberna.

Para abordar nuestros objetivos (que exponemos más adelante), seleccionamos dos escalas espaciales. Por un lado, estudiamos las interacciones entre la fragmentación de los bosques y la distribución de la fauna en una serie de archipiélagos forestales a lo largo de un gradiente latitudinal de 500 km, entre las provincias de Álava (norte) y Cuenca (sur). Por otro, para los estudios más detallados, elegimos el entorno de Lerma (provincia de Burgos), a 200 km de nuestro centro de trabajo en Madrid. Esta zona ocupa el piedemonte de la sierra de la Demanda, un sector donde los bosques, compuestos por una mezcla de encinas (*Quercus ilex*), rebollos (*Quercus pyrenaica*) y sabinas, forman una cuña fragmentada que se extiende hacia el Oeste (**Fig. 1**). Se trata de un escenario donde los bosquetes se ubican a distancias diferentes del gran núcleo forestal de la Demanda, presentan tamaños desiguales y, según las condiciones locales, son más o menos húmedos, un rasgo importante en la región Mediterránea. Hay, además, una extensa red de pistas que facilitan el acceso a cualquier lugar de este territorio. Se trata, por tanto, de un diseño clásico donde se combinan cambios en la ubicación espacial de los fragmentos (las unidades de estudio) con diferencias en su tamaño y calidad ambiental.

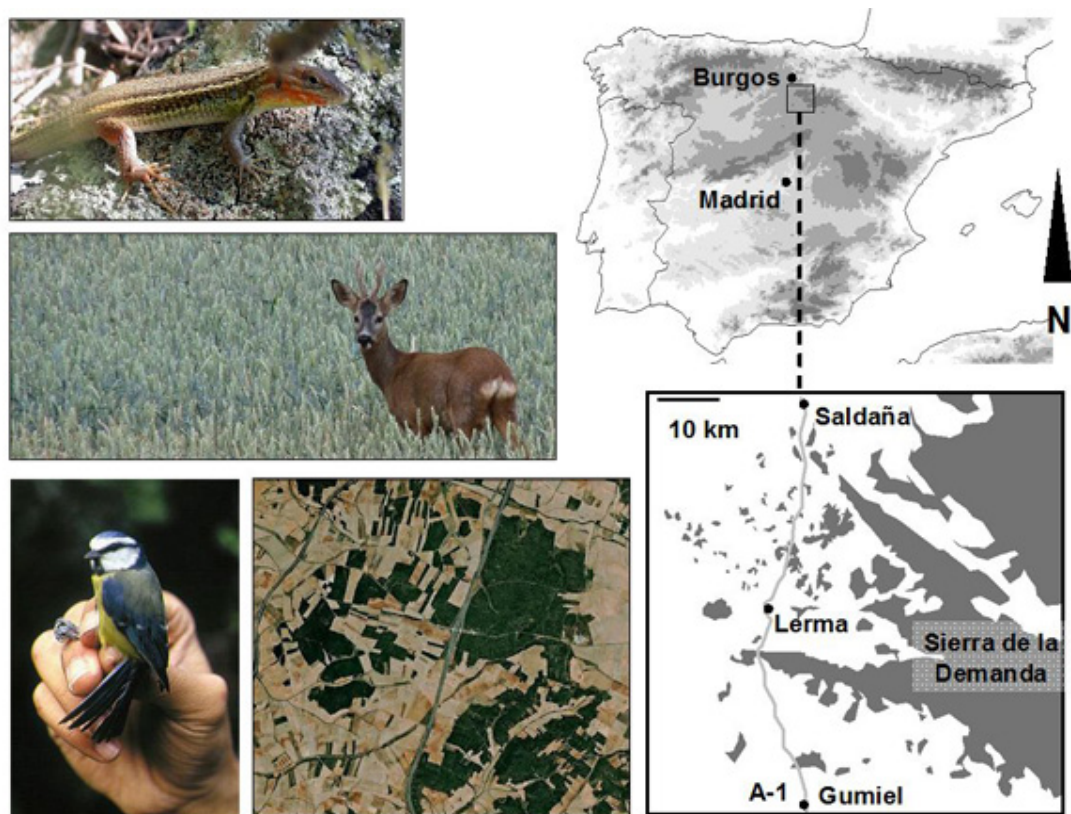


Figura 1. Situación del área de estudio en Lerma, con la distribución de las áreas forestales que se extienden desde la Demanda (en gris), detalle de la estructura de un grupo de fragmentos forestales, y tres de los protagonistas de los estudios allí desarrollados (lagartija colilarga *Psammotromus algirus*, corzo *Capreolus capreolus* y herrerillo común, *Cyanistes caeruleus*).

En este escenario, y a partir de 1988, iniciamos de forma simultánea dos tipos de estudios dirigidos a comprender las consecuencias de la fragmentación forestal sobre la fauna de vertebrados: a) el efecto de los cambios geográficos en la abundancia de aves sobre la capacidad de los fragmentos forestales para retener estas especies, y b) el efecto de ciertos procesos locales sobre la habilidad de las especies para mantenerse en los bosquetes más pequeños. Los resumimos a continuación.

