



Expansión urbana o cómo el suelo urbanizado se dispersa por el paisaje: Implicaciones para la conservación de la biodiversidad

Elena D. Concepción^{1,2,*}

(1) Departamento de Biogeografía y Cambio Global. Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC). C/Serrano 115 bis, E-28006 Madrid.

(2) Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais, 12, E-28040 Madrid.

* Autor de correspondencia: Elena D. Concepción [elenadconcepcion@gmail.com]

> Recibido el 02 de febrero de 2021 - Aceptado el 14 de febrero de 2022

Como citar: Concepción, E.D. 2022. Expansión urbana o cómo el suelo urbanizado se dispersa por el paisaje: Implicaciones para la conservación de la biodiversidad. *Ecosistemas* 31(1): 2165. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2165>

Expansión urbana o cómo el suelo urbanizado se dispersa por el paisaje: Implicaciones para la conservación de la biodiversidad

Resumen: El crecimiento urbano amenaza seriamente la biodiversidad a nivel mundial. Presento una revisión exhaustiva de los impactos de la expansión urbana descontrolada sobre la biodiversidad. Me centro en las contribuciones relativas de los componentes de la expansión urbana (i.e., área urbana, dispersión e intensidad de uso) a estos impactos para diferentes taxones, grupos de organismos y rasgos que se consideran sensibles a la urbanización. También muestro cómo la estructura funcional y los patrones de ensamblaje de las comunidades biológicas responden a la urbanización a escalas espaciales amplias. La expansión urbana se relaciona principalmente con la homogeneización de las comunidades. El área urbana tiene los impactos más fuertes, pero la intensidad de uso y la dispersión urbana contribuyen significativamente a estos impactos. Las respuestas de los organismos se ven muy afectadas por su movilidad, grado de especialización y su interacción. La urbanización también modifica los patrones de ensamblaje de las comunidades e impulsa cambios marcados en su composición dependientes de los rasgos de las especies. Estos resultan en homogeneización biótica, baja redundancia y diversidad funcional y, potencialmente, menor resiliencia ecológica. Los impactos de la expansión urbana se consideran especialmente dañinos en lugares de alto valor de conservación por las especies y hábitats que albergan. Presento un análisis del grado de urbanización en los espacios protegidos Natura 2000 en los últimos años, que muestra una expansión urbana incipiente en esta red de protección.

Palabras clave: dispersión urbana; diversidad y redundancia funcional; ensamblaje de comunidades; espacios protegidos; homogeneización biótica; Natura 2000

Urban sprawl or how urbanized land spreads over the landscape: Implications for biodiversity conservation

Abstract: Urban growth seriously threatens biodiversity worldwide. I present an exhaustive review of the impacts of urban sprawl on biodiversity. In particular, I focus on the relative contributions of distinct components of urban sprawl (i.e., urban area, dispersion degree and land use intensity) to the impacts on biodiversity for different taxonomic and ecological groups classified according to species characteristics and functional traits that are expected to be sensitive to urbanization. I also show how functional structure and assembly patterns of biological communities respond to urbanization at broad spatial scales. Urban sprawl mostly relates to the homogenization of species assemblages. Urban area has the strongest impacts, but the intensity of urban land use and the degree of dispersion of urban areas significantly contributes to these impacts. Responses to urbanization are greatly affected by species mobility, specialization degree and their interaction. Urbanization modifies community assembly patterns and drives marked trait-dependent compositional changes in species assemblages. This results in biotic homogenization, low functional redundancy and diversity levels, and potentially reduces ecological resilience. Impacts of urban sprawl impacts are expected to be especially harmful when it reaches sites of high conservation value due to the species and habitats they host, such as protected areas. I present an analysis of the degree of urbanization in Natura 2000 protected sites over the recent past, which shows an incipient urban sprawl into this protection network.

Keywords: biotic homogenization; community assembly; functional diversity and redundancy; Natura 2000; protected areas; urban dispersion

Introducción

El crecimiento urbano exacerbado es un componente central de los cambios de cobertura y uso de la tierra que amenazan gravemente la conservación de la biodiversidad y los ecosistemas a nivel mundial (Sala et al. 2000; Grimm et al. 2008; IPBES 2019). El aumento de superficie urbanizada en todo el mundo fue especialmente pronunciado durante la segunda mitad del siglo XX, pero continúa en la actualidad y se espera que persista en las próximas décadas mientras la población mundial siga creciendo (Grimm et al. 2008;

Mcdonald et al. 2008; Elmqvist et al. 2013). A medida que la demanda de terreno para asentamientos e infraestructuras continúa aumentando, la urbanización va más allá de áreas urbanas consolidadas y sus alrededores, y proliferan áreas urbanizadas dispersas o desperdigadas, lo que se conoce como expansión o dispersión urbana ("urban sprawl", en inglés) (EEA 2016). De hecho, el crecimiento urbano a nivel global durante las últimas tres décadas ha superado ampliamente todas las previsiones realizadas hasta la fecha y lo que se podría considerar necesario para sostener el crecimiento de la población mundial (i.e., 80% frente a 52%) (Liu et al. 2020).

Aunque las áreas urbanizadas pueden albergar cierta biodiversidad, se sabe que la urbanización, es decir, el reemplazo de cubiertas naturales o seminaturales por superficies artificiales, provoca cambios importantes en la composición de especies de las comunidades biológicas que resultan en homogeneización biótica (McKinney 2006; Aronson et al. 2014; La Sorte et al. 2014). Diversos estudios han comprobado que la riqueza de especies en áreas urbanas alcanza su máximo a niveles moderados de urbanización (Rebele 1994; Niemelä 1999; Crooks et al. 2004). Sin embargo, no todos los organismos se ven afectados por igual, y el impacto de la urbanización puede variar notablemente en función de características de las especies, como la capacidad de dispersión y la especialización en el uso del hábitat y otros recursos (Wood y Pullin 2002; Devictor et al. 2007). Este pico de riqueza de especies a niveles de urbanización moderados suele ser el resultado de un aumento de especies comunes adaptables a entornos urbanos, como plantas pioneras características de etapas tempranas de sucesión (Deutschewitz et al. 2003) o animales generalistas que aprovechan la alta heterogeneidad de hábitats, disponibilidad de recursos, y las bajas tasas de competencia y depredación que ofrecen los medios urbanos (Savard et al. 2000; Crooks et al. 2004; McKinney 2008). Simultáneamente, algunas especies de las comunidades originales sensibles a las condiciones urbanas pueden seguir sobreviviendo en los restos de hábitats naturales o seminaturales que aún quedan, lo que aumenta la riqueza total de especies (McKinney 2006, 2008). Niveles más avanzados de urbanización suelen causar una pérdida de especies nativas especialistas en favor de unas pocas explotadoras de medios urbanos, como plantas ruderales y no nativas, que toleran altos niveles de perturbación (Deutschewitz et al. 2003; Kühn y Klotz 2006; Nobis et al. 2009) o animales sinantrópicos que dependen de los recursos proporcionados por el ser humano (Crooks et al. 2004; Devictor et al. 2007). Como resultado, la riqueza total de especies disminuye cuando se alcanzan niveles más avanzados de urbanización, las comunidades biológicas se empobrecen y tienden a ser cada vez más similares en todas partes, esto es, dominadas por unas pocas especies nativas comunes y algunas especies ubicuas no nativas, lo que se conoce como homogeneización biótica (McKinney 2006; Aronson et al. 2014; La Sorte et al. 2014).

La mayoría de los estudios en los que se investigan los impactos de la urbanización sobre la biodiversidad se han centrado tradicionalmente en núcleos urbanos o áreas metropolitanas concretas y, aunque algunos de ellos han comparado estos impactos en diferentes ciudades de distintas regiones, países o incluso continentes (e.g., Lososová et al. 2012; La Sorte et al. 2014), los análisis a gran escala, esto es, a lo largo de gradientes de urbanización suficientemente amplios son aún escasos (e.g., Devictor et al. 2007; Meynard et al. 2011; Concepción et al. 2015, 2016, 2017). La escala espacial a la que se aborda el estudio de los efectos de la urbanización sobre la biodiversidad es relevante porque algunos impactos, como la homogeneización biótica, son más evidentes cuando se analizan a escalas espaciales mayores (Concepción et al. 2015, 2016), tanto en términos de extensión del área de estudio como en términos de tamaño de grano (Deutschewitz et al. 2003; Kühn y Klotz 2006; La Sorte et al. 2014). Además, la mayoría de los estudios se centran en unos pocos organismos, mayoritariamente aves y plantas, y utilizan la superficie o proporción de suelo urbanizado (i.e., construido o edificado) o la densidad de población, como medidas generales de urbanización (McDonnell y Hahs 2008). Sin embargo, existen muchos otros parámetros relacionados con la urbanización cuyos efectos sobre la biodiversidad son menos conocidos y merecen ser investigados en mayor profundidad, como por ejemplo el grado de impermeabilización o sellado del suelo, la altura y otras características de las edificaciones, la configuración espacial del área urbanizada (compacta vs. dispersa), la disponibilidad y distribución espacial de zonas verdes y manchas o parches de vegetación natural o seminatural, e incluso la edad o el tiempo transcurrido desde la urbanización, ya que pueden producirse retrasos hasta que algunos impactos se manifiesten (Fontana et al.

2011; Ramalho y Hobbs 2012; Soga y Koike 2013; Soga et al. 2014; Concepción et al. 2016).

En este trabajo se presenta una extensa revisión de los impactos de la expansión urbana sobre la biodiversidad. En concreto, se revisa el estado de conocimiento actual sobre los efectos de los diferentes componentes de este fenómeno en la diversidad de una amplia variedad de organismos, así como en la estructura funcional y los patrones de ensamblaje de las comunidades biológicas. También se aborda la expansión urbana en los espacios protegidos europeos que forman la Red Natura 2000, la mayor red de conservación del mundo, que sin embargo no se encuentra totalmente protegida frente a este fenómeno.

