



El debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat: causas y consecuencias

Ricard Arasa-Gisbert¹ , Víctor Arroyo-Rodríguez^{1,2*} , Ellen Andresen¹

(1) Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia 58190, Michoacán, México

(2) Escuela Nacional de Estudios Superiores, Universidad Nacional Autónoma de México, Tablaje Catastral no. 6998, Carretera Mérida-Tetiz Km. 4.5, Municipio de Ucú, C.P. 97357, Mérida, Yucatán, México.

*Autor de correspondencia: Víctor Arroyo Rodríguez [victorarroyo_rodriguez@hotmail.com]

> Recibido el 29 de enero de 2021- Aceptado el 12 de agosto de 2021

Como citar: Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E. 2021. El debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat: causas y consecuencias. *Ecosistemas* 30(3): 2156. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2156>

El debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat: causas y consecuencias

Resumen: Con la creciente pérdida y fragmentación de los ecosistemas naturales, entender cómo responden las especies a estos cambios nunca ha sido más urgente. Hoy existe consenso acerca del fuerte impacto negativo de la pérdida de hábitat sobre la biodiversidad. Sin embargo, el efecto de la fragmentación del hábitat ha sido muy debatido. En esta revisión, proponemos un esquema que evalúa las causas y consecuencias del debate. Sugerimos que es causado por el uso de diferentes definiciones y conceptualizaciones de la fragmentación (causas distales), las cuales promueven el uso de distintas metodologías de estudio (causas proximales). Algunos estudios consideran la fragmentación como un proceso inseparable de la pérdida de hábitat y de otras amenazas locales (p.ej. efectos de borde y aislamiento), por lo que miden sus efectos a escala de sitio, de parche o de paisaje, sin controlar necesariamente el efecto de la pérdida de hábitat. Otros consideran la fragmentación como un patrón que describe la configuración del hábitat en el paisaje, y cuyo efecto puede y debe ser evaluado independientemente del efecto de la cantidad de hábitat (i.e. fragmentación per se) usando el paisaje como unidad de análisis. Como consecuencia, los primeros usualmente concluyen que la fragmentación tiene efectos fuertes y negativos sobre la biodiversidad, mientras que los segundos concluyen que dichos efectos son generalmente débiles, y positivos cuando son significativos. Entender las causas y consecuencias de este debate es crítico para aplicar medidas de conservación más adecuadas.

Palabras clave: cambio de uso del suelo; debate científico; deforestación; ecología de paisaje; escala espacial; fragmentación per se; pérdida de hábitat

The debate about the effects of habitat fragmentation: causes and consequences

Abstract: Understanding how species respond to the increasing loss and fragmentation of natural ecosystems has never been more urgent. Nowadays there is consensus on the negative impact of habitat loss on biodiversity. However, the effect of habitat fragmentation is strongly debated. In this review, we propose a scheme that evaluates the causes and consequences of this debate. We suggest that it is caused by the use of different definitions and conceptualizations of fragmentation (distal causes), which promote the use of different study methods (proximate causes). Some studies consider fragmentation as a process that is inseparable from habitat loss and other local threats (e.g., edge and isolation effects), and measure its effects at the site, patch, or landscape scales, without controlling necessarily the effects of habitat loss at the landscape scale. Others consider fragmentation as a pattern that describes the configuration of the habitat in the landscape, the effects of which can and should be evaluated independently of the effect of habitat amount (i.e., fragmentation per se), using the landscape as the unit of analysis. Consequently, the former group of studies concludes that fragmentation has strong and negative effects on biodiversity, while the latter group concludes that these effects are generally weak, and positive when significant. Understanding the causes and consequences of this debate is critical to apply more appropriate conservation measures.

Keywords: deforestation; fragmentation per se; habitat loss; land-use change; landscape ecology; scientific debate; spatial scale

Introducción

La creciente pérdida y fragmentación de los ecosistemas naturales a nivel mundial está forzando a un número cada vez mayor de especies a habitar paisajes modificados por actividades humanas (Hansen et al. 2013; Taubert et al. 2018). Ante esta situación, los científicos han evaluado durante décadas los efectos que tienen la pérdida y fragmentación del hábitat sobre las especies, con el objetivo último de conocer sus requisitos ecológicos y poder remediar así el daño que causan a la biodiversidad. La evidencia científica sobre el efecto de la pérdida de hábitat es clara – la mayoría

de las especies responden negativamente – por lo que este fenómeno se considera una de las principales causas contemporáneas del declive de la biodiversidad a nivel mundial (Fahrig 2003; Newbold et al. 2016; Betts et al. 2017; Thompson et al. 2017; Powers y Jetz 2019; Gonçalves-Souza et al. 2020; Watling et al. 2020). A medida que el hábitat desaparece, la disponibilidad de recursos se reduce, provocando, a corto y mediano plazo, la reducción del tamaño poblacional de las especies (Pardini et al. 2017). Si la pérdida de hábitat continúa, las poblaciones pueden llegar a cruzar los denominados “umbrales de extinción”, y desaparecer (Hanski y Ovaskainen 2002; Swift y Hannon 2010; Macchi et al. 2019).

Este hecho es especialmente relevante para los organismos que son especialistas de cierto tipo de hábitat, por lo que su flexibilidad ecológica al cambio de uso del suelo es significativamente menor que la de especies generalistas (Morante-Filho et al. 2015; Arroyo-Rodríguez et al. 2020; Arasa-Gisbert et al. 2021a).

En contraste con lo anterior, el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad ha sido fuertemente debatido (Fahrig 2003, 2017; Fletcher et al. 2018; Fahrig et al. 2019). Por un lado, existen estudios que sugieren que la fragmentación es una de las mayores causas de la pérdida de diversidad a nivel mundial (p. ej., Haddad et al. 2015; Betts et al. 2019). Sin embargo, otros estudios sugieren que los efectos de la fragmentación son generalmente débiles, y cuando son significativos, la mayoría de las respuestas a la fragmentación son positivas, no negativas (Fahrig 2017). Las causas de estas conclusiones tan contrastantes parecen originarse en diferentes concepciones filosóficas y metodológicas del concepto 'fragmentación' (Miller-Rushing et al. 2019). Por tanto, vale la pena analizarlas en mayor detalle para evitar confusión, particularmente cuando está en juego la toma de decisiones con fines de conservación (Fahrig et al. 2019).

En este trabajo identificamos y evaluamos de forma crítica algunas causas y consecuencias potenciales del debate sobre los efectos de la fragmentación del hábitat (Fig. 1). Para mejorar el entendimiento de este debate, proponemos un esquema nuevo que distinga las causas distales y proximales, enfocándonos en los aspectos mencionados en revisiones previas sobre el tema (Fahrig 2003, 2017; Fletcher et al. 2018; Fahrig et al. 2019). Con relación a las consecuencias, discutimos tanto las implicaciones teóricas como las aplicadas. Al final de la revisión mencionamos algunos elementos que deberían ser incorporados en estudios futuros sobre fragmentación, con el fin de mejorar su concepción y diseño.

Causas distales del debate

Diferentes definiciones: ¿Fragmentación como proceso o como patrón?

Para entender el efecto de un fenómeno natural o antrópico sobre la biodiversidad, debemos definir primero de qué se trata dicho fenómeno. Existen claramente dos definiciones generales de fragmentación de hábitat, la fragmentación como proceso o como patrón (Tabla 1). Por eso, consideramos que esta es la causa distal del debate, pues a partir de dicha definición se determinan las variables que se van medir y la forma (metodología) de medirlas (Fig. 1).