Variación geográfica de los efectos de la fragmentación del hábitat

En 1994 habíamos terminado una serie de trabajos dirigidos a ilustrar la disminución de la abundancia de muchas especies de aves forestales a lo largo de la transición Eurosiberiana-Mediterránea (Tellería y Santos 1994). Sus resultados encajaban bien con los presupuestos del *modelo de nicho* defendido por Brown (1984), y sugerían la existencia de un gradiente de calidad ambiental útil para investigar si, de acuerdo con la *hipótesis del muestreo* (Haila et al. 1993; **Fig. 2**), la pérdida de *densidad ecológica* en los bosques repercutía sobre la capacidad de retención de especies en sus fragmentos. Un estudio preliminar realizado en 31 fragmentos **de encinar en Lerma nos permitió comparar los patrones de pérdida de especies con los obtenidos en Oxford** (Santos y Tellería 1997a). Vimos entonces con claridad que nuestros bosques mediterráneos eran más sensibles a los efectos de la fragmentación que los de latitudes más septentrionales: un bosque de 1 ha mantenía en Oxford 5 ó 6 especies de pájaros forestales mientras que en Lerma apenas llegaba a una. Un estudio posterior en ocho archipiélagos de fagáceas distribuidos en las dos mesetas (272 fragmentos) demostró lo mismo: los fragmentos de la Llanada Alavesa en el norte más húmedo y forestal presentaban, a igualdad de tamaño, muchas más especies que los de la meseta sur (Tellería y Santos 1998, 1999). Se daba, además de esta creciente incapacidad para retener a las aves hacia el Sur, un patrón inquietante: la pérdida de especies era *encajada*, de forma que los fragmentos pequeños siempre retenían a las mismas aves. Esto tenía repercusiones en el campo de la conservación, pues muchos fragmentos pequeños, independientemente de la superficie que sumen entre todos, retendrán muchas menos especies que una superficie equivalente de bosque continuo (Tellería y Santos 1995; Santos et al. 1998). Animados por estos indicios, ampliamos el análisis al resto de Europa, con resultados y conclusiones similares: la región Mediterránea, en el borde meridional del óptimo ecológico de las aves forestales (y del bosque europeo), es particularmente sensible a los efectos de la fragmentación (Santos et al. 2002; Tellería et al. 2003). Al fin comprendíamos por qué eran tan raras las aves forestales en muchos bosquetes de Lerma, el escenario donde se desarrollaron el resto de nuestras investigaciones.

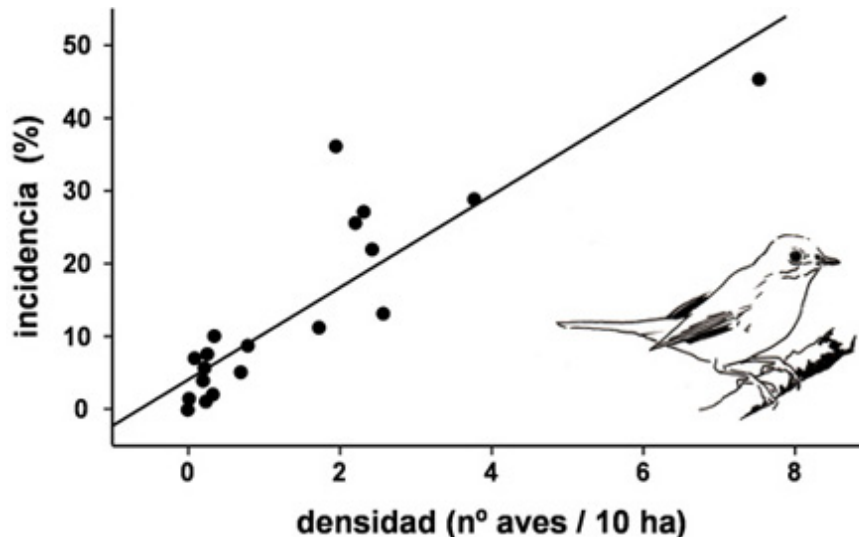


Figura 2. Ilustración de la “hipótesis del muestreo” en los fragmentos forestales de las mesetas ibéricas: efecto de la densidad ecológica (en abscisas) sobre la distribución de los pájaros forestales en los fragmentos de bosque mediterráneo (incidencia: porcentaje de fragmentos ocupados). La densidad ecológica, obtenida en grandes superficies de encinar, predice bien la probabilidad de encontrar a las especies en pequeños fragmentos. La curruca carrasqueña, *Sylvia cantillans*, la especie más abundante, está presente en cerca del 50% de los fragmentos, mientras que las más raras ocupan menos del 10% (Tellería y Santos 1999).

Procesos locales implicados en la distribución de especies: los estudios en Lerma

Selección de hábitat

La pérdida de especies de aves con la disminución del tamaño del fragmento es totalmente predecible y encaja de lleno con la relación o *curva especies-área*, uno de los patrones más comunes y predecibles que pueden encontrarse en la naturaleza (Preston 1962, Rosenzweig 1995). Por ello, lo verdaderamente preocupante no era tanto la pérdida de especies como la exclusión ordenada de un porcentaje creciente de las mismas de una mayoría de fragmentos ¿Por qué se daba un *patrón encajado* de pérdida de especies? No encontramos demasiadas respuestas, ni siquiera en el magnífico manual de John Wiens (1989) sobre la organización de las comunidades de aves que, en aquellos tiempos, era nuestro libro de cabecera. Una respuesta podía basarse en la propia *hipótesis del muestreo*: las especies cuyas poblaciones son más densas aguantan mejor en los fragmentos menores. De ser así, la explicación última de este patrón debiera buscarse en la comprensión de los factores que modulan la abundancia de las especies en los hábitats fragmentados. Nos fijamos entonces en los pariformes, un gremio de pájaros insectívoros forestales que forman bandos mixtos y que había sido muy utilizado como modelo en los años 70 y 80 para el análisis de las relaciones de competencia, selección de hábitat y demás. Observando estas aves durante el invierno (en Lerma apenas crían en sus fragmentos forestales), era muy patente que los bosquetes menores eran solo utilizados por reyezuelos (*Regulus ignicapillus*) y herrerillos (*Cyanistes caeruleus*; **Fig. 1**), dos especies bien adaptadas a la explotación del follaje de la encina, el árbol más extendido. Un detallado estudio sobre el uso de sustratos por todos los pariformes de estos bosques (Tellería y Santos 1995) nos llevó a comprender lo que hoy nos parece obvio (ocurre con frecuencia en esto de la ciencia...): las especies explotadoras de los sustratos con menor superficie (e invertebrados con los que alimentarse), como los troncos (*Sitta europea*, *Certhia brachidactyla*), o las especializadas en el uso de la única conífera, la sabina (*Lophoenes cristatus*, *Regulus regulus*), una especie minoritaria en estos bosques, eran las más escasas y primeras en desaparecer. Algo parecido podía decirse del carbonero (*Parus major*), que explota sobre todo el suelo forestal, un sustrato menos extenso que la gran superficie formada por el follaje de las encinas. Pero es que, además, pronto nos dimos cuenta de que en el suelo de los fragmentos (y no en el de los grandes bosques) pasaban cosas llamativas a los ojos de cualquier paseante curioso: abundaban los restos de bellotas comidas por los ratones (un recurso también consumido por los pájaros). Así que decidimos indagar sobre este asunto de forma más detallada.