Los diferentes componentes de la expansión urbana

El grado de expansión o dispersión urbana (i.e., crecimiento urbano disperso o desordenado) en un territorio puede estimarse con una medida combinada del área urbana total (i.e., superficie total de suelo urbanizado), la intensidad de uso del suelo urbano (e.g., densidad de población) y el nivel de disgregación del área urbana (i.e., número de fragmentos o manchas de superficie urbanizada continua y distancia entre ellas) (e.g., Jaeger y Schwick 2014). La expansión urbana se relaciona principalmente con la proliferación de especies de plantas no nativas, especialmente neófitas, y ruderales, y con la sustitución de aves especializadas por especies más comunes y generalistas y, por tanto, con la homogeneización de las comunidades biológicas (véase Concepción et al. 2016). En este estudio se presenta por primera vez un análisis exhaustivo de los impactos de los diferentes componentes de la expansión urbana sobre la diversidad de una amplia variedad de grupos taxonómicos, (i.e., musgos, plantas vasculares, gasterópodos, mariposas y aves) y escalas espaciales (i.e., hábitat y paisaje) a lo largo de un amplio gradiente de urbanización en el centro de Suiza, una región que ha sufrido un enorme crecimiento urbano en las últimas décadas (Fig. 1). En general, el área total urbanizada tuvo la mayor contribución a los impactos sobre la biodiversidad, pero se encontraron efectos adicionales de la dispersión urbana y de la intensidad de uso del suelo urbano (i.e., densidad de población). En particular, el aumento del número de especies de plantas ruderales y de aves generalistas comunes estaba muy relacionado con la intensidad del uso del suelo urbano, mientras que la proliferación de especies de plantas no nativas estaba fuertemente ligada al grado de dispersión urbana. Los resultados de este estudio además ponen de manifiesto que las escalas espaciales más amplias (i.e., paisaje, 1 x 1 km o superior) son más apropiadas para monitorear los impactos de la expansión urbana sobre la biodiversidad. También se hicieron evidentes algunos efectos retardados de la expansión urbana sobre la diversidad.

Los resultados de este estudio ponen de manifiesto que no solo la cantidad, sino también la calidad y la configuración espacial de las áreas urbanas afectan a la biodiversidad. Asimismo, los impactos de la expansión urbana descontrolada sobre la diversidad pueden reducirse evitando la dispersión de suelo urbanizado en áreas naturales o seminaturales, es decir, a través de un modelo de crecimiento urbano compacto, que a su vez proporcione espacios abiertos de calidad dentro de las áreas urbanas que alivien la intensidad de uso urbano (Fig. 2). En el contexto del actual debate sobre el desarrollo urbano disperso vs. compacto (i.e., expansión vs. densificación urbana) parece preferible este último (véase también Soga et al. 2014). Las nuevas zonas urbanas deberían por tanto desarrollarse cerca de zonas ya urbanizadas en lugar de dispersarse en los paisajes rurales. No obstante, esas nuevas urbanizaciones también deberían proporcionar suficientes espacios abiertos, como parques, jardines y zonas con restos de vegetación natural o seminatural, que suavicen la intensidad de uso del suelo urbano a fin de minimizar los impactos sobre la diversidad biológica y, al mismo tiempo, fomentar el bienestar de los residentes (e.g., Fontana et al. 2011). Es importante resaltar que aunque el desarrollo urbano compacto puede reducir las oportunidades de las personas de vivir cerca de la naturaleza, facilita su acceso público frente

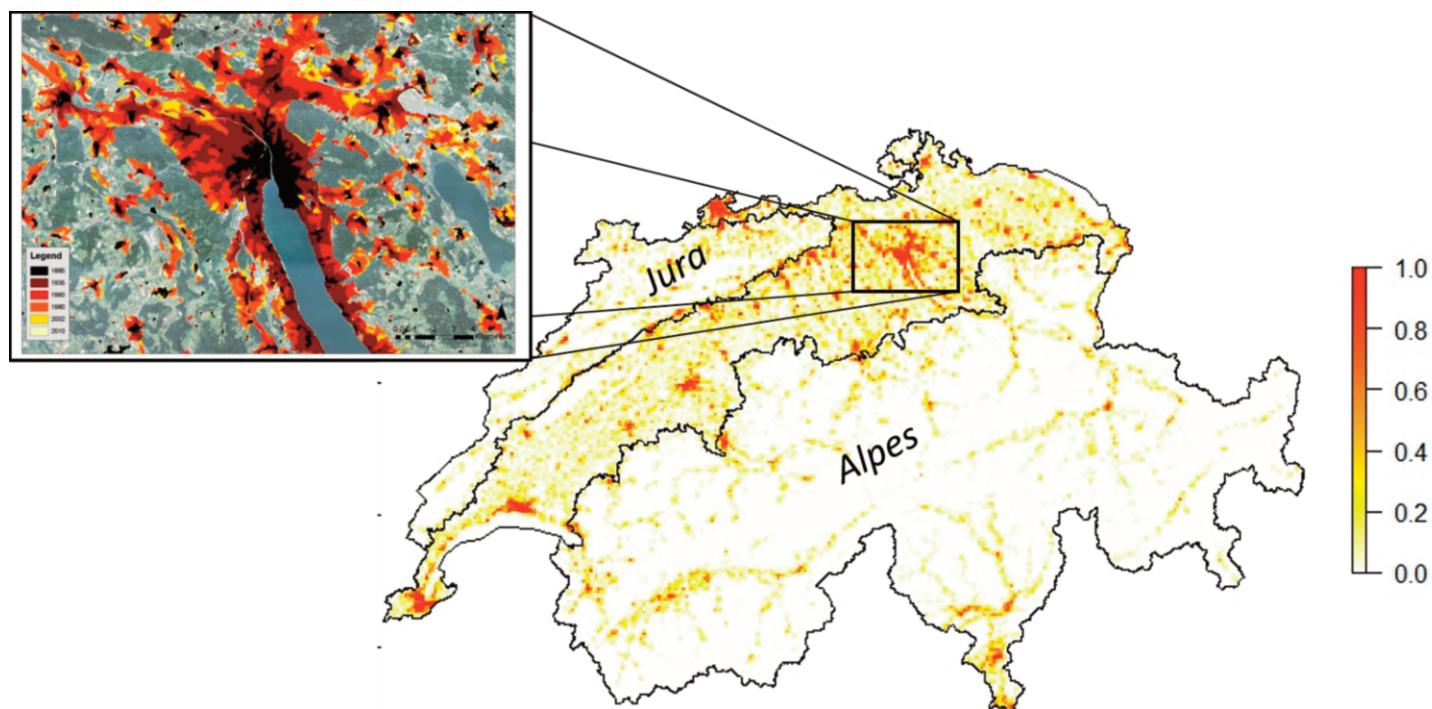


Figura 1. Proporción de área urbana en el paisaje en Suiza en 2010, con delimitación de la región central del país entre las montañas del Jura y de los Alpes más afectada por la expansión urbana, analizada por [Concepción et al. 2016 Urban Ecosystems](#), y detalle del crecimiento urbano en los alrededores de la ciudad de Zürich durante el periodo 1885- 2010 (datos de Ch. Schwick).

Figure 1. Proportion of urban area in the landscape in Switzerland in 2010, with delimitation of the central region of the country between the Jura mountains and the Alps that is most affected by urban expansion and was analyzed by [Concepción et al. 2016 Urban Ecosystems](#), and detail of urban growth in the surroundings of the city of Zürich during the period 1885-2010 (data from Ch. Schwick).

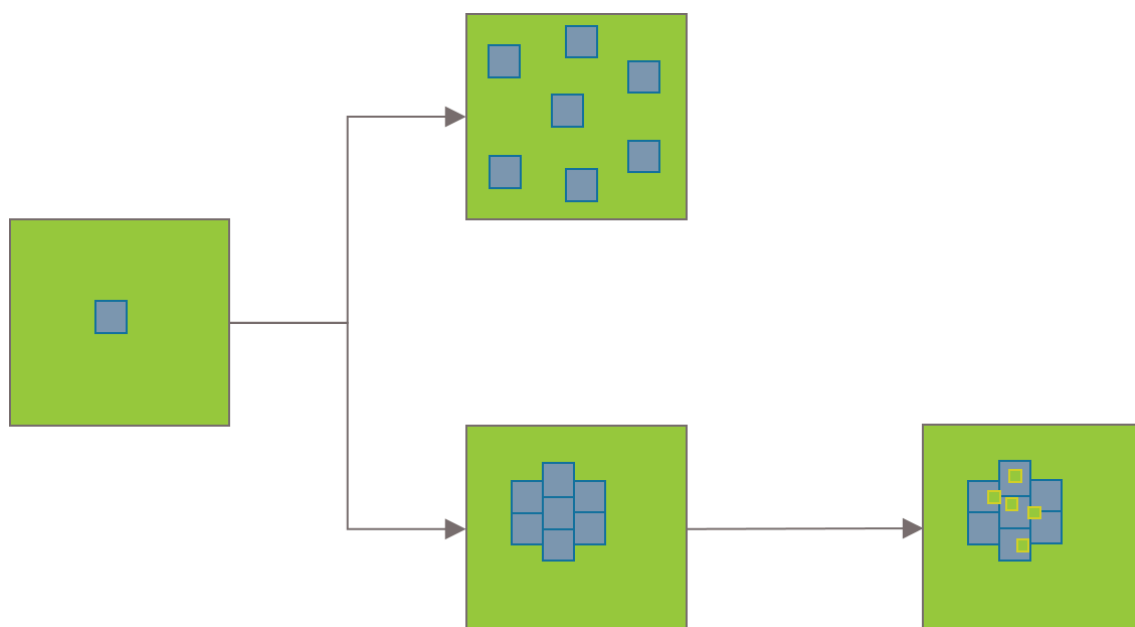


Figura 2. Esquema conceptual del modelo de crecimiento urbano propuesto por [Concepción et al. 2016 Urban Ecosystems](#) para minimizar los impactos de la expansión urbana descontrolada en el paisaje, en el que se prioriza el desarrollo urbano compacto (abajo) frente al disperso (arriba), pero que dentro de la zona urbanizada incluye suficientes espacios abiertos de calidad para reducir la intensidad de uso urbano.