La fragmentación ha sido históricamente definida como un *proceso* mediante el cual un hábitat continuo es dividido en parches de hábitat cada vez más pequeños y aislados, y con mayor superficie de borde expuesta a la matriz (Wilcove et al. 1986; Ewers y Didham 2006; Tabla 1). Por tanto, los estudios que definen la fragmentación como proceso suelen considerar que las respuestas de las especies a los cambios en el paisaje (p.ej. cantidad de hábitat), en el parche (p.ej. tamaño y aislamiento del parche), y/o en los bordes de los parches (i.e. escala de sitio), son en primera instancia causadas por el proceso de fragmentación.

En contraste con esta definición, desde finales del siglo pasado e inicios del presente, Fahrig (1997, 1999, 2003, 2017) propuso que la cantidad de hábitat y su grado de fragmentación deben ser definidos como *patrones* espaciales del hábitat en el paisaje. En particular, la cantidad de hábitat es un patrón que describe la composición del paisaje (i.e. el área del paisaje que está compuesto por hábitat), y la fragmentación pertenece a la configuración espacial del hábitat en el paisaje (p.ej. el número o densidad de parches de hábitat en el paisaje). Como se discute más adelante, esta definición implica que para estudiar los efectos de la fragmentación debemos utilizar el paisaje como unidad de análisis, ya que las respuestas de las especies a variables locales (p.ej. distancia al borde) o de los parches, no pueden ser extrapoladas a escala de paisaje (Fahrig et al. 2019).

El efecto relativo (independiente) de la pérdida y fragmentación del hábitat

El uso de distintas definiciones de fragmentación (patrón o proceso) también ha resultado en diferentes conceptualizaciones, causando importantes debates acerca de sus efectos (Fig. 1). En particular, los estudios que definen la fragmentación como un proceso que es causado por la pérdida progresiva del hábitat y su división en parches cada vez más pequeños y aislados, argumentan que ambos procesos (pérdida y fragmentación) son colineales, que ocurren al mismo tiempo y que, por tanto, probar sus efectos independientes no es posible ni necesario (Didham et al. 2012; Fletcher et al. 2018). Dado que todos estos cambios en el hábitat (p.ej. pérdida de hábitat, fragmentación, reducción del tamaño de parches, incremento del aislamiento, formación de bordes de hábitat) ocurren al mismo tiempo, Didham et al. (2012) proponen que se deben incluir todas estas variables explicativas en modelos estadísticos adecuados (p.ej. modelos de ecuaciones estructurales o análisis de caminos) para identificar el efecto directo e indirecto de la pérdida de hábitat sobre la biodiversidad.

En contraste con esta conceptualización, los estudios que definen la cantidad de hábitat y su grado de fragmentación como diferentes patrones del paisaje (no como procesos), sugieren que el efecto de ambos atributos puede y debe ser medido de forma independiente para evitar efectos potenciales de confusión (Fahrig 1997, 1999, 2003, 2017). Aunque ambos patrones pueden estar correlacionados (McGarigal y Cushman 2002; Smith et al. 2009; Villard y Metzger 2014), cada uno mide diferentes características del paisaje, por lo que pueden tener efectos distintos sobre la biodiversidad. De hecho, debido al impacto fuerte y negativo que tiene la pérdida de hábitat sobre la biodiversidad (ver arriba), Fahrig (1997, 1999, 2003, 2017) y otros autores (p.ej. Lindenmayer y Fischer 2007) argumentan que es importante controlar su efecto para entender mejor el efecto puro de la fragmentación. A este efecto, Fahrig (1999) lo denominó '*fragmentación per se*' (i.e. efecto de la fragmentación, controlando la influencia de la pérdida del hábitat; Tabla 1).

El control del efecto de la cantidad de hábitat puede hacerse de forma experimental o estadística (Fahrig et al. 2019). Por ejemplo, los estudios experimentales y de modelación pueden crear paisajes con la misma cantidad de hábitat, pero con diferente grado de fragmentación (i.e. número de parches), para evaluar el efecto de la fragmentación *per se* (Fahrig 2003). Esta misma estrategia puede llevarse a cabo en estudios observacionales, evaluando paisajes con una cantidad de hábitat similar, pero con diferente número de parches de hábitat (Fahrig 2003). Dado que esta alternativa no siempre es posible, muchos estudios sobre fragmentación *per se* optan por controlar el efecto de la cantidad de hábitat de forma estadística (Fahrig 2017). Para ello, se pueden usar regresiones múltiples y/o modelos de ecuaciones estructurales (Fahrig et al. 2019). También se pueden utilizar regresiones lineales simples para evaluar el efecto de la cantidad de hábitat sobre una respuesta determinada, y evaluar después si los residuales del modelo de regresión simple (i.e. componente de la varianza no explicada por la cantidad de hábitat) se asocian con la fragmentación. Sin embargo, esta última metodología ha sido criticada, ya que puede producir resultados sesgados al inflar la magnitud del efecto directo de la pérdida de hábitat, y debilitar el poder explicativo de la fragmentación *per se* (Didham et al. 2012; Fletcher et al. 2018). De cualquier forma, los estudios que definen la fragmentación como proceso no aprueban el uso de técnicas estadísticas para controlar el efecto de la pérdida de hábitat, ya que consideran que conceptualmente ambos procesos (pérdida y fragmentación) ocurren simultáneamente, y son indisociables (Fletcher et al. 2018).

Finalmente, vale la pena señalar que existen muchos estudios en paisajes fragmentados que no son necesariamente estudios sobre fragmentación de hábitat, por lo que no se ajustan a ninguna de las definiciones y conceptualizaciones descritas arriba.