Interacciones planta-animal

El estudio de la distribución de los ratones (*Apodemus sylvaticus*) en Lerma reflejó que eran superabundantes en los fragmentos (Tellería et al. 1991) donde, además, desarrollaban hábitos arborícolas (Santos y Tellería 1991). Recordamos aún con regocijo nuestros experimentos para ilustrar su presión sobre los propágulos de las encinas: una bellota atada a un alambre en el extremo de una rama, a metros de la base del tronco desde donde debían trepar los ratones y hasta donde debían llegar tras un complicado proceso de “decisiones dicotómicas” en cada horquilla, era consumida ¡en una sola noche! Como testimonio de su actividad, y al igual que en las clavadas en la base de los troncos, solo dejaban unas cáscaras orladas por las muescas de sus bocados. Ampliando el estudio, pronto nos dimos cuenta de que estos ratones procedían de los campos periféricos, cuyo labrado otoñal los empujaba hacia los fragmentos donde nidificar durante el frío invierno castellano. Y, en esta situación, donde daban lugar a un *efecto de borde* típico (acentuado en los fragmentos pequeños), interferían negativamente con la demografía de las dos especies de árboles presentes en los fragmentos. Por un lado, impedían la reproducción sexual de las encinas que, salvo rarísimas excepciones, solo presentaban regeneración estolonar (**Fig. 3**; Santos y Tellería 1997b). Por otro, reducían gravemente el reclutamiento de las sabinas, que perdían la mayoría de sus semillas. En este caso, los ratones se comían primero la parte carnosa de las gálbulas, impidiendo así su dispersión por los principales dispersantes de este árbol, los zorzales (*Turdus philomelos*, *T. iliacus* y *T. viscivorus*), y en una segunda vuelta, al apretar el hambre con el avance del invierno, se comían las semillas (Santos y Tellería 1994). La ampliación posterior del estudio a toda la comunidad de dispersantes (zorzales, carnívoros, conejos y ungulados, como las ovejas y los corzos; **Fig. 1**), nos permitió determinar que en estas circunstancias el escaso reclutamiento de la sabina en los fragmentos dependía de los servicios dispersivos de los carnívoros (zorros, garduñas y tejones), un grupo con escasa dependencia trófica de las gálbulas pero que se mueve libremente en el paisaje fragmentado (Santos et al. 1999). Total, que la capacidad de recuperación de los árboles de los fragmentos menores se derrumbaba por efecto de estos pequeños vertebrados. ¿Se daban más efectos de este tipo? Sí, entre los depredadores y sus presas.

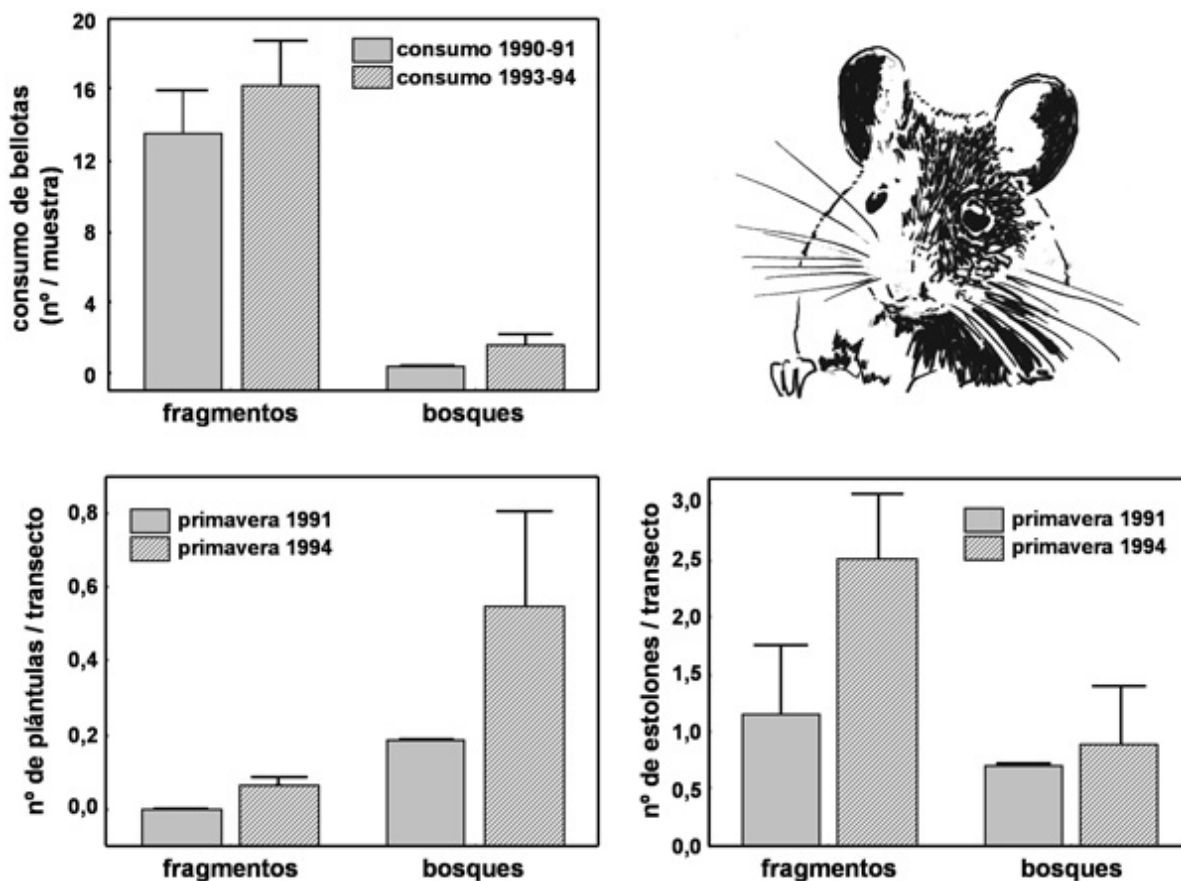


Figura 3. Consumo de semillas y reclutamiento de la encina (*Quercus ilex*) en Lerma en 10 fragmentos de encinar (0,2 a 12 ha) y 3 encinares grandes (150 a 350 ha). Arriba: consumo por los ratones (*Apodemus sylvaticus*) de bellotas de encina en fragmentos y bosques en dos inviernos diferentes. Abajo izquierda: abundancia de plántulas procedentes de la germinación de bellotas en idéntico escenario; derecha: abundancia de regeneración estolonar (Santos y Tellería 1997).