Figure 2. Conceptual scheme of the urban growth model proposed by [Concepción et al. 2016 Urban Ecosystems](#) to minimize the impacts of urban sprawl on the landscape, in which compact urban development (bottom) is prioritized over dispersed growth (top), while including enough quality open spaces to reduce the intensity of urban land-use.

al privado (Sushinsky et al. 2013). Además, si consideramos la evolución creciente de las tasas de consumo de suelo per cápita (Grimm et al. 2008; McDonald et al. 2008; Liu et al. 2020) y el probable desfase temporal en la manifestación de algunos efectos de la expansión urbana sobre la diversidad (Ramalho y Hobbs 2012; Soga y Koike 2013; Concepción et al. 2016), la balanza se inclina más hacia una densificación urbana. No obstante, los límites superiores de la densificación urbana deben investigarse cuidadosamente teniendo en cuenta conjuntamente la conservación de la biodiversidad, la calidad de vida de los seres humanos y criterios de sostenibilidad urbana. Desde el ámbito urbanístico, el modelo de desarrollo urbano compacto se considera el más eficiente desde un punto de vista ambiental en sentido amplio (i.e., movilidad, suministro de recursos materiales y energéticos, gestión de residuos, etc.) (Fariña Tojo y Naredo 2010). De hecho, en la Estrategia Española de Sostenibilidad Urbana y Local (MMAMRM 2011) se apuesta también por el modelo de “ciudad compacta, razonablemente densa y dotada de complejidad y variedad urbana articulada”, que permite combinar compacidad y una presencia adecuada de espacios abiertos en la trama urbana que aligere la intensidad de uso urbano, tal y como se propone en la Figura 2 en base a criterios biológicos. En este sentido, la planificación de infraestructura verde a diversas escalas espaciales, desde la local a la regional, constituye una herramienta con gran potencial para abordar de forma integral la dotación y mantenimiento de espacios naturales y seminaturales en ámbitos urbanos, de modo que se favorezca tanto el bienestar de las personas, como la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos asociados, así como la conectividad ecológica de estos espacios frente a su fragmentación debido a procesos de dispersión urbana en áreas periurbanas (Benedict y McMahon 2002; EC 2013; MITECO 2020).

La escala espacial, la movilidad y el grado de especialización de las especies

Tal y como se ha descrito en los apartados anteriores, la urbanización cambia la composición de las comunidades biológicas y puede conducir a la homogeneización biótica mediante la sustitución de organismos especialistas no urbanos (i.e., aquellos que tienen un rango estrecho de requerimientos de recursos y hábitats naturales o seminaturales) por especies adaptadas al medio urbano, típicamente generalistas capaces de explotar la amplia variedad de recursos y hábitats que albergan las áreas urbanas (McKinney 2006; Aronson et al. 2014; La Sorte et al. 2014). Además del grado de especialización en el uso de los recursos (i.e., amplitud de nicho), la movilidad y la capacidad de dispersión son rasgos relevantes para que las especies puedan prosperar en sistemas perturbados, como son los entornos urbanos (Büchi et al. 2009; Öckinger et al. 2010; Schleicher et al. 2011). La composición de las especies de las comunidades biológicas se ve muy afectada por procesos de dispersión y dinámica de meta-comunidades, como la dinámica de sumideros, en la que la movilidad de las especies desempeña un papel destacado (véase, e.g. Dunning et al. 1992; Leibold et al. 2004; Vellend 2010). En el caso de las plantas, las especies de mayor capacidad dispersiva, capaces de colonizar rápidamente los sitios abiertos después de las perturbaciones, suelen proliferar en las zonas urbanas (Kühn y Klotz 2006; Lososová et al. 2012). Por lo general, se trata de especies pioneras asociadas a etapas tempranas de sucesión. La movilidad también es muy importante para los animales, ya que se supone que las especies de mayor movilidad soportan mejor las perturbaciones urbanas (Devictor et al. 2007). Además, el mantenimiento de las comunidades urbanas, que sufren perturbaciones recurrentes, puede depender en realidad de la inmigración de individuos procedentes de poblaciones cercanas de sistemas más naturales, en cuyo caso la capacidad de dispersión de las especies es aún más relevante (Stefanescu et al. 2004; Shochat et al. 2006).

En general, se supone que las especies con escasa movilidad se ven afectadas más intensamente por la pérdida de hábitat y la fragmentación causada por los cambios en el uso de la tierra, mien-

tras que las especies con mayor movilidad, capaces de desplazarse entre fragmentos de hábitat distantes, se presuponen menos sensibles a este proceso (Büchi et al. 2009; Öckinger et al. 2010; Schleicher et al. 2011). Sin embargo, los animales más móviles suelen tener también mayores áreas de distribución y dependen de fragmentos de hábitat más grandes y, por tanto, pueden ser más sensibles a la fragmentación del hábitat (Thomas 2000; Slade et al. 2013). Además, los organismos más móviles pueden verse afectados por procesos que actúan a escalas espaciales mayores que los organismos poco móviles o sésiles (Merckx et al. 2009; Concepción y Díaz 2011; Braaker et al. 2014). La relevancia de la dinámica espacial en las comunidades biológicas varía enormemente dependiendo del grado de especialización y movilidad de los organismos (Leibold et al. 2004). Cada organismo puede experimentar el entorno de una manera diferente, y por lo tanto el mismo paisaje puede ser percibido como heterogéneo por una especie y como fragmentado por otra. Asimismo, un parche rico en recursos para una especie puede ser una barrera para otra, y esto, además, depende de la escala espacial que consideremos (Tews et al. 2004). Por ejemplo, las especies especializadas, de nicho estrecho (i.e., con rangos estrechos de requerimientos de hábitat y recursos) percibirían su hábitat como más fragmentado que los generalistas, de nicho ancho, y por lo tanto dependerían más de su movilidad para tener éxito (Öckinger et al. 2010).

Las respuestas a los procesos ecológicos de ensamblaje de las comunidades biológicas también dependen del grado de especialización y movilidad de las especies. Esto puede impedir que algunas especies ocupen determinados lugares donde, por ejemplo, no se satisfacen sus necesidades de recursos (i.e., filtrado ambiental), son excluidas por competidores más fuertes (i.e., filtrado biótico o limitación de similitud), o no pueden llegar debido a limitaciones dispersivas (Mason et al. 2005; Grime 2006). Además, se espera que estos procesos de ensamblaje también dependan de la escala y actúen más intensamente en entornos perturbados (Mason et al. 2011; de Bello et al. 2013). Sin embargo, los estudios sobre la forma en que la urbanización afecta a los patrones de ensamblaje de las comunidades son todavía poco frecuentes (véase, e.g., Liberté et al. 2010; Knapp et al. 2012; Concepción et al. 2015, 2017). Igualmente, y a pesar de la pertinencia de seleccionar una gama adecuada de escalas espaciales para analizar los procesos ecológicos que afectan a la diversidad de distintos tipos de organismos (Tews et al. 2004; Merckx et al. 2009; Raebel et al. 2012), sólo unos pocos estudios han abordado esta cuestión en el estudio de los efectos de la urbanización sobre la biodiversidad (véase, e.g., Braaker et al. 2014; Concepción et al. 2015).

Cabe esperar, por tanto, que la especialización, la movilidad y su interacción influyan en gran medida en la forma y la escala espacial a la que diferentes organismos responden a la urbanización y, en consecuencia, se produzcan cambios en procesos ecológicos de dinámica de meta-comunidades y ensamblaje de especies (Concepción et al. 2015, 2017). En el primero de estos estudios, Concepción et al. (2015) abordaron estas cuestiones para una variedad de organismos (plantas vasculares, mariposas y aves) en la región central de Suiza (Fig. 1). Los resultados de este estudio muestran como el grado de especialización y la movilidad influyeron en gran medida en las respuestas de las especies a la urbanización, siendo las especies especializadas más móviles de todos los grupos taxonómicos las más afectadas por este fenómeno. Estos resultados indican una probable interacción entre el grado de especialización y la movilidad de las especies que influye en sus respuestas a la urbanización (Öckinger et al. 2010). Además, se encontraron dos patrones diferentes: para las plantas, la urbanización indujo divergencia de rasgos, mientras que la convergencia de rasgos predominó en el caso de las aves y las mariposas (Fig. 3).

En el caso de las plantas, los resultados se deben probablemente a la heterogeneidad de los hábitats urbanos que favoreció a las especies con características específicas (i.e., alta movilidad y rangos de hábitat estrechos) que les permiten asentarse en hábitats urbanos de reciente creación (i.e., capaces de colonizar rápidamente los sitios despejados después de las perturbaciones, típica-