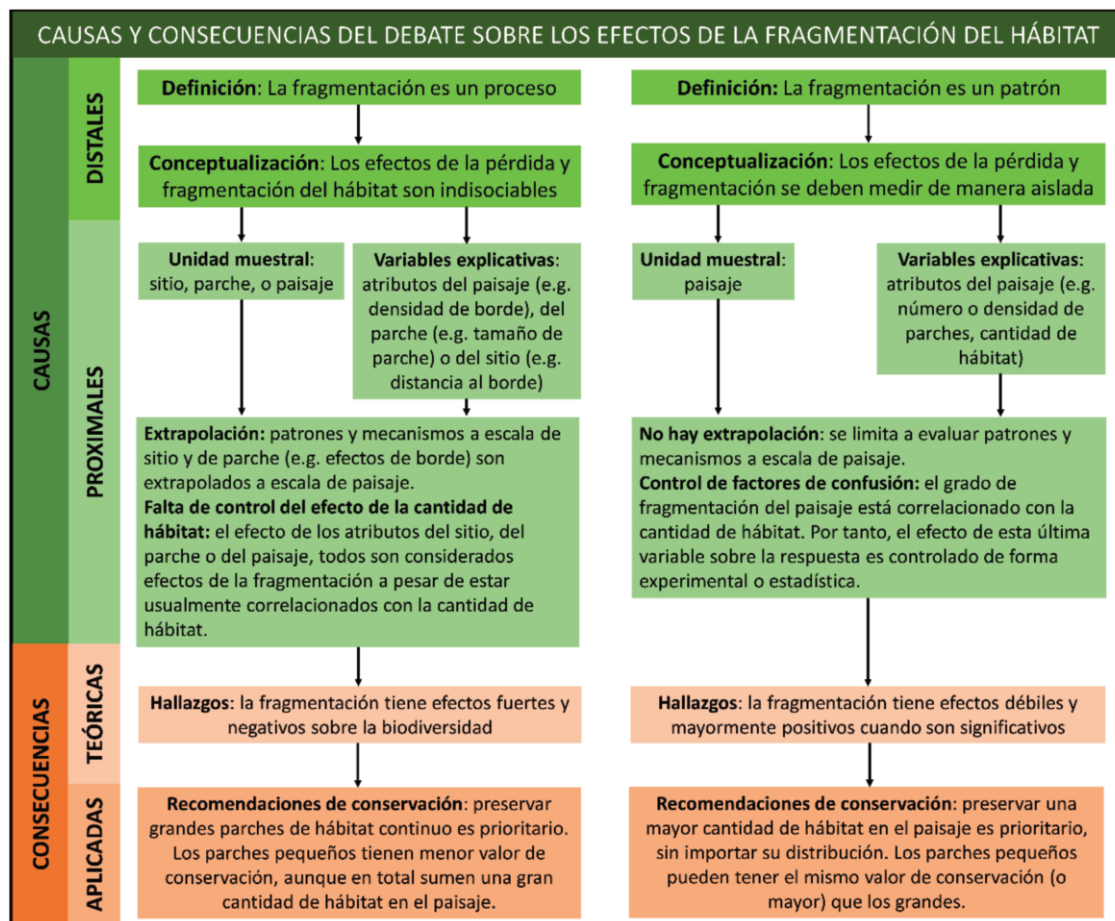


Figura 1. Principales causas y consecuencias del debate acerca de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad. Siguiendo las revisiones más recientes del tema (Fahrig 2003, 2017; Fahrig et al. 2019; Fletcher et al. 2018), el debate es causado por diferencias en la definición y conceptualización de la fragmentación, las cuales provocan que los estudios utilicen diferentes metodologías de estudio. En conjunto, estas diferencias tienen importantes consecuencias teóricas y aplicadas.

Figure 1. The main causes and consequences of the debate on the effects of habitat fragmentation on biodiversity. Following recent reviews on this topic (Fahrig 2003, 2017; Fahrig et al. 2019; Fletcher et al. 2018), the debate is caused by differences in the definition and conceptualization of fragmentation, which cause studies to use different study methods. Together, these differences have important theoretical and applied consequences.

Tabla 1. Definición de los conceptos clave.

Table 1. Definition of key concepts.

Concepto	Definición	Referencia
Fragmentación como proceso	Proceso mediante el cual un hábitat determinado es transformado en un conjunto de parches más pequeños con un área total más pequeña, aislados entre sí por una matriz de hábitat diferente del original	Wilcove et al. (1986)
Fragmentación <i>per se</i>	Patrón que describe el grado de rotura o división del hábitat en paisajes que tienen la misma cantidad total de hábitat	Fahrig (2003)
Estudio a escala de sitio	Investigación del efecto de una o varias variables locales, medidas en muestras (p.ej. parcelas, trampas, recorridos) localizadas en diferentes localidades o espacios (p.ej. borde o interior del bosque). La unidad muestral es la localidad (o sitio)	McGarigal y Cushman (2002)
Estudio a escala de parche	Investigación del efecto de una o varias características (variables explicativas) de parches de un tipo de cobertura (p.ej. bosque). La unidad muestral es el parche (o fragmento)	McGarigal y Cushman (2002)
Estudio a escala de paisaje	Investigación del efecto de una o varias características (variables explicativas) del paisaje sobre una o varias respuestas medidas en todo el paisaje. Tanto la variable explicativa como la variable respuesta están medidas a nivel de paisaje.	McGarigal y Cushman (2002); Bennet et al. 2006
Estudio sitio-paisaje	Investigación del efecto de una o varias características del paisaje (variables explicativas) sobre una o varias respuestas medidas en localidades (sitios) ubicadas en el centro de cada paisaje de estudio. La variable explicativa se mide alrededor de cada localidad de estudio	McGarigal y Cushman (2002)
Estudio parche-paisaje	Investigación del efecto de una o varias características del paisaje (variables explicativas) sobre una o varias respuestas medidas en diferentes parches (fragmentos) ubicados en el centro de cada paisaje de estudio. La variable explicativa se mide alrededor de cada parche	McGarigal y Cushman (2002)
Escala del efecto	Extensión espacial dentro de la cual la relación entre una variable de paisaje y una variable de respuesta es más fuerte	Miguet et al. (2016)

Este es el caso de un gran número de estudios de primates en parches de bosque que analizan principalmente el efecto del tamaño, aislamiento y/o calidad del parche (Arroyo-Rodríguez et al. 2013). Estos estudios son válidos y valiosos para evaluar el efecto de variables locales sobre las especies, pero no deberían considerarse estudios de fragmentación ya que no evalúan el efecto de esta variable. Sorprendentemente, en una revisión de 100 artículos de este tipo, 74% argumentan que la fragmentación puede ser la causa del patrón observado (Arroyo-Rodríguez et al. 2013). Por ejemplo, Gómez-Posada et al. (2009) evalúan la densidad y el estatus poblacional de monos aulladores en un parche de bosque de bambú en Colombia, y concluyen que sus resultados demuestran la tolerancia de la especie a la fragmentación. Como describimos más adelante, estas conclusiones deben ser tomadas con mucha cautela, pues la presencia de una especie en un parche puede ser promovida por muchos patrones y procesos diferentes a la fragmentación, como es la ausencia de competidores y/o cazadores en el parche.

Causas proximales del debate

El uso de diferentes escalas de análisis

Dependiendo de la definición y conceptualización de la fragmentación, las variables explicativas que son evaluadas en cada estudio, así como su escala de análisis, pueden ser muy diferentes (Fig. 2). Esta es una de las causas directas de confusión y debate más importantes en los estudios de fragmentación (Fig. 1). En particular, debido a que el proceso de fragmentación promueve cambios en el hábitat a diferentes escalas (i.e. sitio, parche y paisaje), los estudios que definen la fragmentación como proceso pueden evaluar el efecto de variables medidas a múltiples escalas, aunque la mayoría evalúa el efecto de variables locales, como la distancia de un sitio (p. ej. transecto, cuadrante, trampa) al borde, o el tamaño y aislamiento del parche (Hadley y Betts 2016; Figs. 2A y 2B). Esta aproximación ha generado una gran confusión y ambigüedad en relación al efecto de la fragmentación, ya que una gran variedad de respuestas biológicas a diferentes variables explicativas son todas consideradas respuestas a la fragmentación (Lindenmayer y Fischer 2007). Además, es común que cuando se evalúan respuestas a escala de paisaje, los estudios comparen una o más muestras en un paisaje continuo con una o varias muestras en un paisaje fragmentado (Fig. 2C). Esta aproximación también ha sido criticada, ya que su tamaño de muestra a escala de paisaje es $n = 1$ y, por tanto, estos estudios no permiten evaluar la magnitud de la respuesta al gradiente de fragmentación (i.e. únicamente evalúan si la respuesta biológica difiere entre ambas condiciones; Fahrig 2003).