Interacciones depredador-presa

Hemos de reconocer que el primer proceso que nos interesó a la hora de estudiar la fragmentación en Lerma fue el de las interacciones de los depredadores sobre los nidos de las aves. Dada la filiación ornitológica de muchos de nosotros, estábamos muy impresionados por un trabajo en el que Wilcove (1985) demostraba que la depredación de los nidos en los bosquetes menores era la causa del desplome numérico de muchas aves forestales en los fragmentados bosques del este de Norteamérica. ¿Podría pasar algo parecido en Lerma que explicara en parte la desaparición primaveral de las aves forestales en sus fragmentos? Para ver este proceso optamos por nidos artificiales cebados con huevos de codorniz (una técnica bastante utilizada en estos estudios), que colocamos en los 31 fragmentos de nuestro archipiélago de Lerma durante dos primaveras consecutivas. Los resultados corroboraron plenamente lo esperado con algunos matices interesantes. Los depredadores consumían porcentajes mayores de nuestros nidos en los fragmentos menores pero, y este es el matiz, ciertos bosquetes perdían sistemáticamente los nidos colocados a lo largo de la primavera y en los dos años, mientras que otros los conservaban también de forma sistemática (Tellería y Santos 1992). No conseguimos saber mucho más sobre este patrón que, seguramente, retrataría fielmente la distribución local de los depredadores de nuestros nidos.

¿Ocurriría algo parecido en invierno sobre las contadas aves forestales que se atrevían a colonizar los fragmentos forestales más pequeños? Volvimos a los pariformes y, atendiendo a las indicaciones de Tim Caro (1999), que clamaba por la necesidad de introducir el comportamiento como una variable más en estos estudios, nos dedicamos a ver si los bandos pluriespecíficos de carboneros, herrerillos, trepadores, reyezuelos y agateadores se reducían en los fragmentos pequeños (era evidente que sí) y si esto tenía algún coste sobre los pájaros que, como los herrerillos (Fig. 1), se adentraban en la matriz cerealista para explotarlos. Dado que estos bandos pluriespecíficos tienen, entre otras funciones, la de reducir el riesgo de depredación (entre todos vigilan y avisan de la llegada del gavilán), podíamos predecir que los herrerillos vigilarían más en los bandos pequeños de los fragmentos que en los grandes grupos de los bosques mayores. Esto sería toda una faena para unos pequeños *endotermos* que dedican la mayor parte de su tiempo en los cortos días invernales a comer lo suficiente para no perecer durante la noche. Los resultados fueron bastante elocuentes: los herrerillos de los fragmentos buscaban insectos en los

lugares más protegidos de las encinas (comían más en las ramitas interiores, donde el alimento es más escaso que en las hojas externas) y vigilaban más (aumentaba el número de veces que miraban a su alrededor por unidad de tiempo; **Fig. 4**), y este comportamiento, que ilustramos en tediosas sesiones de observación en los gélidos campos lerneños, se acentuó drásticamente un año en el que aumentó el número de rapaces invernantes (Tellería et al. 2001).

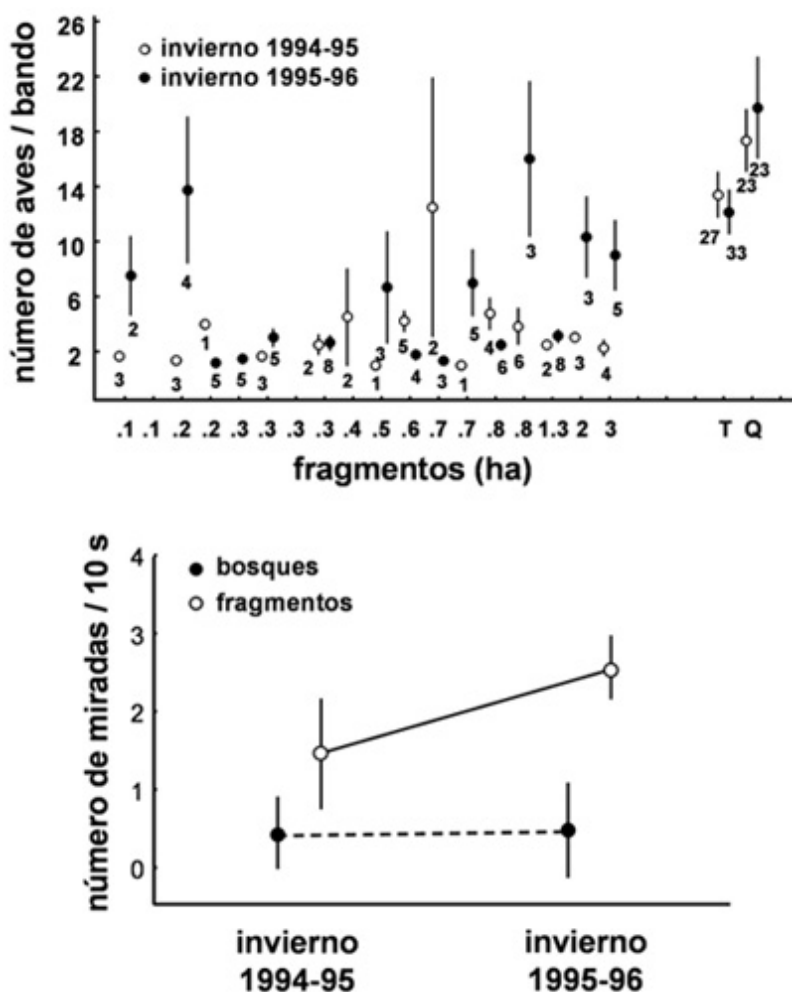


Figura 4. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre el comportamiento de los pariformes (observaciones efectuadas en Lerma). Arriba: reducción del tamaño de bando en fragmentos de bosque progresivamente menores; Q y T tienen 280 y 150 ha, respectivamente; se indica el número de bandos vistos en cada bosque. Abajo: aumento de la vigilancia antidepredatoria (número de inspecciones en busca de depredadores/10 s) de los grupos de herrerillo *Cyanistes caeruleus* en los fragmentos respecto a los bosques Q y T en dos inviernos diferentes (Tellería et al. 2001).