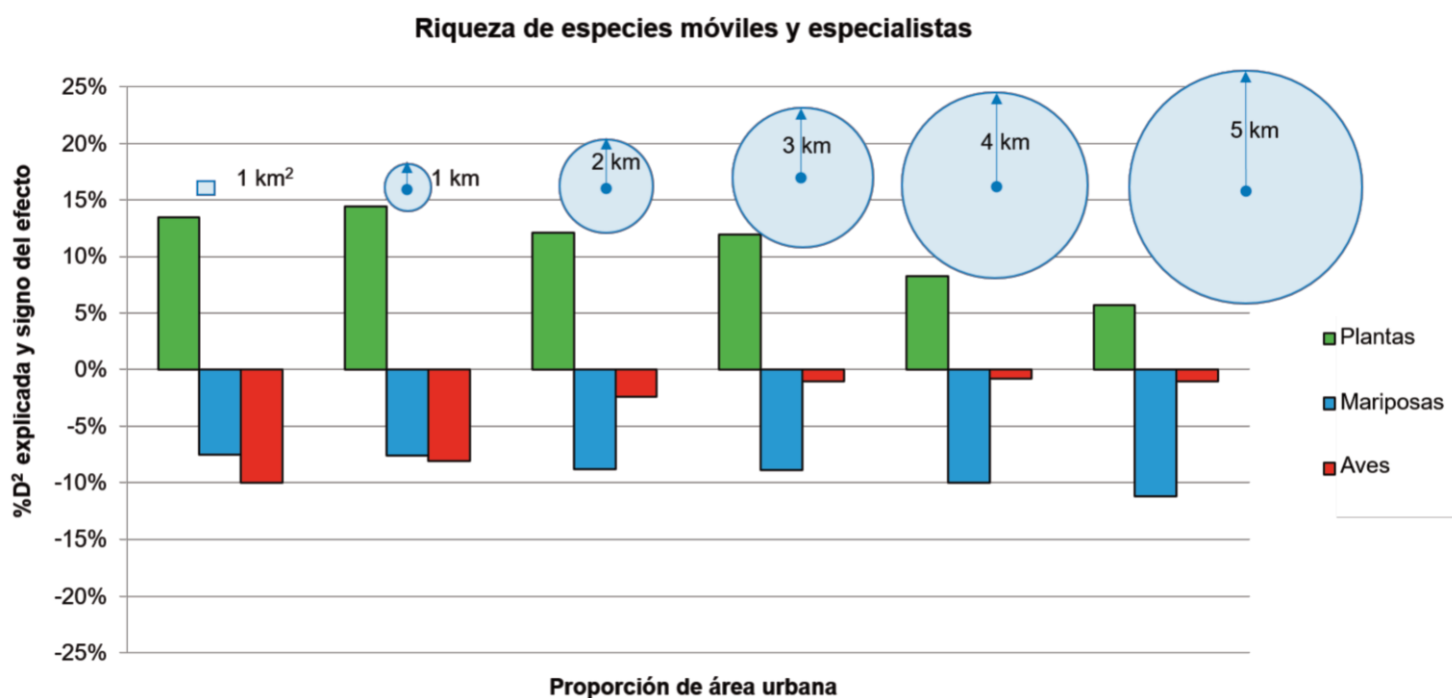


Figura 3. Porcentaje de devianza (%D2) de la riqueza de especies móviles y especialistas explicada por la proporción de área urbana a diferentes escalas espaciales y signo de los efectos detectados por Concepción et al. 2015 Oikos.

Figure 3. Percentage of deviance (% D2) of the richness of mobile and specialist species explained by the proportion of urban area at different spatial scales and sign of the effects detected by Concepción et al. 2015 Oikos.

mente especies ruderales y no nativas, especialmente neófitas, que son un grupo muy diverso) (Kühn y Klotz 2006; Lososová et al. 2012). En el caso de las aves y las mariposas, la convergencia de rasgos se debe probablemente al filtrado ambiental que impulsó la exclusión de especies especializadas y de alta movilidad de las zonas más urbanizadas, favoreciendo así la homogeneización de las comunidades (Mason et al. 2005; Grime 2006). En el caso de las aves, la urbanización disminuyó el número de especies especializadas, mientras que las generalistas no se vieron afectadas, confirmando así estudios anteriores que mostraban la homogeneización de las comunidades de aves urbanas debido a la prevalencia de especies generalistas (Devictor et al. 2007; Le Viol et al. 2012). En el caso de las mariposas, la urbanización disminuyó la riqueza de especies tanto de las mariposas especialistas como de las generalistas, lo que subraya elevada sensibilidad a la urbanización de este taxón en general (Wood y Pullin 2002; Casner et al. 2014). La urbanización también disminuyó la riqueza de especies de mariposas de gran movilidad. Esta movilidad reducida de las comunidades de mariposas en los paisajes más urbanizados podría hacerlas más propensas al aislamiento y, por lo tanto, a sufrir extinciones locales (Öckinger et al. 2010).

Con respecto a la escala espacial de los impactos de la urbanización, los organismos más móviles, entre y dentro de los distintos grupos taxonómicos estudiados, tendieron a responder a escalas espaciales más grandes que los menos móviles (Fig. 3). En concreto, las mariposas respondieron a escalas mayores que las plantas y las aves, lo que confirma parcialmente las expectativas de que los organismos altamente móviles como las mariposas se ven afectados por factores que actúan a escalas espaciales más grandes que los organismos poco móviles o sésiles como las plantas (Concepción y Díaz 2011; Braaker et al. 2014). Las aves, sin embargo, respondieron más intensamente a escalas espaciales pequeñas, lo que indica que, aunque las aves pueden verse afectadas por factores que actúan en una amplia gama de escalas espaciales, reaccionan con mayor intensidad a lo que ocurre en sus proximidades (Clergeau et al. 2002). Además, se encontraron diferencias en la escala espacial a la que las especies de plantas y mariposas con alta y poca movilidad respondieron a la urbanización, con las

especies más móviles de ambos grupos taxonómicos respondiendo a escalas más amplias que las especies con poca movilidad. También se encontraron mayores diferencias entre las especies de alta y baja movilidad para los especialistas que para los generalistas, lo que nuevamente indica una probable interacción entre la movilidad y el grado de especialización.

Los resultados de este estudio ponen de manifiesto la necesidad de tener en cuenta los rasgos ecológicos de las especies relacionadas con los procesos que determinan la estructura las comunidades biológicas, a fin de comprender mejor el alcance de los impactos de los cambios inducidos por el ser humano en la biodiversidad (Büchi et al. 2009; Öckinger et al. 2010; Schleicher et al. 2011). Estos resultados también enfatizan la necesidad de considerar una gama apropiada de escalas espaciales para abordar cuestiones en ecología (i.e., en consonancia con los organismos y procesos estudiados; véase e.g., Tews et al. 2004; de Bello et al. 2013). Cabe también destacar el problema de conservación que supone la expansión urbana descontrolada en el paisaje asociada al modelo de crecimiento urbano disperso para algunos organismos como las mariposas, ya que éstas en su conjunto, y las especies más móviles y especializadas en particular, se vieron afectadas negativamente por las áreas urbanizadas incluso a grandes distancias de los lugares que habitan.

La estructura funcional y el ensamblaje de las comunidades biológicas

Comprender las respuestas en la estructura funcional de las comunidades biológicas y los procesos ecológicos asociados ante los cambios ambientales inducidos por las actividades humanas es una tarea ardua pero fundamental para poder predecir las consecuencias de futuros cambios (Chapin et al. 2000; Hooper et al. 2005). La estructura funcional de las comunidades puede describirse mediante índices que reflejan los rasgos dominantes y la diversidad funcional (i.e., variabilidad de rasgos) entre sus integrantes. Se supone que una diversidad funcional elevada garantiza la resiliencia del ecosistema (Elmqvist et al. 2003). En particular, se espera que el mantenimiento de una elevada redundancia funcional (i.e., número de

especies con funciones similares en el ecosistema) y diversidad de respuestas (i.e., variabilidad en las respuestas a las perturbaciones entre las especies que contribuyen de manera similar al funcionamiento del ecosistema) permita compensar la pérdida de algunas especies porque se conservan otras que desempeñan funciones similares y, de este modo, se amortigüe la pérdida de funciones y servicios del ecosistema derivados de los cambios ambientales (Petchev et al. 2007; Laliberté et al. 2010). El análisis de los patrones de diversidad funcional a lo largo de distintos gradientes ambientales, incluidos los cambios en el uso de la tierra impulsados por el ser humano, es por tanto relevante para predecir posibles cambios en el funcionamiento de los ecosistemas y en la provisión de servicios ecosistémicos en escenarios futuros de cambio global.

El análisis de los patrones de diversidad funcional de distintos rasgos a lo largo de gradientes ambientales también es importante para obtener una visión más mecanicista de los procesos de ensamblaje de las comunidades (de Bello et al. 2009, 2013; Götzenberger et al. 2012). Estos análisis se han practicado tradicionalmente en comunidades vegetales sometidas a regímenes de perturbaciones asociados al manejo agrícola, ya que se espera que los procesos de ensamblaje varíen y actúen más intensamente en entornos perturbados (Grime 2006). Aunque distintos procesos de ensamblaje pueden tener lugar simultáneamente, su prevalencia y detectabilidad también dependen de la escala espacial (de Bello et al. 2009; Meynard et al. 2011). En concreto, se asume que la exclusión competitiva (i.e., que resulta en divergencia de rasgos por filtrado biótico de especies con rasgos muy similares) es más evidente a escalas locales, y el filtrado ambiental (i.e., convergencia de rasgos en favor de especies adaptadas a condiciones particulares de un lugar) a escalas más amplias, como la regional (Swenson et al. 2012). Sin embargo, también pueden surgir patrones de divergencia a escalas espaciales amplias como consecuencia de la heterogeneidad ambiental (véase e.g., de Bello et al. 2013). La importancia relativa de los distintos procesos de ensamblaje a lo largo de gradientes ambientales puede comprobarse comparando los patrones observados de diversidad funcional con modelos nulos que simulan la distribución aleatoria de rasgos dentro de comunidades con una determinada riqueza de especies. De modo que la distribución no aleatoria de rasgos indica que procesos como el filtrado ambiental o la exclusión competitiva están determinando la organización de las comunidades (véase Götzenberger et al. 2012 para una revisión).