Por otro lado, los estudios que definen la fragmentación como un patrón del paisaje, miden su efecto solamente a escala de paisaje, evaluando cómo varía la respuesta de interés en paisajes con diferente grado de fragmentación (Fahrig et al. 2019). Para ello, se pueden utilizar tres tipos de diseños experimentales: estudios sitio-paisaje, estudios parche-paisaje, y estudios a escala de paisaje. La selección de diseño depende de la pregunta del estudio, y la interpretación de los resultados también va a ser diferente. En todos ellos, la variable explicativa es medida a escala de paisaje (p.ej. número o densidad de parches dentro del paisaje), pero la escala a la que se mide la respuesta (escala de sitio, escala de parche o escala de paisaje) depende del diseño. Los estudios sitio-paisaje (Fig. 2D) miden la respuesta (p.ej. diversidad de especies) en un sitio determinado (p.ej. en una parcela) y evalúan cómo responde esta respuesta a la fragmentación del paisaje que lo rodea. Este diseño tiene la ventaja de usar un esfuerzo de muestreo constante (i.e. sitios o muestras del mismo tamaño) en todos los paisajes, evitando así el llamado “efecto de muestreo”. Dicho efecto debe ser controlado en estudios parche-paisaje (Fig. 2E) ya que, en estos estudios, los parches de mayor tamaño representan muestras de mayor tamaño y, por lo tanto, pueden contener más especies simplemente porque fueron muestreados más intensamente (Galán-Acedo et al. 2019). Aunque los estudios a escala de paisaje tienen la ventaja de poder evaluar las respuestas a escala de paisaje

(Fig. 2F), son más difíciles de llevar a cabo, lo que puede limitar el número de paisajes de estudio. Además, las muestras del paisaje que se localizan cerca del borde del paisaje pueden estar más fuertemente influenciadas por atributos de paisajes vecinos y, por tanto, estos estudios deberían de evitar muestrear el borde del paisaje para evitar este potencial efecto de confusión.

Un aspecto crucial a la hora de medir el efecto de una variable de paisaje es considerar a qué escala (extensión espacial) debe medirse (i.e. el tamaño del paisaje; Jackson y Fahrig 2015). Dado que esta información no suele estar disponible, se han desarrollado métodos para seleccionar el tamaño del paisaje óptimo para medir el efecto de cada variable. Dicho tamaño o escala óptima es denominada ‘escala de efecto’ (Tabla 1), y se refiere a la extensión espacial dentro de la cual, la asociación entre una variable de paisaje y una respuesta se hace más fuerte o evidente (Jackson y Fahrig 2015). Para ello, se sugiere medir la variable de paisaje a diferentes escalas concéntricas (i.e. con radios de diferente tamaño) para identificar la escala que resulta en asociaciones paisaje-respuesta más fuertes (Jackson y Fahrig 2015). Este tema no es trivial, ya que si se evalúa el efecto de la fragmentación a la escala incorrecta (p.ej. demasiado pequeña o demasiado grande), podemos concluir erróneamente que dicho efecto es débil o nulo. Por esta razón, cada vez más estudios optan por usar una aproximación multiescalar para identificar con mayor precisión y confiabilidad el efecto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad (Galán-Acedo et al. 2018; Martin 2018).

Las características del sitio y del parche son medidas ambiguas de fragmentación

Como señalamos arriba, los estudios que definen la fragmentación como proceso evalúan comúnmente el efecto de variables locales, como la distancia al borde o el tamaño del parche y su aislamiento. Esto se debe en gran medida a la extrapolación que hizo Levins (1970) de la Teoría de la Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967) a los ecosistemas terrestres fragmentados. En particular, los parches de hábitat rodeados por una matriz antrópica asemejaban las islas rodeadas de mar, por lo que parecía lógico pensar que los principios utilizados en esta teoría debían funcionar en los ecosistemas fragmentados. En particular, dado que esta teoría propone que las islas más pequeñas y aisladas tienen menor probabilidad de ser colonizadas y mayor probabilidad de extinción, el número de estudios acerca del efecto del tamaño y aislamiento del parche se incrementó exponencialmente (Fahrig 2019). Estas dos variables son las más usadas en estudios de fragmentación, y han sido frecuentemente asociadas con los efectos negativos de la fragmentación sobre las especies (p. ej., van Dorp y Opdam 1987; Beier et al. 2002; Hill y Curran 2003; Bailey et al. 2010). De hecho, el aislamiento y la reducción del tamaño del parche son consideradas a menudo como las consecuencias más perjudiciales de la fragmentación, ya que pueden interrumpir la dispersión de los individuos y reducir el tamaño de las poblaciones (Haddad et al. 2015; Fletcher et al. 2018). Además, los parches más pequeños tienen una mayor proporción de superficie expuesta a las condiciones de la matriz antrópica, lo que puede detonar varias respuestas negativas en la biodiversidad, como la alteración del microclima, el incremento de la mortalidad de árboles, y el aumento en la incidencia de caza, tala selectiva y fuegos (Laurance et al. 2000, 2002; Fletcher et al. 2018).

El uso del tamaño del parche, el aislamiento y la cantidad de borde como medidas de fragmentación ha sido muy criticado, ya que la pérdida de hábitat por sí misma (i.e. sin que haya fragmentación) también resulta en parches más pequeños, aislados y con mayor superficie de borde (Fahrig 2003; Fahrig et al. 2019). De hecho, como demuestra Fahrig (2003), estas medidas están significativamente relacionadas con la pérdida de hábitat. En particular, los parches más pequeños y aislados se localizan usualmente en paisajes que han sufrido mayor pérdida de hábitat (Fahrig 2013). Por tanto, estas variables del parche son medidas ambiguas de fragmentación (no son exclusivas de ésta), y no deben de ser usadas como sinónimos de fragmentación.