Considerando estos datos sobre el efecto de los depredadores y los referentes a las limitaciones impuestas por los fragmentos a las aves con selección de hábitat más exigente, quedaba claro que la fragmentación creaba unas condiciones de extrema dureza para estos vertebrados. ¿Qué ocurriría, sin embargo, con aquellos otros vertebrados menos exigentes? Todos sabemos, por ejemplo, que la *ectotermia* de los lagartos les faculta para vivir con poco alimento y alcanzar altas densidades en lugares poco productivos, aunque el hecho de no ser voladores puede limitar su capacidad para recolonizar los fragmentos tras un evento de extinción. Tal vez ellos llevarán una vida regalada en los retazos forestales de Lerma. Abordamos este asunto de la mano de una lagartija asociada a la cobertura de bosque y matorral mediterráneo: la lagartija colilarga (*Psammotromus algirus*; **Fig. 1**), que había sido el modelo de estudio en una tesis doctoral del equipo a principios de los años noventa.

El problema de las lagartijas de Lerma

Los miembros senior del grupo, después de años pateando los fragmentos lerneños, sospechábamos que algo andaba mal entre las lagartijas. Es cierto que no habíamos llevado a cabo un muestreo sistemático para estudiar las presumibles bajas densidades de unos animales próximos al límite septentrional de su área de distribución (Díaz et al. 2007). Pero, en cualquier caso, eran muchas horas de campo, de desplazamientos entre bosques y fragmentos, de inspección de nuevas áreas de

estudio por los alrededores, etc., como para no haber notado que, aunque algunos ejemplares de lagarto ocelado (*Timon lepidus*) aparecían de forma habitual en los retazos de bosque o en las lindes de los campos, ninguno recordábamos haber visto alguna lagartija. Así que decidimos estudiar en qué medida un modelo de selección de hábitat (Díaz y Carrascal 1991) que predecía muy bien la distribución de las colilargas en hábitats continuos del centro de la Península, era extrapolable al paisaje fragmentado. Los resultados fueron descorazonadores (Díaz et al. 2000). Para empezar, el modelo predecía la presencia de lagartijas prácticamente en todos los fragmentos, pero las lagartijas no estaban allí. Aparentemente, el pequeño tamaño de los bosquetes hacía imposible su mantenimiento. Pero ¿qué era un fragmento pequeño para una población de lagartijas en Lerma? ¡Pues nada menos que unas 90 ha! A la vista de estos resultados, asumimos que la reducida capacidad dispersiva de las lagartijas debía de condicionar mucho sus posibilidades de mantenimiento en un paisaje fragmentado, donde la extinción local sería difícilmente recuperable. Esto se vio claramente en grandes retazos de bosque que, a juzgar por su aspecto durante los años de la posguerra (cuando se hacía un uso mucho más intenso de cualquier superficie aprovechable para el cultivo o la extracción de leña), se habían recuperado recientemente hasta transformarse en ambientes ideales para las lagartijas, a pesar de lo cual no albergaban poblaciones. Sin embargo, seguíamos siendo escépticos a propósito de un área mínima tan “grande” para el mantenimiento de lagartijas como la que sugerían nuestros resultados, dadas las expectativas que depositábamos en una especie tan pequeña, tan poco exigente y, en definitiva, tan capaz de sobrevivir con muy poco; al fin y al cabo, para tres de nuestros bosques vacíos el modelo predecía poblaciones de 300, 350 y 2.950 lagartijas. Y, si realmente esta especie tenía tantas dificultades para persistir en un ambiente fragmentado, queríamos saber por qué ocurría esto, qué problemas afrontaban los individuos en los bosques más pequeños. ¿Acaso tenían dificultades para desarrollarse, o se reproducían con menos éxito?

Así pues, seguimos buscando poblaciones de lagartijas en bosques relativamente pequeños, para lo cual ampliamos nuestra área de estudio hacia la sierra de la Demanda, con la esperanza de que, allí donde la recolonización pudiera verse favorecida por la proximidad de poblaciones mayores de lagartijas, éstas se encontrarían presentes en fragmentos pequeños, donde podríamos investigar su condición física y éxito reproductivo. La posibilidad de emprender esta interesante trayectoria en nuestras investigaciones se materializó el día que, con gran júbilo, encontramos una hembra grávida en un pequeño encinar, un hallazgo que fue rápidamente acompañado por la localización de varios fragmentos muy pequeños (de menos de 10 ha), unos de encinar y otros de roble, con poblaciones aparentemente viables de lagartijas. Nos alegramos de habernos equivocado en nuestro diagnóstico anterior, comprobando que la lagartija colilarga era perfectamente capaz de persistir en fragmentos mucho menores de 90 ha en los sectores más orientales (aunque no nos desentendimos de la incómoda contradicción entre nuestros resultados según trabajásemos en el extremo oriental u occidental del área de estudio; volveríamos más tarde a retomar el asunto). Más aún, la presencia de lagartijas parecía depender mucho más de la calidad del hábitat que de su tamaño. Así, la presencia de poblaciones era más probable en los fragmentos de roble que en los de encinar, un hecho fácilmente comprensible dada la mayor calidad térmica y abundancia de alimento (invertebrados) en los primeros. De hecho, los modelos de distribución que desarrollamos con estos estudios indicaban que la presencia de lagartijas era probable en robledales de aproximadamente 1 ha (Santos et al. 2007).