A pesar de su importancia en el contexto actual de cambio global, los estudios que abordan los posibles efectos de los cambios en el uso de la tierra impulsados por el ser humano a gran escala sobre la estructura funcional de las comunidades biológicas son aún escasos. Además, la mayoría de estos estudios consideran un único taxón (véase, e.g., Laliberté et al. 2010; Knapp et al. 2012 para las plantas, y Meynard et al. 2011 para las aves), y se sabe poco sobre si estos cambios de uso pueden afectar de forma diferente a distintos tipos de organismos (pero véase Flynn et al. 2009; Concepción et al. 2015, 2017). El último de estos trabajos (Concepción et al. 2017) es uno de los primeros estudios que aborda la cuestión de cómo la estructura funcional de las comunidades biológicas responde de forma conjunta a los dos principales cambios de uso de la tierra (i.e., la expansión de áreas urbanizadas y de la agricultura intensiva). Concepción et al. (2017) examinaron la riqueza y la estructura funcional de las comunidades de especies de dos tipos de organismos contrastados, esto es, plantas (productores y organismos sésiles) y aves (consumidores y organismos móviles), a lo largo de un gradiente de antropización del paisaje (i.e., con porciones crecientes de usos agrícolas y urbanos) en la región central de Suiza (Fig. 1). Se tuvieron en cuenta cuatro aspectos que son importantes para la supervivencia y la adaptación de las especies al medio (i.e., la historia de la vida, el uso de los recursos, la movilidad y la reproducción). Además, se consideraron rasgos que se consideran tanto de respuesta como de efecto (Cornelissen et al. 2003; Laliberté et al. 2010; Meynard et al. 2011; Luck et al. 2012) y, por lo tanto, reflejan cambios en la composición de los rasgos de la comunidad en respuesta a los cambios ambientales con implicaciones en las funciones y los servicios de los ecosistemas.

Los resultados de este estudio revelaron que los usos agrícolas y urbanos provocaron cambios marcados en la estructura funcional de las comunidades biológicas. Al igual que en el trabajo anterior (Concepción et al. 2015), se encontraron dos patrones de respuesta contrastados: los usos agrícolas y urbanos favorecieron la divergencia en rasgos relacionados con el uso de recursos por parte de las aves (dieta y anidación), y con las formas de crecimiento, dispersión y rasgos reproductivos de las plantas; mientras que indujeron convergencia en rasgos vegetativos de las plantas (altura de la planta y contenido de materia seca de las hojas). La disminución de la diversidad funcional para estos rasgos vinculados a procesos ecológicos clave, como el mantenimiento de ciclos biogeoquímicos, dinámicas de competencia o la protección de las plantas frente a perturbaciones y condiciones ambientales (Knapp et al. 2012), apunta a una posible pérdida de las funciones del ecosistema a lo largo de los gradientes urbanos y agrícolas.

En el caso de las aves, las respuestas más claras se encontraron en rasgos relacionados con el uso de recursos (i.e., dieta y sustratos de nidificación). Los patrones de convergencia encontrados para estos rasgos en toda la región de estudio disminuyeron según crecía la porción de áreas urbanizadas y cultivadas en el paisaje (Fig. 4). Por lo tanto, los usos agrícolas y urbanos parecen estar modificando los filtros ambientales que predominan en la región y favoreciendo la diversidad funcional de las comunidades de aves. Estos hallazgos se relacionan con una mayor variedad de recursos de alimentación y sustratos de nidificación en áreas urbanas y agrícolas que favorecieron a las especies con una amplia gama de requisitos (e.g., omnívoros generalistas y aves que anidan en edificios; Le Viol et al. 2012; Concepción et al. 2015). Al mismo tiempo, se redujo la prevalencia de otros rasgos específicos vinculados a aves que se alimentan de invertebrados y que anidan en árboles, lo que podría comprometer el mantenimiento de algunas funciones y servicios importantes de los ecosistemas, como el control de plagas o la provisión de hábitats y refugios para otras especies (Meynard et al. 2011; Luck et al. 2012).

En el caso de las plantas, los resultados de este estudio concuerdan con estudios anteriores que muestran que los filtros ambientales asociados al aumento de la fertilización en las tierras agrícolas inducen la convergencia de rasgos vegetativos, como la altura de la planta y el contenido de materia seca de las hojas; mientras que los filtros relacionados con las perturbaciones mecánicas (e.g., siega o pastoreo) generan divergencia de rasgos fenológicos y regenerativos (Grime 2006; Díaz et al. 2007). Estos resultados están probablemente relacionados con la elevada variabilidad ambiental características de zonas antropizadas (i.e., urbanas y agrícolas) donde suelen proliferar plantas ruderales, que son capaces de colonizar rápidamente los sitios despejados y ricos en nutrientes, que abundan en estas zonas que sufren perturbaciones recurrentes (Knapp et al. 2012; Concepción et al. 2016). En cambio, las especies altas y de crecimiento lento, como las fanerofitas, árboles y arbustos que generalmente se adaptan a entornos más estables, fueron filtrados de estas zonas agrícolas y urbanas altamente perturbadas. Según Knapp et al. (2012) la urbanización puede aumentar la diversidad funcional de las plantas como resultado del aumento de las especies de vida corta, autocompatibles y de crecimiento rápido, muchas de ellas no autóctonas. Sin embargo, también señalan el riesgo de homogeneización de las comunidades asociado a la proliferación de esos tipos de plantas a largo plazo.

Los patrones mixtos de convergencia y divergencia de rasgos encontrados por Concepción et al. (2017) dentro y entre grupos taxonómicos a lo largo de los mismos gradientes ambientales confirman que pueden emerger patrones de divergencia, no sólo como resultado de las interacciones bióticas a escalas locales, sino también como consecuencia de una mayor heterogeneidad ambiental a escalas espaciales amplias (de Bello et al. 2013). Además, estos patrones diferenciados pueden ser el resultado de distintos procesos subyacentes y percepciones ambientales “específicas del organismo” (véase Concepción et al. 2015 y las referencias allí incluidas). Es probable que los patrones que cabría esperar que

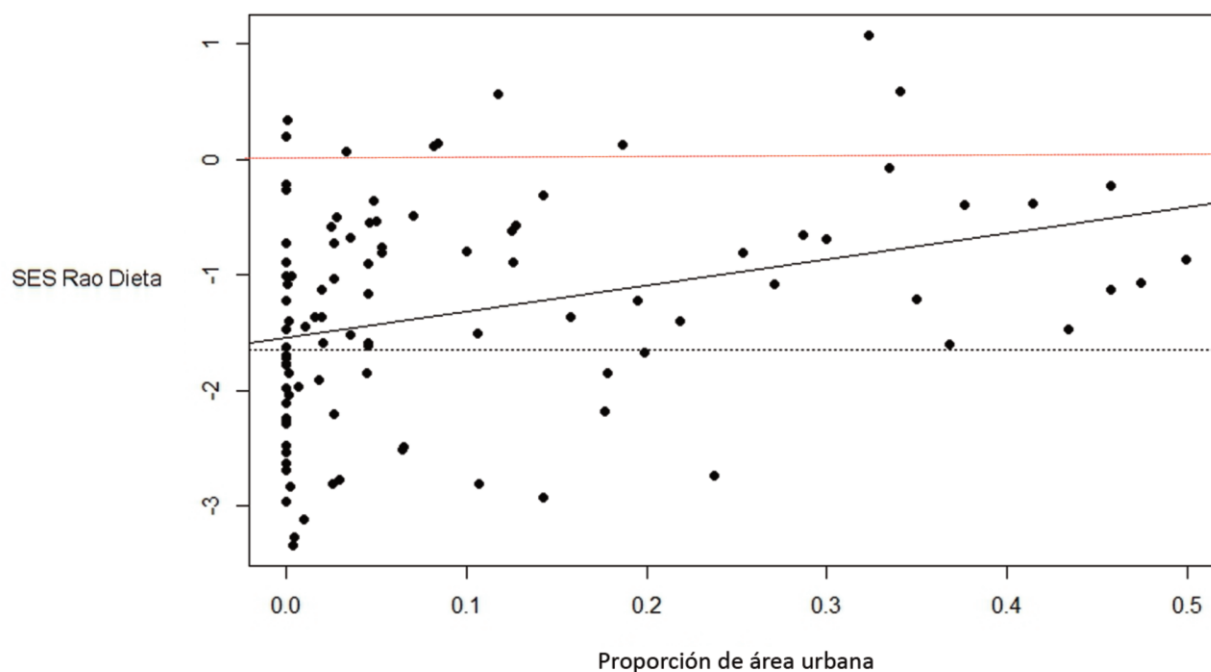


Figura 4. Relación significativa encontrada por [Concepción et al. 2017](#) Ecography entre la proporción de área urbana en el paisaje y el parámetro SESRao Dieta, que mide la diversidad funcional en la dieta de las aves y que toma valores negativos a lo largo de todo el gradiente de urbanización, indicando una menor diversidad funcional que la esperada al azar (i.e., convergencia de rasgos) en la región de estudio.

Figure 4. Significant relationship found by [Concepción et al. 2017](#) Ecography between the proportion of urban area in the landscape and the parameter SESRao Diet, which measures functional diversity in the diet of birds and takes negative values throughout the whole urbanization gradient, which in turn indicates a lower functional diversity than what would be expected at random (i.e., convergence of traits) in the study region.

surgieran para las aves (organismos móviles) a escalas espaciales amplias (e.g., divergencia causada por la heterogeneidad ambiental a nivel regional), podrían producirse a escalas más pequeñas (i.e., paisaje) para las plantas (organismos sésiles) que percibirían la misma fracción de territorio como más complejo o heterogéneo que las aves.