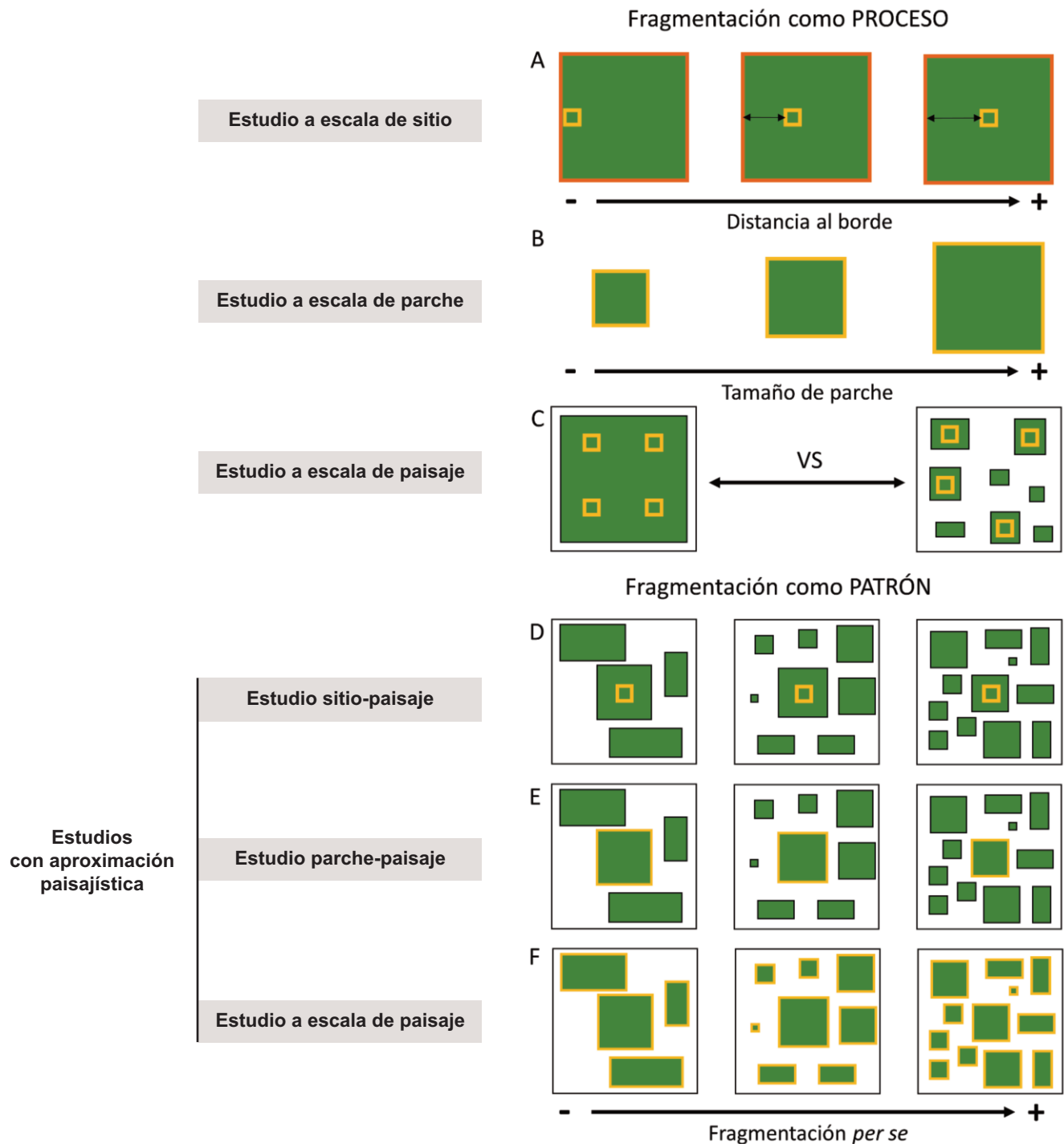


Figura 2. Diseños de muestreo en estudios que definen la fragmentación como proceso y como patrón. Los estudios que definen la fragmentación como proceso suelen evaluarla a diferentes escalas espaciales. En los estudios a escala de sitio, la parcela o transecto es la unidad muestral (**A**). En los estudios a escala de parche, el parche es la unidad muestral, y se evalúan métricas derivadas de la Teoría de Biogeografía de Islas como el tamaño de parche (**B**). Los estudios a escala de paisaje que miden la fragmentación como un proceso comparan paisajes continuos con paisajes fragmentados, y su tamaño de muestra a escala de paisaje es usualmente $n = 1$ (**C**). Los estudios que definen la fragmentación como patrón trabajan siempre a escala de paisaje. Eso significa que la variable explicativa (p. ej., fragmentación) es evaluada a nivel de paisaje, si bien la variable respuesta puede ser obtenida en un sitio concreto dentro del parche (estudios sitio-paisaje, **D**), en todo el parche (estudios parche-paisaje, **E**) o en todo el paisaje (estudios a escala de paisaje, **F**). En las mediciones de la fragmentación como patrón a escala de paisaje, la cantidad de hábitat se mantiene constante para controlar su efecto (40% de cantidad de hábitat en todos los paisajes en **D**, **E** y **F**). El recuadro alrededor de los parches representa el paisaje. En verde se muestra el hábitat; en blanco, la matriz de no-hábitat y en marrón, el borde. Los cuadros amarillos representan las unidades muestrales.

Figure 2. Sampling designs in studies that define fragmentation either as a process or as a pattern. Studies that define fragmentation as a process usually evaluate it at different spatial scales. In site-scale studies, the plot or transect is the sampling unit (**A**). In patch-scale studies, the patch is the sampling unit, and they use metrics derived from the Island Biogeography Theory such as patch size (**B**). Landscape-scale studies that measure fragmentation as a process compare continuous landscapes with fragmented landscapes, and their landscape-scale sample size is usually $n = 1$ (**C**). Studies that define fragmentation as a pattern always work at the landscape scale. This means that the explanatory variable (e.g., fragmentation) is evaluated at the landscape level, although the response variable can be obtained at a specific site within the patch (site-landscape studies, **D**), throughout the patch (patch-landscape studies, **E**) or throughout the landscape (landscape-scale studies, **F**). In the measurements of fragmentation as a landscape-scale pattern, the amount of habitat is kept constant to control its effect (40% of the amount of habitat in all landscapes in **D**, **E** and **F**). The box around the fragments represents the landscape. Habitat is shown in green; the non-habitat matrix is shown in white and the border is shown in brown. The yellow boxes represent the sampling units.

Otro aspecto crucial relacionado con la escala es que las respuestas biológicas a variables locales no pueden ser extrapoladas a escala de paisaje. Si bien es cierto que a medida que aumenta el grado de fragmentación se reduce el tamaño de los parches, el efecto del tamaño del parche no puede ser extrapolado a escala de paisaje, ya que pueden existir mecanismos ecológicos a escala de paisaje que debilitan o anulan el efecto del tamaño del parche a esta escala (Fahrig et al. 2019). Por ejemplo, el tamaño de la población de una especie puede ser menor en parches más pequeños, pero eso no implica que en paisajes con muchos parches pequeños debamos encontrar menos individuos. Esta extrapolación puede ser una hipótesis de trabajo, pero no es una evidencia de que la fragmentación tiene efectos negativos, ya que a medida que aumenta el número de parches, la distancia entre parches se reduce (no aumenta), lo que puede favorecer la dispersión de individuos entre parches y la disponibilidad de recursos. Estos y otros mecanismos a escala de paisaje pueden anular las respuestas negativas de la biodiversidad a las características de los sitios o del parche (Chase et al. 2018, 2019; Fahrig et al. 2019). De hecho, Chase et al. (2018, 2019) demuestran que, al cambiar de una escala a otra, el efecto de una variable puede aumentar, disminuir y, en un 10% de los casos, hasta cambiar de sentido (de negativo a positivo, o viceversa). Por lo tanto, el efecto de una o varias variables locales no deberían ser extrapolados a escala de paisaje.

Consecuencias teóricas: diferentes metodologías generan diferentes resultados

Las diferentes definiciones, conceptualizaciones y metodologías empleadas para estudiar la fragmentación en distintos estudios tienen importantes consecuencias teóricas y aplicadas. En relación a las implicaciones teóricas, es interesante observar que los estudios que definen la fragmentación como un proceso y que no controlan el efecto de la cantidad de hábitat, típicamente concluyen que la fragmentación tiene efectos fuertes y negativos (revisado por Haddad et al. 2015; Fletcher et al. 2018). En contraste, los estudios que definen la fragmentación como un patrón, y que controlan el efecto de la cantidad de hábitat, usualmente concluyen que la fragmentación per se tiene efectos mayormente nulos, aunque positivos cuando son significativos (revisado por Fahrig 2017). Esta discrepancia de resultados parece estar asociada a la presencia o ausencia (control) del efecto de confusión generado por la cantidad de hábitat. Por ejemplo, Haddad et al. (2015) evalúan, en 76 estudios experimentales de largo plazo, el efecto del proceso de fragmentación sobre diferentes grupos taxonómicos (p. ej., plantas, aves, artrópodos) y procesos ecológicos (p. ej., acumulación de carbono y biomasa). Para cuantificar el efecto de la fragmentación, usaron atributos del parche, como su tamaño, grado de aislamiento y la proporción borde/interior. Los investigadores observaron una reducción del número de especies, su abundancia y la productividad del ecosistema de entre el 13% y 75% a medida que disminuía el tamaño del parche y aumentaban su aislamiento y proporción de borde.