El hallazgo de poblaciones estables de lagartijas en fragmentos de menos de 10 ha nos permitía, por fin, tratar de profundizar en los procesos causantes de su deterioro demográfico en el paisaje fragmentado desde la perspectiva de la eficacia biológica de los individuos implicados. ¿Por qué? Porque la estancia de uno de nosotros (JAD) en el laboratorio de Dirk Bauwens, en Flandes, nos había hecho conscientes de lo fácil que es criar lagartijas en cautividad, de forma que las puestas obtenidas reflejasen las “decisiones” de las hembras en el campo, al comienzo de la vitelogénesis, que es cuando se decide la inversión reproductiva total y su reparto en más o menos huevos de menor o mayor tamaño. Se trataba, por tanto, de comparar el éxito reproductivo de las hembras de los fragmentos pequeños (de menos de 10 ha) con el de las capturadas en los bosques contiguos, de más de 200 ha. Los resultados fueron concluyentes: teniendo en cuenta las diferencias esperables entre bosques de distinta calidad (ya sabíamos que los robledales podían ser mejores que los encinares) y entre hembras de distinto tamaño, las lagartijas de los fragmentos ponían menos huevos que las de los bosques, sin que esta menor fecundidad se viese compensada por huevos más grandes (y presumiblemente mejores). Así que los problemas de las lagartijas en el paisaje fragmentado no eran sólo estocásticos, de extinciones locales en los retazos de bosque, sino que incorporaban un elemento determinista, y en consecuencia predecible, de reducción de la eficacia biológica (Díaz et al. 2005). Ahora bien, la nueva pregunta resultaba obvia: ¿por qué crían peor las lagartijas de los fragmentos pequeños?

Nuevos retos, nuevos problemas y algunas soluciones

Estudio genético

Los desarrollos recientes de la Biología de la Conservación sugirieron rápidamente una posible explicación para nuestros resultados. Hoy en día, se está de acuerdo en que una parte de los problemas que pueden afectar a las poblaciones acantonadas en pequeños fragmentos de hábitat son de naturaleza genética. Al pequeño tamaño poblacional (que ha de menguar tanto el número como la variabilidad genética de los individuos), se une la dificultad del intercambio genético entre poblaciones aisladas. Sin embargo, todavía se debate si los problemas genéticos son capaces de acelerar por sí solos el proceso de extinción de las poblaciones, o si dichos problemas solo se manifiestan en poblaciones ya tan mermadas que

poco o nada se puede hacer por ellas, un efecto de remolino de extinción que conlleva una tasa de crecimiento poblacional tanto menor cuanto más pequeña es la población (Courchamp et al. 2008).

Persuadidos de la urgencia de incorporar la perspectiva genética a nuestros estudios, y tal vez impresionados por los trabajos de Thomas Madsen con poblaciones fragmentadas y endogámicas de otro reptil (*Vipera berus*; Madsen et al. 1999), nos embarcamos en el análisis de la diversidad alélica de las lagartijas de Lerma, una nueva vía de investigación que estamos recorriendo actualmente. Sirva como anticipo decir que, como cabía esperar, el estudio de la configuración geográfica de dicha diversidad revela la restricción del flujo génico entre los retazos forestales peor conectados (**Fig. 5**), un proceso que se ve aparentemente exacerbado por la erosión genética de los individuos que habitan los fragmentos pequeños a juzgar por el análisis de diferentes indicadores de homocigosis (que miden la frecuencia con que los genes se presentan con variantes idénticas en ambas dotaciones cromosómicas, una circunstancia que debe ser atribuida al efecto de los apareamientos entre individuos estrechamente emparentados). Más aún, los individuos con mayores niveles de consanguinidad parecen tener problemas para crecer y para reproducirse, una observación que vincularía el deterioro genético de las poblaciones de los fragmentos pequeños con la reducción de su eficacia biológica.

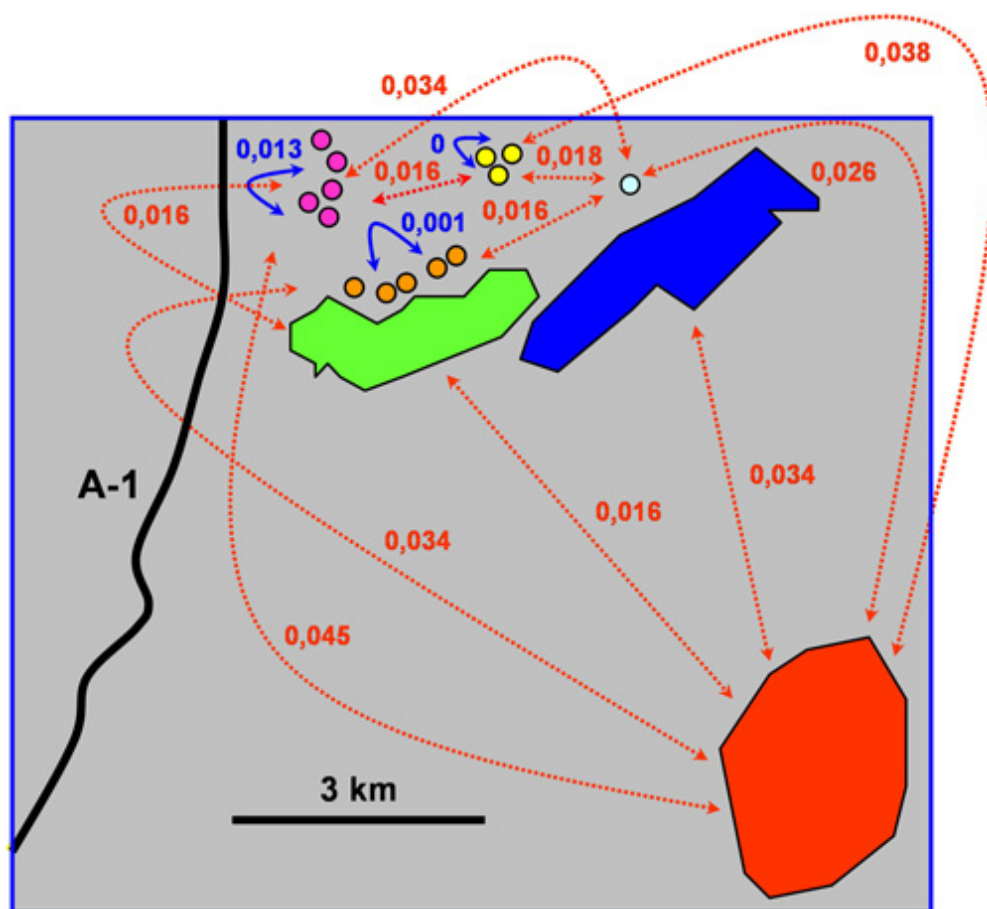


Figura 5. Esquema de patrones de aislamiento genético entre pares de poblaciones de lagartijas (*Psammotromus algirus*) del área de estudio. Las líneas rojas punteadas unen las poblaciones entre las cuales el aislamiento es mayor, y las líneas azules continuas unen poblaciones incluidas en el mismo grupo de fragmentos. Los números son estadísticos de fijación (F_{ST}) medios obtenidos mediante la comparación de pares de poblaciones entre o dentro de los grupos analizados, respectivamente. El gráfico incluye tres bosques grandes y 14 fragmentos pequeños, estos últimos agrupados en cuatro zonas aisladas geográficamente (representados con colores diferentes).