En definitiva, aunque [Concepción et al. \(2017\)](#) comprobaron que una porción creciente de usos urbanos y agrícolas en el paisaje favorece mayoritariamente la diversidad funcional de las comunidades de plantas y aves, este incremento de diversidad funcional se relaciona con el aumento de la prevalencia de ciertas especies, como plantas ruderales y aves generalistas, con rasgos específicos que se sabe que en última instancia impulsan la homogeneización de las comunidades biológicas ([Concepción et al. 2015, 2016](#)). Además, los cambios en la diversidad funcional de aves a lo largo de estos gradientes de uso del suelo fueron mayores que los de la riqueza de especies. Esto indica cambios composicionales en las comunidades biológicas dependientes de los rasgos de las especies, es decir, una variación en la estructura funcional de la comunidad mayor que la esperada al azar (i.e., para un cambio aleatorio equivalente en el número de especies que forman la comunidad). Estos resultados concuerdan con estudios anteriores que comparan los patrones de diversidad funcional y riqueza de especies de las comunidades de aves a lo largo de gradientes de intensidad de uso de la tierra y que sugieren bajos niveles de redundancia funcional (véase [Petchey et al. 2007; Flynn et al. 2009](#)). Estos bajos niveles de diversidad y redundancia funcional de las comunidades de aves encontrados en toda la región de estudio probablemente son consecuencia de la larga historia de uso de la tierra en la misma, que habría contribuido a filtrar las especies de aves más sensibles a las actividades humanas a nivel regional. Todo esto, junto con los patrones de convergencia de rasgos vegetativos de las plantas encontrados a lo largo de los gradientes de usos del suelo urbano y agrícola, sugieren una baja capacidad de las comunidades biológicas existentes en sistemas muy humanizados de persistir ante futuros cambios ambientales (i.e., baja resiliencia ecológica; [Laliberté et al. 2010](#)). Es necesario seguir avanzando en la integración de enfoques taxonómicos y funcionales para confirmar

estas hipótesis sobre la homogeneización y la pérdida de resiliencia ecológica de las comunidades biológicas en respuesta a los procesos de antropización del paisaje. En particular, se requieren estudios experimentales centrados en los procesos ecológicos involucrados en el ensamblaje de las comunidades de una amplia variedad de organismos para comprender mejor el alcance de los impactos de los cambios de uso de la tierra inducidos por el ser humano sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

La expansión urbana en áreas protegidas

El crecimiento urbano descontrolado es una grave amenaza para la conservación de la biodiversidad a escala mundial, especialmente cuando se extiende por el paisaje y alcanza lugares de alto valor de conservación debido a las especies y hábitats que albergan, como las áreas protegidas ([Mcdonald et al. 2008; Concepción et al. 2016](#)). Garantizar el desarrollo urbano compatible con la conservación de la biodiversidad es especialmente relevante en el marco actual de la Agenda 2030 para los Objetivos de Desarrollo Sostenible ([UN 2015](#)), en concreto para alcanzar el Objetivo 15 (Proteger, restaurar y promover el uso sostenible de los ecosistemas terrestres [...] detener y revertir la degradación de la tierra y detener la pérdida de biodiversidad), así como de la nueva Estrategia de Biodiversidad de la Unión Europea (UE) ([EC 2020](#)). Esta estrategia tiene el objetivo de revertir la actual pérdida de biodiversidad para 2030 e incluye un ambicioso Plan de Restauración de la Naturaleza destinado a mejorar las condiciones de la actual red de áreas protegidas y aumentar su superficie hasta un 30% del suelo y los mares europeos. También se menciona explícitamente la necesidad de reducir las presiones sobre las especies y los hábitats, asegurando el uso sostenible de los ecosistemas, y fomentar la recuperación de la naturaleza, entre otros, limitando la impermeabilización o sellado del suelo y la expansión urbana, y restaurando los ecosistemas degradados.

La Red Natura 2000 de la UE es la mayor red de áreas protegidas del mundo, cuyo principal objetivo es la conservación de la biodiversidad y los usos del suelo tradicionales en los paisajes europeos ([EEA 2012](#)). Esta red fue concebida para salvaguardar las

especies y los hábitats más valiosos y amenazados de Europa de acuerdo con las Directivas de Aves y Hábitats (Directivas del Consejo 79/409 / CEE y 92/43 / CEE, respectivamente), a través de una red coherente de áreas protegidas distribuidas por toda la UE. Los estados miembros deben garantizar la protección legal de las especies y hábitats incluidos en las dos Directivas mediante la adecuada regulación y gestión de los usos del suelo en los espacios incluidos en la Red Natura 2000 dentro de sus territorios (Martínez-Fernández et al. 2015; Simeonova et al. 2017). A pesar de la creciente expansión urbana que ha tenido lugar en Europa durante las últimas décadas y de su relevancia para la conservación de la biodiversidad (EEA 2016), existe una falta de conocimiento sobre el grado de urbanización dentro de los espacios protegidos europeos. Aunque los escasos estudios realizados hasta el momento señalan que las áreas protegidas de la Red Natura 2000 tienden a sufrir menos cambios de cobertura o uso del suelo que las áreas localizadas fuera de esta red, también estiman que más del 20% del territorio protegido se ha visto afectado por algún tipo de cambio de cobertura relacionado con procesos, bien de abandono de usos y naturalización, bien de antropización (i.e., intensificación agrícola y urbanización) (Kallimanis et al. 2015; Martínez-Fernández et al. 2015; Hermoso et al. 2018). La magnitud real de estos cambios de cobertura dentro de la Red Natura 2000 es probablemente mayor, tal y como señalan los propios autores de estos estudios, ya que algunos de ellos pueden haber pasado desapercibidos debido a la utilización de datos categóricos de coberturas de uso del suelo disponibles a una resolución espacial demasiado grosera en comparación con el pequeño tamaño de muchos espacios Natura 2000 (Martínez-Fernández et al. 2015; Anderson y Mammides 2020).

En un estudio publicado recientemente (Concepción 2021), se presenta el primer análisis exhaustivo del grado de urbanización en espacios protegidos de la Red Natura 2000 en toda la UE y su evolución en los últimos años (i.e., cobertura urbana y tasa de crecimiento durante el período 2006-2015 a alta resolución espacial, 20 x 20 m). Aunque la cobertura de suelo urbanizado era menor dentro de la Red Natura 2000 que fuera de estos espacios protegidos (0.4% vs. 4%), la tasa de crecimiento de suelo urbanizado a lo largo

del periodo analizado fue ligeramente más alta dentro de la Red Natura 2000 (4.8% vs. 3.9% fuera de Natura 2000; Fig. 5). Estos resultados indican una expansión urbana incipiente dentro de la Red Natura 2000, que probablemente es consecuencia de una creciente demanda humana de residencia y recreación en contacto con la naturaleza (EEA 2016). En general, los espacios Natura 2000 más afectados por la urbanización fueron aquellos rodeados por áreas urbanas extensas y densamente pobladas (i.e., conglomerados urbanos) y que albergan un menor número de especies o hábitats de interés para la conservación, aunque algunos estados miembros mostraron una alta cobertura y/o tasa de crecimiento de suelo urbanizado dentro espacios protegidos con un elevado número de especies o hábitats, es decir, con alto valor de conservación. Los espacios Natura 2000 de menor tamaño mostraron mayores coberturas de suelo urbanizado, pero se produjeron mayores tasas de crecimiento en los espacios protegidos más grandes.

Los resultados de este estudio revelan que todavía hay margen de mejora en la protección de la Red Natura 2000 frente a la urbanización y otros cambios de uso inducidos por los seres humanos. En concreto, se recomienda la implementación de un marco de protección integrado que incluya una regulación más estricta, planes de manejo efectivos y controles del cumplimiento de la ley y de los objetivos de conservación en cada espacio protegido. Una posible explicación a la expansión urbana en la Red Natura 2000 a la que se apunta en este estudio es la falta de aplicación de los planes de manejo en vigor en la mayoría de los espacios que forman parte de la misma. Solamente el 30% de los espacios declarados por la Directiva de Aves y el 41% de los designados por la Directiva de Hábitats tenían planes de manejo implementados en 2012 (WWF 2017). En el caso español, además, el marco de protección actual de estos espacios resulta insuficiente para detener la expansión urbana en los mismos, tal y como evidenciaron Martínez-Fernández et al. (2015) en su estudio sobre los cambios de cobertura y uso del suelo en España entre 1987 y 2006. En este trabajo únicamente se encontraron bajos niveles de urbanización en espacios protegidos designados a nivel nacional (es decir, aquellos que cuentan con una protección legal específica y de nivel superior).

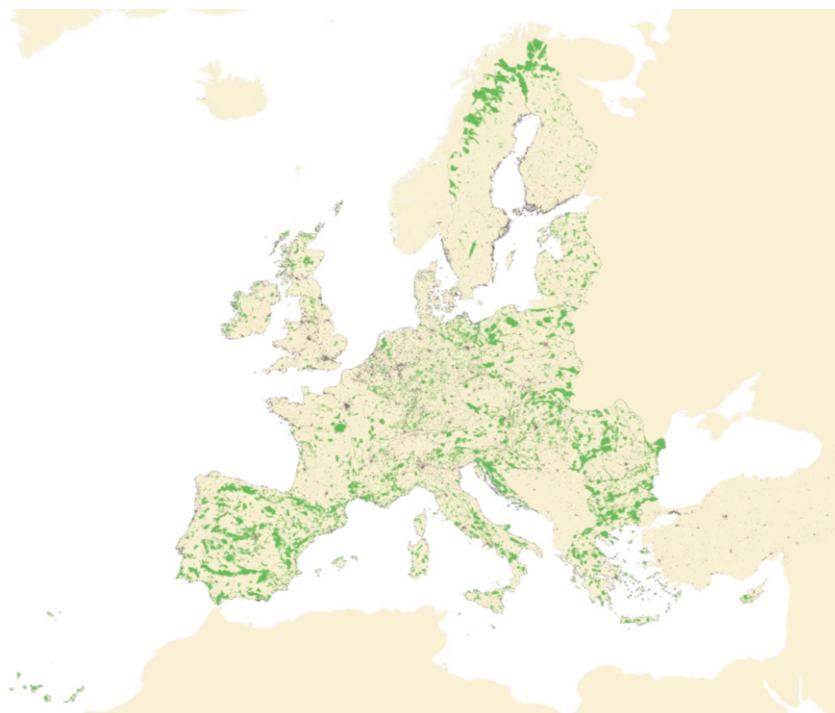
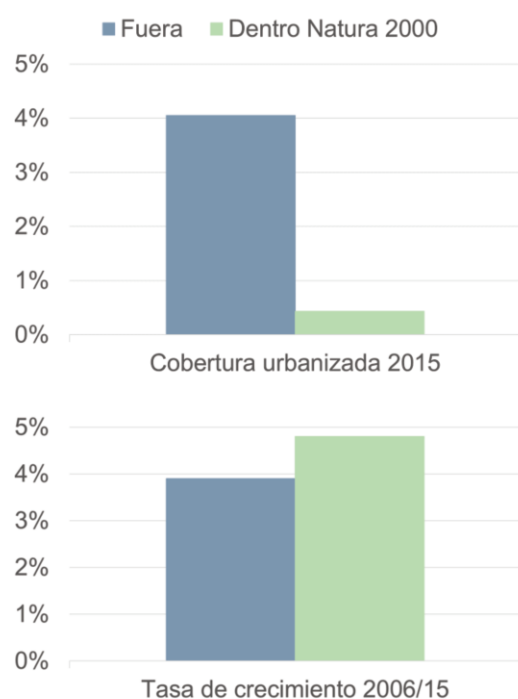


Figura 5. Mapa de la intersección entre la Red Natura 2000 (verde) y la cobertura urbanizada (Copernicus Pan-European High Resolution Layers (HRL) de suelo impermeabilizado) en 2015 (gris) y gráficos asociados que resumen los valores de cobertura (2015) y las tasas de crecimiento (2006/15) del suelo urbanizado fuera y dentro de la Red Natura 2000 para el conjunto de la Unión Europea (véase Concepción 2021 Conservation Biology).