En contraste con lo anterior, Fahrig (2017) revisó todos los estudios sobre fragmentación per se realizados a escala de paisaje. Del total de artículos encontrados, seleccionó solamente aquellos que reportaron efectos significativos de la fragmentación del hábitat, aunque encontró que en la mayoría de casos (71%) la fragmentación no tenía ningún efecto significativo. De los 381 efectos significativos reportados en la literatura (de un total de 118 estudios), 290 efectos (76%) fueron positivos. Vale la pena destacar que esta proporción mayor de efectos positivos que negativos fue independiente del grupo taxonómico, de las variables de fragmentación estudiadas (p. ej., número de parches o densidad de borde), la localización geográfica del paisaje (p.ej. zona tropical vs. templada), el tipo de variable de respuesta o el estatus de conservación de las especies, por lo que no encuentra apoyo a la hipótesis de que las respuestas a la fragmentación debían ser mayores en los trópicos, especialmente en especies especializadas y más amenazadas.

Consecuencias aplicadas: el valor de conservación de los parches pequeños

El propósito último de los estudios de fragmentación es entender los requerimientos espaciales de las especies y los procesos ecológicos, para así poder dar recomendaciones que favorezcan su conservación a largo plazo. En este sentido, dado que los estudios que definen la fragmentación como proceso suelen encontrar que la fragmentación tiene impactos negativos sobre la biodiversidad, suelen concluir que las estrategias de conservación deben enfocarse en preservar parches grandes de hábitat continuo y promover la creación de corredores que eviten la fragmentación del hábitat (Wilcox y Murphy 1985; Gilbert-Norton et al. 2010; Haddad et al. 2017). Esta recomendación tuvo (y sigue teniendo) una gran influencia sobre gestores, administraciones y organizaciones conservacionistas de todo el mundo. Por ejemplo, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés; IUCN 1980) recomendó el diseño de reservas que priorizaran hábitats continuos por encima de paisajes fragmentados, lo cual tuvo un fuerte impacto en las recomendaciones de conservación de las administraciones públicas (p. ej., las políticas de gestión forestal en Ontario, Canadá, recomiendan eliminar del paisaje los parches de hábitat pequeños, Fahrig et al. 2019).

La recomendación de priorizar áreas grandes sobre las pequeñas no es exclusiva de los estudios de fragmentación. Desde finales de los 60's e inicios de los 70's, los principios de la Teoría de Biogeografía de Islas fueron usados para sugerir que se enfocaran los esfuerzos de conservación en los parches grandes, ya que la probabilidad de extinción de las poblaciones se espera que disminuya en reservas de mayor tamaño (Diamond 1975). Sin embargo, ¿qué sucede cuando se compara la efectividad de una reserva grande (Single Large) con varias pequeñas (Several Small) que sumen la misma cantidad de área? Esta pregunta dio lugar al famoso debate SLOSS (Single Large Or Several Small). Aunque Diamond (1975) propuso que la reserva grande sería más efectiva que varias pequeñas, Simberloff y Abele (1976, 1982) y otras revisiones y meta-análisis posteriores (Quinn y Harrison 1988; Fahrig 2020) demostraron lo contrario, apoyando así los últimos hallazgos sobre los efectos de la fragmentación per se (Fahrig 2017).

En particular, la evidencia sobre los efectos de la fragmentación per se indica que sus efectos son mayormente neutros (o positivos cuando son significativos) (Fahrig 2017). Por tanto, estos estudios sugieren que debemos conservar la mayor cantidad de hábitat posible, sin importar el tamaño de los parches (Arroyo-Rodríguez et al. 2020). En otras palabras, no debemos guiar las estrategias de conservación en función del tamaño de los parches, sino de la cantidad de hábitat en el paisaje. Cuanto más hábitat, mejor. Ahora bien, los estudios sobre el debate SLOSS y sobre la fragmentación per se sugieren que un mayor número de parches pequeños podrían tener mayor valor de conservación que pocos parches grandes (Fahrig 2017, 2020; Volenec y Dobson 2020). Por tanto, dada una cantidad determinada de hábitat, contar con un mayor número de reservas pequeñas puede ser más valioso para la conservación que enfocarnos en pocas áreas de mayor tamaño (Arroyo-Rodríguez et al. 2020).

Reconocer el valor de los parches pequeños es especialmente importante en regiones muy deforestadas, donde no existen parches grandes. En estas regiones, los últimos remanentes de flora y fauna autóctona pueden estar presentes en parches muy pequeños (Hernández-Ruedas et al. 2014; Fahrig 2020). Sin embargo, a pesar de la creciente evidencia acerca de la importancia de los pequeños parches de bosque como reservorios de biodiversidad (ver Hernández-Ruedas et al. 2014; Galán-Acedo et al. 2019; Palmeirim et al. 2019; Arasa-Gisbert et al. 2021b), aún no ha sido reconocida y trasladada a la gestión y diseño de reservas. Por tanto, muchos parches pequeños están en riesgo de desaparecer en las próximas décadas. Por ejemplo, en regiones tropicales de México, como Los Tuxtlas (Fig. 3A) y el norte de Chiapas, donde la riqueza biológica es elevada pero también la deforestación, la mayoría de los par-