Efecto barrera de la autovía A-1

Ni la más pesimista de las valoraciones del impacto de la pérdida de variabilidad genética podía explicar la ausencia de lagartijas en los bosques occidentales de menos de 90 ha en nuestro primer análisis de su distribución en Lerma (Díaz et al. 2000). Preocupados por esta cuestión, nos dimos cuenta de que nuestras dos áreas de estudio (con y sin lagartijas) estaban separadas por la autovía A-1, que corta la caña de hábitat forestal de la sierra de la Demanda cerca de su extremo occidental (**Fig. 1**). De hecho, los pocos sitios donde habíamos encontrado lagartijas en nuestro primer estudio estaban todos al este de

la carretera, donde también se encontraban todos los fragmentos pequeños con lagartijas en nuestros estudios posteriores.

A la vista de la distribución excluyente de las lagartijas a uno u otro lado de la autovía, y pensando en las dificultades que estos animales podrían encontrar al enfrentarse a un hábitat tan inhóspito como los carriles asfaltados de una gran carretera, parecía claro que la autovía podía suponer una barrera insalvable contra la libre circulación de lagartijas entre los fragmentos orientales y occidentales de Lerma. ¿Un efecto como los que habían motivado una auténtica explosión bibliográfica de la “ecología de las carreteras” (Forman y Alexander 1998)? Decididos a entender mejor este problema, examinamos la distribución de la lagartija a ambos lados de la carretera. Además, también extendimos nuestro estudio a otros modelos de animales cuya capacidad de dispersarse a través de una gran infraestructura lineal no podía ser, a priori, más distinta: dos pequeñas aves ampliamente distribuidas en la región (el petirrojo, *Erithacus rubecula*, y el mosquitero papialbo, *Phylloscopus bonelli*), un mamífero grande (el corzo, *Capreolus capreolus*; **Fig. 1**), y otra especie de lacértido, el lagarto ocelado, cuyas preferencias de hábitat generalistas lo hacen menos dependiente del hábitat forestal que los otros modelos de estudio. El censo simultáneo en bosques pareados a uno u otro lado de la autovía confirmó nuestras agoreras predicciones: tras pocos minutos de censo, encontrábamos lagartijas en los bosquetes aledaños a la autovía por su lado oriental, mientras veíamos a nuestros compañeros esforzarse al otro lado de la carretera en un infructuoso intento de encontrarlas en el lado occidental. Algo parecido ocurría con los rastros de corzo, mucho más fáciles de localizar al este que al oeste. Sin embargo, las aves tenían la misma frecuencia de aparición a ambos lados de la carretera, y lo mismo ocurría con el ubicuo lagarto ocelado. Actualmente estamos investigando con más detalle los efectos de esta carretera como barrera contra la dispersión de la fauna en nuestro sistema de estudio.

Los resultados anteriores atestiguan un problema muy extendido en países que, como España, han experimentado un desarrollo socioeconómico importante: los efectos negativos relacionados con la fragmentación del hábitat se agravan con la proliferación de otras barreras, de rápida aparición y reducida permeabilidad. En el entorno de Lerma, estas barreras pueden cerrar definitivamente la puerta a la recolonización de sectores donde las poblaciones, desaparecidas a causa de usos del territorio que antaño fueron más agresivos, podrían haberse recuperado aprovechando las condiciones más favorables en la actualidad (abandono del medio rural, recuperación de la vegetación, etc.). Conociendo los hechos, y reconociendo la anomalía que supone la ausencia de lagartijas en grandes fragmentos de bosque con condiciones ideales para su existencia (véase Díaz et al. 2000), no podíamos conformarnos con ser meros espectadores del problema. Aprovechando que nuestro estudio de la eficacia biológica de las lagartijas tenía como consecuencia necesaria la cría en cautividad de lagartijas jóvenes, decidimos valorar hasta qué punto la introducción de esas lagartijas en el campo servía para reforzar, o incluso para fundar, las poblaciones de los fragmentos forestales de Lerma. Utilizando dos robledales y dos encinares orientales (estos últimos sin poblaciones estables de lagartija) como receptores experimentales, pudimos comprobar varios hechos interesantes desde el punto de vista de la gestión de poblaciones de lacértidos (Santos et al. 2009). En primer lugar, que los jóvenes de lagartija criados en cautividad a partir de las puestas de hembras grávidas capturadas en el campo servían para fundar poblaciones de lagartija, como quedaba de manifiesto con el hallazgo, cuatro años después de nuestra intervención, de varios adultos reproductores en los fragmentos de encinar. Además, la disponibilidad de alimento ilimitado y la falta de depredadores otorgaban ventajas a los jóvenes nacidos en cautividad, que llegaban al momento de la hibernación con un tamaño un 25% superior al de los nacidos en el campo. La facilidad con que pueden criarse grandes cantidades de jóvenes de lagartija, su facilidad de implantación en el campo, y el bajo coste económico de su cría en cautividad, auguran un futuro esperanzador para la reconstitución de las poblaciones de lagartijas en los alrededores de Lerma.