Figure 5. Map of the intersection between the Natura 2000 network (green) and urbanized land cover (Copernicus Pan-European High Resolution Layers (HRL) on impervious land) (gray) in 2015 and associated graphs that summarize the values of urban land cover (2015) and growth rates (2006/15) outside and inside Natura 2000 network in the European Union as a whole (see Concepción 2021 Conservation Biology).

En el resto de los espacios protegidos que conforman la Red Natura 2000 en España, la superficie de cubiertas artificiales aumentó aún más que en las áreas no protegidas a lo largo del periodo analizado.

La protección legal y la implementación de planes de gestión en los espacios Natura 2000 deben ir acompañadas de instrumentos financieros adecuados que garanticen la viabilidad económica y, por tanto, el mantenimiento de los usos tradicionales que aseguran la conservación de la biodiversidad, y que de otra manera serían abandonados o convertidos a usos más rentables pero menos compatibles con la biodiversidad (Hermoso et al. 2017, 2018, 2019). La conservación efectiva de esta red de protección también requiere de una estrecha colaboración y coordinación entre las diferentes administraciones involucradas en la planificación y el desarrollo territorial y en la protección ambiental a todos los niveles, desde el europeo hasta el local (Simeonova et al. 2017). Los estados miembros deben prestar una mayor atención y esfuerzos a detener la expansión urbana descontrolada en los espacios protegidos sometidos a una mayor presión de urbanización (i.e., localizados cerca de conglomerados urbanos), especialmente en aquellos espacios que ya soportan coberturas o tasas de crecimiento de suelo urbanizado elevadas, así como en los de alto valor de conservación y pequeño tamaño, que son especialmente vulnerables. Estos últimos, además, se concentran en la cuenca mediterránea, uno de los 25 puntos críticos de biodiversidad del mundo, que es objeto de una elevada presión antrópica sobre sus ecosistemas y se considera especialmente vulnerable al cambio global (Myers et al. 2000; Martínez-Fernández et al. 2015). En estos casos, la infraestructura verde puede utilizarse como una herramienta complementaria de protección que favorezca la conectividad ecológica entre los espacios protegidos por la Red Natura 2000 (Hermoso et al. 2020) y amortigüe los efectos de la fragmentación de hábitats naturales y seminaturales asociados a la expansión urbana en los paisajes rurales.

Conclusiones

La expansión urbana en el paisaje induce cambios en la composición y estructura de las comunidades biológicas relacionados principalmente con el reemplazo de especies nativas especializadas con especies más comunes y generalistas, muchas de ellas no nativas, y por lo tanto con la homogeneización biótica. La superficie total urbanizada es el principal impulsor de los impactos sobre la biodiversidad en un territorio, pero la calidad y la configuración espacial de las áreas urbanas también son muy relevantes. La dispersión urbana favorece la propagación de especies de plantas no nativas, mientras que la intensidad de uso promueve la proliferación de especies de plantas ruderales y aves generalistas. Los impactos de la expansión urbana son detectables a escala de paisaje ($\geq 1 \text{ km}^2$), pero pueden pasar desapercibidos en escalas más pequeñas, por lo que las escalas espaciales más grandes (paisaje o región) son más apropiadas para su monitorización. El grado de especialización, la movilidad y su interacción influyen en gran medida en las respuestas de los organismos a la urbanización, siendo aquellos más especializados y móviles los más afectados por este proceso. Además, los organismos más móviles tienden a responder a escalas espaciales más amplias que los de baja movilidad. Es necesario, por tanto, considerar las características ecológicas y funcionales de las especies, así como una amplia gama de escalas espaciales, para evaluar los impactos de la urbanización en la biodiversidad. La urbanización también modifica los patrones de ensamblaje de las comunidades biológicas, favoreciendo la convergencia de algunos rasgos por filtrado ambiental y la divergencia de otros como consecuencia de una mayor heterogeneidad ambiental. Estos cambios en última instancia resultan en la homogeneización de la estructura funcional de las comunidades biológicas. Los bajos niveles de diversidad y redundancia funcional en paisajes muy humanizados sugieren una baja resiliencia ecológica. Es necesario seguir investigando los procesos ecológicos involucrados en el ensamblaje de las comunidades biológicas para com-

prender mejor el alcance real de los impactos inducidos por el ser humano sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Mientras tanto, y dado que ya se evidencia que la expansión urbana está afectando espacios protegidos donde sus impactos pueden ser especialmente dañinos, debe impedirse la dispersión de nuevas áreas urbanizadas en el paisaje. Estas deben desarrollarse cerca de áreas ya urbanizadas para minimizar los impactos sobre la biodiversidad, especialmente en organismos sensibles y móviles como las mariposas que se ven afectados negativamente por la urbanización a distancias realmente grandes. Al mismo tiempo, estas áreas se deben dotar de espacios abiertos de alta calidad que suavicen la intensidad de uso urbano para favorecer tanto la diversidad biológica como el bienestar humano y la sostenibilidad urbana en las mismas (Fig. 2). Por último, es especialmente necesario un mayor esfuerzo coordinado entre las diferentes administraciones implicadas para frenar la expansión urbana descontrolada en los espacios protegidos, especialmente en aquellos más vulnerables, de mayor valor de conservación y sometidos a una mayor presión de urbanización. Los planes de desarrollo de infraestructura verde aplicados a diversas escalas espaciales son un poderoso aliado para promover la conservación de espacios naturales y seminaturales en ámbitos urbanos, así como la conectividad ecológica de estos espacios en los paisajes rurales que los proteja frente a procesos de fragmentación asociados a la dispersión urbana en el paisaje.

Agradecimientos

La autora ha sido beneficiaria de una Ayuda Juan de la Cierva –Incorporación (IJCI-2016-30964) de la Agencia Estatal de Investigación.

Referencias

- Anderson, E., Mammides, C. 2020. Changes in land-cover within high nature value farmlands inside and outside Natura 2000 sites in Europe: A preliminary assessment. *Ambio* 49(12): 1958–1971.
- Aronson, M.F.J., La Sorte, F.A., Nilon, C.H., Katti, M., Goddard, M.A., Lepczyk, C.A., Warren, P.S., et al. 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of The Royal Society B Biological sciences* 281: 20133330.
- de Bello, F., Thuiller, W., Lepš, J., Choler, P., Clément, J.-C., Macek, P., Sebastià, M.-T., Lavorel, S. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20: 475–486.
- de Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H.C., Lavorel, S., Sykes, M.T. 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. Vesik, P. (ed.). *Journal of Ecology* 101: 1237–1244.
- Benedict, M.A., McMahon, E.T. 2002. Green infrastructure: Smart conservation for the 21st century. *Renewable Resources Journal* 20: 12–17.
- Braaker, S., Ghazoul, J., Obrist, M.K., Moretti, M. 2014. Habitat connectivity shapes urban arthropod communities – the key role of green roofs. *Ecology* 95: 1010–1021.
- Büchi, L., Christin, P.-A., Hirzel, A.H. 2009. The influence of environmental spatial structure on the life-history traits and diversity of species in a metacommunity. *Ecological Modelling* 220: 2857–2864.
- Casner, K.L., Forister, M.L., O'Brien, J.M., Thorne, J., Waetjen, D., Shapiro, A.M. 2014. Contribution of urban expansion and a changing climate to decline of a butterfly fauna. *Conservation biology* 28: 773–782.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234–242.
- Clergeau, P., Jokimäki, J., Savard, J.-P.L. 2002. Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *Journal of Applied Ecology* 38: 1122–1134.
- Concepción, E.D. 2021. Urban sprawl into Natura 2000 network over Europe. *Conservation Biology* 35(4): 1063–1072.