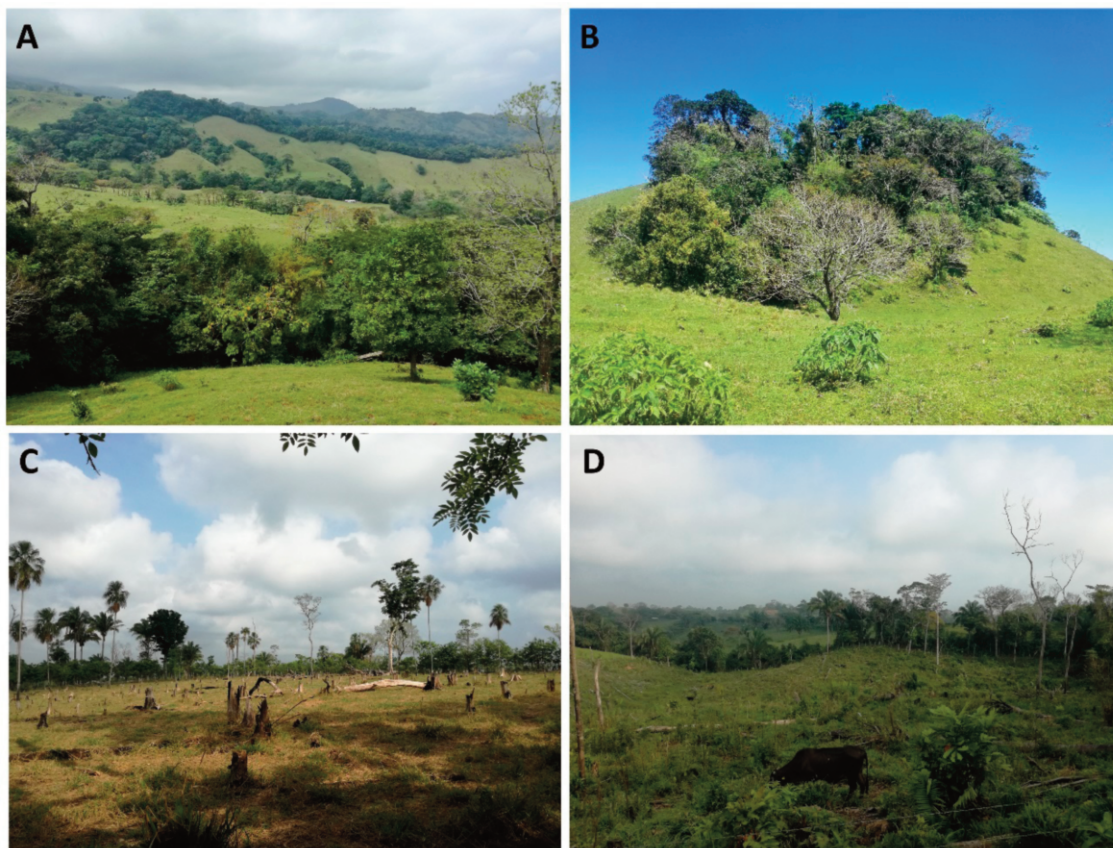


Figura 3. Los estudios sobre los efectos de la fragmentación per se concluyen que sus efectos sobre la biodiversidad son en su mayoría débiles, aunque generalmente positivos cuando son significativos, resaltando así el gran valor de conservación de los parches de hábitat (A). Sin embargo, el modelo de diseño de reservas clásico, que prioriza parches grandes por encima de los pequeños, puede provocar la desaparición de parches forestales pequeños, como el de la imagen B, para establecer pastizales para el ganado (C y D). Imagen A, paisaje fragmentado de Los Tuxtlas, Veracruz, México; imagen B, parche < 5 ha en Los Tuxtlas; imágenes C y D, parches deforestados para establecer pastizales para el ganado en Juárez, Chiapas, México. Fotos tomadas por Ricard Arasa-Gisbert.

Figure 3. The studies on the effects of fragmentation per se conclude that its effects on biodiversity are mostly weak, although usually positive when they are significant, thus highlighting the great conservation value of habitat patches (A). However, the classic reserve design model, which prioritizes large patches over small ones, can lead to the disappearance of small forest fragments, like the one in picture B, to establish pastures for livestock (C and D). Image A, fragmented landscape at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico; image B, fragment < 5 ha in Los Tuxtlas; images C and D, cleared fragments to establish pastures for cattle in Juárez, Chiapas, Mexico. Photos taken by Ricard Arasa-Gisbert.

ches forestales tienen un tamaño que no supera las 8 ha (Fig. 3B; Guevara y Laborde 2012). El Programa Nacional de Pago por Servicios Ambientales sólo incentiva económicamente a los propietarios de parches de bosque de más de 100 ha (CONAFOR 2020). Por tanto, en estas regiones tropicales los parches de menor tamaño están siendo deforestados para crear pastizales para el ganado (Figs. 3C y 3D).

Recomendaciones para estudios futuros

El debate acerca de los efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad es uno de los más importantes en ecología y biología de la conservación de los últimos tiempos. El análisis de sus causas y consecuencias puede ayudar a mejorar la concepción y el diseño de este tipo de estudios (Miller-Rushing et al. 2019). En este sentido, creemos que es importante tener en cuenta las siguientes consideraciones. Primero, dado que la fragmentación ocurre a nivel paisajístico, los estudios sobre sus efectos deberían ser diseñados a escala de paisaje, tratando de controlar experimental o estadísticamente los efectos de confusión de otras variables importantes, como la cantidad de hábitat. El control de variables de confusión es una práctica básica en diseño experimental, y debería ser una prioridad en este tipo de estudios. Con esto, no queremos decir que los estudios a escala de sitio y de parche no sean valiosos. Al contrario, muchos procesos ecológicos dependen de estas variables locales, pero las conclusiones de estos estudios deberían de limi-

tarse a esta escala de análisis para evitar confusión. Aunque el proceso de fragmentación puede promover cambios en el hábitat a nivel local, creemos que es más claro y útil llamar a cada variable por su nombre. Por ejemplo, si evaluamos el efecto de la distancia al borde, hablemos de efectos de borde, si evaluamos la distancia entre parches, hablemos del efecto del aislamiento, etc. Denominar a todos estos efectos 'efectos de fragmentación' es confuso y no contribuye a mejorar nuestro entendimiento acerca de los efectos de la fragmentación. Por otro lado, es evidente que necesitamos más estudios para esclarecer los mecanismos detrás de los efectos positivos de la fragmentación per se sobre la biodiversidad (Fahrig et al. 2019). Algunos de los mecanismos que podrían explicar los efectos positivos de la fragmentación per se sobre la biodiversidad son: (1) mayor diversidad de hábitats, (2) mayor conectividad en el paisaje, (3) dinámicas de complementación y suplementación en el paisaje, (4) estabilización de las relaciones entre depredador y presa, y (5) evitar la proliferación de los competidores más fuertes (Fahrig et al. 2019). Las evidencias empíricas sobre estos mecanismos son aún escasas (pero ver Hernández-Ruedas et al. 2018), por lo que necesitamos más estudios sobre el tema. Otro aspecto poco conocido es la interacción entre la fragmentación y otras amenazas, como las enfermedades emergentes y el cambio climático. Entender estas interacciones nos va a permitir diseñar estrategias de conservación y manejo mucho más efectivas. Por último, pero no menos importante, debemos ampliar el número de variables de respuesta que son evaluadas, ya que además de la riqueza de es-

pecies, es importante conocer cómo afecta la fragmentación a otras variables importantes, como la persistencia poblacional, la salud de los individuos, la natalidad/mortalidad, los patrones de dispersión y el uso del hábitat, entre otras. En conjunto, todas estas consideraciones contribuirán a la generación de un conocimiento mucho más completo y profundo de los efectos de la fragmentación, permitiendo así diseñar paisajes amigables con la biodiversidad y los humanos.

Agradecimientos

Juan Manuel Dupuy, Guillermo Ibarra-Manríquez, Javier Laborde, Leonel López-Toledo, Consuelo Bonfil y Jorge A. Meave hicieron valiosos comentarios sobre las primeras versiones del manuscrito. RAG recibió una beca de doctorado de CONACYT. Esta publicación forma parte del programa de doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Por último, queremos agradecer las valiosas sugerencias de los dos revisores anónimos, cuyos comentarios ayudaron a mejorar el manuscrito.

Contribución de los autores

Ricard Arasa-Gisbert: Conceptualización, Redacción – Borrador inicial, Redacción – Revisión y edición, Visualización. Víctor Arroyo-Rodríguez: Conceptualización, Supervisión, Redacción – Revisión y edición, Visualización. Ellen Andresen: Supervisión, Redacción – Revisión y edición.