Conclusiones

Ya hemos indicado al inicio de esta revisión que la experiencia acumulada en el laboratorio natural de Lerma nos brinda la posibilidad de abordar nuevos estudios. Los últimos (impacto de la carretera, estructura genética de las poblaciones) están a punto de concluir con la publicación de sus resultados pero, a su vez, van hoy seguidos de otros estudios centrados en las interacciones sabina-dispersantes en diferentes contextos de fragmentación, en particular en la forma en que las aves rastrean la producción diferencial de las sabinas asentadas en retazos de bosque de diferente tamaño. Hay más proyectos, desde luego, que nos gustaría abordar con el concurso de otros especialistas o con nuestros alumnos ahora que, con los cambios en los planes de estudio y la proliferación de másteres, hay mayor demanda de investigaciones dirigidas. De hecho, Lerma está siempre presente en nuestros planes, independientemente de que cada uno de nosotros trabaje en otros temas (parasitismo, migración, estrategias demográficas, etc.) fuera de este ámbito geográfico. Por último, además de las ya cantadas ventajas prácticas, asociamos a Lerma con un sinnúmero de batallas y buenos momentos que contribuyen a estrechar nuestras relaciones personales, uno de los pilares de la investigación en equipo.

Agradecimientos

A todos los compañeros que, de una u otra manera, han contribuido a mejorar en lo personal y en lo profesional nuestros estudios sobre fragmentación forestal. Y a Daniel García por invitarnos a relatarlos en este monográfico.

Referencias

- Brown, J.H., 1984. On the relationships between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124:255-279.
- Caro, T. 1999. The behaviour-conservation interface. *Trends in Ecology and Evolution* 14:366-369.
- Courchamp, F., Berec, L., Gascoigne, J. 2008. *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Díaz, J.A., Carrascal, L.M. 1991. Regional distribution of a Mediterranean lizard: influence of habitat cues and prey abundance. *Journal of Biogeography* 18:291-297.
- Díaz, J.A., Carbonell, R., Virgós, E., Santos, T., Tellería, J.L. 2000. Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammotriton algirus*. *Animal Conservation* 3:235-240.
- Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Tellería, J.L., Carbonell, R., Santos, T. 2005. Reproductive investment of a lacertid lizard in fragmented habitat. *Conservation Biology* 19:1578-1585.
- Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Bauwens, D., Pérez-Aranda, D., Carbonell, R., Santos, T., Tellería, J.L. 2007. Reproductive performance of a lacertid lizard at the core and the periphery of the species' range. *Biological Journal of the Linnean Society* 92:87-96.
- Forman, R.T.T., Alexander, L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:207-231.
- Haila, Y., Hanski, I.K., Raivio, S. 1993. Turnover of breeding birds in small forest fragments: the 'sampling' colonization hypothesis corroborated. *Ecology* 74:714-725.
- Hansson, L., Fahrig, L., Merriam, G. 1995. *Mosaic landscapes and ecological processes*. Chapman & Hall, London, UK.
- Harris, L.D. 1984. *The fragmented forest*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Holling, C.S., Schindler, D.W., Walker, B.W., Roughgarden, J. 1995. Biodiversity in the functioning of ecosystems: an ecological synthesis. En: Perrings, C., Mäler, K.-G., Folke, C., Holling, C.S., Jansson, B.-O. (eds.), *Biodiversity loss. Economic and ecological issues*, pp. 44-83, Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M., Wittzell, H. 1999. Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402:34-35.
- Margalef, R. 1980. *La biosfera. Entre la termodinámica y el juego*. Omega, Barcelona, España.
- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: part I and part II. *Ecology* 43:185-215, 410-432.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Santos, T., Tellería, J.L. 1991. An experiment to test the consumption of arboreal food by wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56:19-24.
- Santos, T., Tellería, J.L. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70:129-134.
- Santos, T., Tellería, J.L. 1997a. Efectos de la fragmentación sobre las aves insectívoras forestales de dos localidades europeas. *Ardeola* 44:113-117.
- Santos, T., 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, R. Carbonell, F.J. García, de Carrión, M.L. 1998. Patrones de distribución de las aves en encinares fragmentados de la Meseta. En: Santos, T., Tellería J.L. (eds.), *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*, pp. 61-72, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Colección Técnica, Madrid, España.
- Santos, T., Tellería, J.L. Virgós, E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22:193-204.
- Santos, T., Tellería, J.L., Carbonell, R. 2002. Bird conservation in fragmented Mediterranean forests of Spain: effects of geographical location, habitat and landscape degradation. *Biological Conservation* 105:113-125.
- Santos, T., Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Carbonell, R., Tellería, J.L. 2007. Habitat quality predicts the distribution of a lizard in fragmented woodlands better than habitat fragmentation. *Animal Conservation* 11:46-56.
- Santos, T., Pérez-Tris, J., Carbonell, R., Tellería, J.L., Díaz, J.A. 2009. Monitoring the performance of wild born and introduced lizards in a fragmented landscape: implications for ex situ conservation programmes. *Biological Conservation* 142:2923-2930.
- Tellería, J.L. Santos, T. 1992. Spatiotemporal patterns of egg predation in forest islands: an experimental approach. *Biological Conservation* 62:29-33.
- Tellería, J.L. Santos, T. 1994. Factors involved in the distribution of forest birds in the Iberian Peninsula. *Bird Study* 41:161-169.
- Tellería, J.L. Santos, T. 1995. Effects of forest fragmentation on a guild of wintering passerines: the role of habitat selection. *Biological Conservation* 71:61-67.
- Tellería, J.L., Santos, T. 1998. Variación regional del efecto de la fragmentación sobre las aves forestales. En: Santos, T., Tellería, J.L. (eds.), *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*, pp. 85-95, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Colección Técnica, Madrid, España.
- Tellería, J.L., Santos, T. 1999. Distribution of birds in fragments of Mediterranean forests: the role of ecological densities. *Ecography* 22:13-19.
- Tellería, J.L., Santos, T., Alcántara, M. 1991. Abundance and food searching intensity of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *Journal of Mammalogy* 72:183-187.
- Tellería, J.L., Virgós, E., Carbonell, R., Pérez-Tris, J., Santos, T. 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* 95:253-264.
- Tellería, J.L., Baquero, R., Santos, T. 2003. Effects of forest fragmentation on European birds: implications of regional differences in species richness. *Journal of Biogeography* 30:621-628.
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., van Horne, B., Ims, R.A. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66:369-380.
- Wiens, J.A. 1989. *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., Dobson, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soule, M.E. (ed.), *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*, pp. 237-256, Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Wilcove, D.S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211-1214.