- Concepción, E.D., Díaz, M. 2011. Field, landscape and regional effects of farmland management on specialist open-land birds: Does body size matter? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 142: 303-310.
- Concepción, E.D., Moretti, M., Altermatt, F., Nobis, M.P., Obrist, M.K. 2015. Impacts of urbanisation on biodiversity: The role of species mobility, degree of specialisation and spatial scale. *Oikos* 124: 1571-1582.
- Concepción, E.D., Obrist, M.K., Moretti, M., Altermatt, F., Baur, B., Nobis, M.P. 2016. Impacts of urban sprawl on species richness of plants, butterflies, gastropods and birds: not only built-up area matters. *Urban Ecosystems* 19: 225-242.
- Concepción, E.D., Götzenberger, L., Nobis, M.P., de Bello, F., Obrist, M.K., Moretti, M. 2017. Contrasting trait assembly patterns in plant and bird communities along environmental and human-induced land-use gradients. *Ecography* 40: 753-763.
- Cornelissen, J.H.C.A., Lavorel, S.B., Garnier, E.B., Díaz, S.C., Buchmann, N.D., Gurvich, D.E.C., Reich, P.B.E., et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 335-380.
- Crooks, K.R., Suarez, A.V., Bolger, D.T. 2004. Avian assemblages along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape. *Biological Conservation* 115: 451-462.
- Deuschewitz, K., Lausch, A., Kühn, I., Klotz, S. 2003. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography* 12: 299-311.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., Jiguet, F. 2007. Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* 21: 741-751.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., et al. 2007. Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169-175.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nystrom, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., Norberg, J., Nystrom, M. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 488-494.
- Elmqvist, T., Fragkias, M., Goodness, J., Güneralp, B., Marcotullio, P.J., McDonald, R.I., Parnell, S., et al. 2013. *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*. Springer. Dordrecht; Heidelberg; New York; London.
- EC 2013. *Green Infrastructure (GI) — Enhancing Europe's Natural Capital*. Communication from the Commission to the European Parliament, The Council, The European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions, COM/2013/0249 final. Bruselas, Bélgica. Disponible en: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:52013DC0249>
- EC 2020. *EU Biodiversity Strategy for 2030 Bringing nature back into our lives*. Communication from the Commission to the European Parliament, The Council, The European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions, COM/2020/380 final. Bruselas, Bélgica. Disponible en: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:52020DC0380>
- EEA 2012. *Protected areas in Europe - an overview*. EEA Report No 5/2012. European Environment Agency, Luxemburgo. Doi:10.2800/55955. Disponible en: <https://www.eea.europa.eu/publications/protected-areas-in-europe-2012>
- EEA 2016. *Urban sprawl in Europe - Joint EEA-FOEN report*. EEA Report No 11/2016. European Environment Agency, Luxemburgo. Doi:10.2800/143470. Disponible en: <https://www.eea.europa.eu/publications/urban-sprawl-in-europe>
- Fariña Tojo, J., Naredo, J.M. 2010. *Libro blanco de la sostenibilidad en el planeamiento urbanístico Español*. Ministerio de Vivienda, Gobierno de España. Madrid, España.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., et al. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12: 22-33.
- Fontana, S., Sattler, T., Bontadina, F., Moretti, M. 2011. How to manage the urban green to improve bird diversity and community structure. *Landscape and Urban Planning* 101: 278-285.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., et al. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87: 111-27.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255-260.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X., Briggs, J.M. 2008. Global change and the ecology of cities. *Science* 319: 756-760.
- Hermoso, V., Clavero, M., Villero, D., Brotons, L. 2017. EU's Conservation Efforts Need More Strategic Investment to Meet Continental Commitments. *Conservation Letters* 10: 231-237.
- Hermoso, V., Morán-Ordóñez, A., Brotons, L. 2018. Assessing the role of Natura 2000 at maintaining dynamic landscapes in Europe over the last two decades: implications for conservation. *Landscape Ecology* 33: 1447-1460.
- Hermoso, V., Morán-Ordóñez, A., Canessa, S., Brotons, L. 2019. Realising the potential of Natura 2000 to achieve EU conservation goals as 2020 approaches. *Scientific Reports* 9: 1-10.
- Hermoso, V., Morán-Ordóñez, A., Lanzas, M., Brotons, L. 2020. Designing a network of green infrastructure for the EU. *Landscape and Urban Planning* 196: 103732.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- IPBES 2019. *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Jaeger, J.A.G., Schwick, C. 2014. Improving the measurement of urban sprawl: Weighted Urban Proliferation (WUP) and its application to Switzerland. *Ecological Indicators* 38: 294-308.
- Kallimanis, A.S., Touloumis, K., Tzanopoulos, J., Mazaris, A.D., Apostolopoulou, E., Stefanidou, S., Scott, A. V., et al. 2015. Vegetation coverage change in the EU: patterns inside and outside Natura 2000 protected areas. *Biodiversity and Conservation* 24: 579-591.
- Knapp, S., Dinsmore, L., Fissore, C., Hobbie, S.E., Jakobsdottir, I., Kattge, J., King, J., et al. 2012. Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology* 93: S83-S98.
- Kühn, I., Klotz, S. 2006. Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127: 292-300.
- La Sorte, F.A., Aronson, M.F.J., Williams, N.S.G., Celesti-Grapow, L., Cilliers, S., Clarkson, B.D., Dolan, R.W., et al. 2014. Beta diversity of urban floras among European and non-European cities. *Global Ecology and Biogeography* 23: 769-779.
- Laliberté, E., Wells, J. a, Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., et al. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology letters* 13: 76-86.
- Le Viol, I., Jiguet, F., Brotons, L., Herrando, S., Lindström, A., Pearce-Higgins, J.W., Reif, J., et al. 2012. More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna. *Biology letters* 8: 780-782
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Liu, X., Huang, Y., Xu, X., Li, X., Li, X., Ciais, P., Lin, P., et al. 2020. High-spatiotemporal-resolution mapping of global urban change from 1985 to 2015. *Nature Sustainability*.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., Kintrová, K., et al. 2012. Native and alien floras in urban habitats: a comparison across 32 cities of central Europe. *Global Ecology and Biogeography* 21: 545-555.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S., Lumb, K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *The Journal of animal ecology* 81: 1065-76.

- Martínez-Fernández, J., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A. 2015. Recent land cover changes in Spain across biogeographical regions and protection levels: Implications for conservation policies. *Land Use Policy* 44: 62-75.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Doležal, J., Lepš, J. 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 99: 788-796.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- McDonald, R.I., Kareiva, P., Forman, R.T.T. 2008. The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biological Conservation* 141: 1695-1703.
- McDonnell, M.J., Hahs, A.K. 2008. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology* 23: 1143-1155.
- McKinney, M.L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247-260.
- McKinney, M.L. 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11: 161-176.
- Merckx, T., Feber, R.E., Dulieu, R.L., Townsend, M.C., Parsons, M.S., Bourn, N. a. D., Riordan, P., Macdonald, D.W. 2009. Effect of field margins on moths depends on species mobility: Field-based evidence for landscape-scale conservation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129: 302-309.
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F., Mouquet, N. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography* 20: 893-903.
- MMAMRM 2011. *Estrategia Española de Sostenibilidad Urbana y Local*. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino y Ministerio de Fomento. Madrid, España. Disponible en: <https://www.fomento.gob.es/NR/rdonlyres/1668CD1E-0B11-4C9E-84E2-E664DD3464C1/111503/EE-SULWEB2011.pdf>
- MITECO 2020. *Estrategia Nacional de Infraestructura Verde de la Conectividad y Restauración Ecológicas*. Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico, Madrid, España. Disponible en: https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/ecosistemas-y-conectividad/eniv_2021_tcm30-515864.pdf
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Niemelä, J. 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8: 119-131.
- Nobis, M.P., Jaeger, J.A.G., Zimmermann, N.E. 2009. Neophyte species richness at the landscape scale under urban sprawl and climate warming. *Diversity and Distributions* 15: 928-939.
- Öckinger, E., Schweiger, O., Crist, T.O., Debinski, D.M., Krauss, J., Kuussaari, M., Petersen, J.D., et al. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13: 969-979.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., Gaston, K.J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *The Journal of animal ecology* 76: 977-85.
- Raebel, E.M., Merckx, T., Feber, R.E., Riordan, P., Thompson, D.J., Macdonald, D.W. 2012. Multi-scale effects of farmland management on dragonfly and damselfly assemblages of farmland ponds. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 161: 80-87.
- Ramalho, C.E., Hobbs, R.J. 2012. Time for a change: dynamic urban ecology. *Trends in ecology and evolution* 27: 179-188.
- Rebele, F. 1994. Urban ecology and special features of urban ecosystem. *Global Ecology and Biogeography Letters* 4: 173-187.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., et al. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Savard, J.-P.L., Clergeau, P., Mennechez, G. 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning* 48: 131-142.
- Schleicher, A., Biedermann, R., Kleyer, M. 2011. Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology* 26: 529-540.
- Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E., Hope, D. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in ecology and evolution* 21: 186-191.
- Simeonova, V., Bouwma, I., Grift, E. van der, Sunyer, C., Manteiga, L., Külvik, M., Suškevičs, M., et al. 2017. *Natura 2000 and spatial planning. Final report for the European Commission* (DG ENV Project 07.0202/2015/716477/ETU/ENV. B.3).
- Slade, E.M., Merckx, T., Riutta, T., Bebbier, D.P., Redhead, D., Riordan, P., Macdonald, D.W. 2013. Life-history traits and landscape characteristics predict macro-moth responses to forest fragmentation. *Ecology* 94: 1519-1530.
- Soga, M., Koike, S. 2013. Mapping the potential extinction debt of butterflies in a modern city: implications for conservation priorities in urban landscapes Altwegg, R., Ewers, R. (eds.). *Animal Conservation* 16: 1-11.
- Soga, M., Yamaura, Y., Koike, S., Gaston, K.J. 2014. Land sharing vs. land sparing: does the compact city reconcile urban development and biodiversity conservation? Rhodes, J. (ed.). *Journal of Applied Ecology* 51: 1378-1386.
- Stefanescu, C., Herrando, S., Páramo, F. 2004. Butterfly species richness in the north-west Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors. *Journal of Biogeography* 31: 905-915.
- Sushinsky, J.R., Rhodes, J.R., Possingham, H.P., Gill, T.K., Fuller, R.A. 2013. How should we grow cities to minimize their biodiversity impacts? *Global change biology* 19: 401-410.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Kerkhoff, A.J., Boyle, B., Weiser, M.D., Elser, J.J., et al. 2012. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography* 21: 798-808.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Thomas, C.D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 267: 139-145.
- UN 2015. *Transforming our World: the 2030 Agenda for Sustainable Development*. United Nations General Assembly Resolution A/RES/70/1. Disponible en: https://www.un.org/en/development/desa/population/migration/generalassembly/docs/globalcompact/A_RES_70_1_E.pdf
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology* 85: 183-206.
- Wood, B.C., Pullin, A.S. 2002. Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodiversity and Conservation* 11: 1451-1468.
- WWF 2017. *WWF Preventing Paper Parks: How to make the EU Nature Laws work*. World Wide Fund For Nature, Bruselas, Bélgica.