Referencias

- Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Galán-Acedo, C., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M. 2021a. Tree recruitment failure in old-growth forest patches across human-modified rainforests. *Journal of Ecology* 109:2354-2366.
- Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Ortiz-Díaz, J.J., Martínez, E. 2021b. Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y registros nuevos para Chiapas, Tabasco y México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 92:e923502.
- Arroyo-Rodríguez, V., Cuesta-del Moral, E., Mandujano, S., Chapman, C.A., Reyna-Hurtado, R., Fahrig, L. 2013. Assessing habitat fragmentation effects for primates: the importance of evaluating questions at the correct scale. En: Marsh, L.K., Chapman, C.A. (eds.), *Primates in Fragments: Complexity and Resilience (Developments in Primatology: Progress and Prospects)*, pp. 13-28. Springer, New York, Estados Unidos.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J.I., Tischendorf, L., Benchimol, M., et al. 2020. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters* 23:1404-1420.
- Bailey, D., Schmidt-Entling, M.H., Eberhart, P., Herrmann, J.D., Hofer, G., Kormann, U., et al. 2010. Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards. *Journal of Applied Ecology* 47:1003-1013.
- Beier, P., Van Drielen, M., Kankam, B.O. 2002. Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conservation Biology* 16:1097-1111.
- Bennett, A.F., Radford, J.Q., Haslem, A. 2006. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133:250-264.
- Betts, M.G., Wolf, C., Ripple, W.J., Phalan, B., Millers, K.A., Duarte, A., et al. 2017. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature* 547:441-444.
- Betts, M.G., Wolf, C., Pfeifer, M., Banks-Leite, C., Arroyo-Rodríguez, V., Ribeiro, D.B., et al. 2019. Extinction filters mediate the global effects of fragmentation. *Science* 366:1236-1239.
- Chase, J.M., McGill, B.J., McGlinn, D.J., May, F., Blowes, S.A., Xiao, X., et al. 2018. Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecology Letters* 21:1737-1751.
- Chase, J.M., McGill, B.J., Thompson, P.L., Antão, L.H., Bates, A.E., Blowes, S.A., et al. 2019. Species richness change across spatial scales. *Oikos* 128:1079-1091.
- CONAFOR 2020. *Apoyos CONAFOR*. Comisión Nacional Forestal, Ciudad de México, México. Disponible en: www.gob.mx/conafor/acciones-y-programas/apoyos-conafor.
- Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7:129-146.
- Didham, R.K., Kapos, V., Ewers, R.M. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121:161-170.
- Ewers, R. M., Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117-142.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *The Journal of Wildlife Management* 61:603-10.
- Fahrig L. 1999. Forest loss and fragmentation: which has the greater effect on persistence of forest-dwelling animals? En: Rochelle J., Lehmann L., Wisniewski J. (eds.), *Forest fragmentation: wildlife and management implications*, pp. 87-95. Brill, Lieden, Países Bajos.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40:1649-1663.
- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48:1-23.
- Fahrig, L. 2019. Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and Biogeography* 28:33-41.
- Fahrig, L. 2020. Why do several small patches hold more species than few large patches? *Global Ecology and Biogeography* 29:615-628.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J., et al. 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230:179-186.
- Fletcher, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R.M., Rosindell, J., et al. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226:9-15.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Ramos-Fernández, G. 2018. Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure. *Ecography* 41:2027-2037.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Arregoitia, L.V., Vega, E., Peres, C.A., et al. 2019. The conservation value of human modified landscapes for the world's primates. *Nature Communications* 10:152.
- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J.R., Beard, K.H. 2010. A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation Biology* 24:660-668.
- Gómez-Posada, C., Álvarez, Z., Giraldo-Chavarriaga, P. 2009. Densidad y estatus poblacional de monos aulladores rojos en un guadual, fragmento aislado, La Tebaida, Quindío, Colombia. *Universitas Scientiarum* 14:8-15.
- Gonçalves-Souza, D., Verburg, P.H., Dobrovolski, R. 2020. Habitat loss, extinction predictability and conservation efforts in the terrestrial ecoregions. *Biodiversity Conservation* 246:108579.
- Guevara, S., Laborde, J. 2012. The Mesoamerican rain forest environmental history. Livestock and landscape biodiversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Pastos* 42:219-248.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.
- Haddad, N.M., Gonzalez, A., Brudvig, L.A., Burt, M.A., Levey, D.J., Damschen, E.I. 2017. Experimental evidence does not support the habitat amount hypothesis. *Ecography* 40:48-55.
- Hadley, A.D., Betts, M.C. 2016. Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Current Landscape Ecology Reports* 1:55-66.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-Century forest cover change. *Science* 342:850-853.
- Hanski, I. Ovaskainen, O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16:666-673.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., et al. 2014. Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE* 9:e98931.

- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Morante-Filho, J.C., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M. 2018. Fragmentation and matrix contrast favor understory plants through negative cascading effects on a strong competitor palm. *Ecological Applications* 28:1546-1553.
- Hill, J.L., Curran, P.J. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30:1391-1403.
- IUCN 1980. *World conservation strategy: Living resource conservation for sustainable development*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Suiza.
- Jackson, H.B., Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* 24:52-63.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404:836.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., et al. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.
- Levins, R. 1970. Extinction. En: Gesternhaber, M. (ed.), *Some Mathematical Problems in Biology*, pp. 77-107. American Mathematical Society, Providence, Estados Unidos.
- Lindenmayer, D.B., Fischer, J. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution* 22:127-132.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, Estados Unidos.
- Macchi, L., Baumann, M., Bluhm, H., Baker, M., Levers, C., Grau, H.R., et al. 2019. Thresholds in forest bird communities along woody vegetation gradients in the South American Dry Chaco. *Journal of Applied Ecology* 56:629-639.
- Martin, A.E. 2018. The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports* 3:23-33.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12:335-345.
- Miguet, P., Jackson, H.B., Jackson, N.D., Martin, A.E., Fahrig, L. 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology* 31:1177-1194.
- Miller-Rushing, A.J., Primack, R.B., Devictor, V., Corlett, R.T., Cumming, G.S., Loyola, R., et al. 2019. How does habitat fragmentation affect biodiversity? A controversial question at the core of conservation biology. *Biological Conservation* 232:271-273.
- Morante-Filho, J.C., Faria, D., Mariano-Neto, E., Rhodes, J. 2015. Birds in anthropogenic landscapes: the responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS One* 10:e0128923.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., et al. 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353:288-291.
- Palmeirim, A.F., Figueiredo, M.S.L., Grelle, C.E.V., Carbone, C., Vieira, M.V. 2019. When does habitat fragmentation matter? A biome-wide analysis of small mammals in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 46:2811-2825.
- Pardini, R., Nichols, E., Püttker, T. 2017. Biodiversity response to habitat loss and fragmentation. En: Dellasala, D.A., Goldstein, M.I. (eds.), *Encyclopedia of the Anthropocene*, pp. 229-239. Elsevier, Amsterdam, Países Bajos.
- Powers, R.P., Jetz, W. 2019. Global habitat loss and extinction risk of terrestrial vertebrates under future land-use-change scenarios. *Nature Climate Change* 9:323-329.
- Quinn, J.F., Harrison, S.P. 1988. Effect of habitat fragmentation and isolation on species richness: Evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* 75:132-140.
- Simberloff, D.S., Abele, L.G. 1976. Island Biogeography Theory and Conservation Practice. *Science* 191:285-286.
- Simberloff, D.S., Abele, L.G. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: Effects of fragmentation. *The American Naturalist* 120:41-50.
- Smith, A.C., Koper, N., Francis, C.M., Fahrig, L. 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* 24:1271-1285.
- Swift, T.L., Hannon, S.J. 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: A review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews* 85:35-53.
- Taubert, F., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Müller, M.S., Rödig, E., et al. 2018. Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature* 554:519-522.
- Thompson, P.L., Rayfield, B., Gonzalez, A. 2017. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography* 40:98-108.
- van Dorp, D., Opdam, P.F.M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* 1:59-73.
- Villard, M.-A., Metzger, J.P. 2014. Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51:309-318.
- Volenc, Z.M., Dobson, A.P. 2020. Conservation value of small reserves. *Conservation Biology* 34:66-79.
- Watling, J.I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L.M., et al. 2020. Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters* 23:674-681.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., Dobson, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pp. 237-256. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Estados Unidos.
- Wilcox, B.A., Murphy, D.D. 1985. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist* 125:879-887.