



# Del movimiento individual a los cambios de distribución: Integración de datos de movimiento en modelos basados en el individuo para evaluar los efectos poblacionales del cambio global

Eva Graciá<sup>1,2,\*</sup> , Rodríguez-Caro<sup>1,2,3,4</sup> , M<sup>a</sup> Victoria Jiménez-Franco<sup>1,2</sup> , Ana Sanz-Aguilar<sup>5,6</sup> , Francisco Botella<sup>1,2</sup> ,  
José Daniel Anadón, Ángel Luis García-García<sup>1</sup> , Thorsten Wiegand<sup>8,9</sup> , Andrés Giménez<sup>1,2</sup>

- (1) Área de Ecología, Departamento de Biología Aplicada, Universidad Miguel Hernández, Av. de la Universidad. Torrealblanca, 03202 Elche, Alicante, España.  
(2) Centro de Investigación e Innovación Agroalimentaria y Agroambiental (CIAGRO-UMH), Universidad Miguel Hernández, Elche, Alicante, España.  
(3) Department of Zoology, Oxford University, 11a Mansfield Rd, Oxford OX1 3SZ, UK.  
(4) Departamento de Ecología. Universidad de Alicante. Carretera de San Vicente del Raspeig s/n. 03690 San Vicente del Raspeig, Alicante, España.  
(5) Grupo de Ecología y Demografía Animal, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA), Miquel Marqués 21, 07190 Esporles, Mallorca, España.  
(6) Grupo de Zoología Aplicada y de la Conservación, Universitat de les Illes Balears (UIB), Ctra. De Valldemossa km. 7.5, 07122, Palma, España.  
(7) Instituto Pirenaico de Ecología, Spanish National Research Council, 50059, Zaragoza, España.  
(8) Department of Ecological Modeling, UFZ—Helmholtz Centre for Environmental Research, 04318 Leipzig, Germany.  
(9) German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) Halle-Jena-Leipzig, Puschstraße 4, 04103 Leipzig, Germany.

\* Autor de correspondencia: Eva Graciá [[egracia@umh.es](mailto:egracia@umh.es)]

> Recibido el 14 de septiembre de 2022 - Aceptado el 22 de junio de 2023

**Como citar:** Graciá, E., Rodríguez-Caro, R.C., Jiménez-Franco, M.V., Sanz-Aguilar, A., Botella, F., Anadón, J.D., García-García, Á.L., Wiegand, T., Giménez, A. 2023. Del movimiento individual a los cambios de distribución: Integración de datos de movimiento en modelos basados en el individuo para evaluar los efectos poblacionales del cambio global. *Ecosistemas* 32(2): 2454. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2454>

## Del movimiento individual a los cambios de distribución: Integración de datos de movimiento en modelos basados en el individuo para evaluar los efectos poblacionales del cambio global

**Resumen:** El estudio del movimiento de los individuos informa directamente sobre los tamaños de las áreas de campeo, las rutas migratorias o la selección de hábitat. Pero, además, la integración de datos de movimiento en modelos ecológicos permite además abordar mayores escalas. En este trabajo mostramos los resultados de nuestra línea de investigación utilizando STEPLAND, un modelo basado en el individuo de desarrollo propio. El modelo se parametrizó con datos de movimiento, demográficos y genéticos de tortugas terrestres (*Testudo graeca*) del SE de España. Llevamos a cabo diferentes experimentos de simulación con el fin de contestar a cuestiones sobre los efectos del cambio global en la conservación de la especie. A nivel de especie, identificamos aquellos rasgos evolutivos de las tortugas, como el almacenamiento de esperma por parte de las hembras, que evitan las extinciones en hábitats antropizados. A escala de paisaje, evaluamos el impacto del abandono agrícola y la intensificación en la dinámica poblacional de esta especie de vida larga. La intensificación afectó negativamente las tasas reproductivas, la densidad de población y la probabilidad de extinción de *T. graeca*, con respuestas de retardo de 20, 30 y 130 años respectivamente. Finalmente, en un contexto regional, pretendemos simular las primeras etapas de una expansión. Los primeros resultados sugieren patrones característicos de *surfing* genético, un proceso que afecta la expansión de especies de baja dispersión afectadas por deriva genética. Creemos que nuestra línea de investigación ejemplifica bien que el valor científico de los datos de movimiento excede el nivel de individuo.

**Palabras clave:** modelado espacialmente explícito; perturbaciones del hábitat; STEPLAND; *Testudo graeca*

## From individuals' movement to range shifts: integration of movement data in individual-based models to assess global change effects on populations

**Abstract:** The study of the movement of individuals directly informs about home-range sizes, migratory routes or habitat selection. But also, integrating movement into ecological models allows for larger-scale studies. Here we summarize the results of our line of research based in the individual-based model STEPLAND. The model was parameterized with movement, demographic and genetic data of spur-thighed tortoises (*Testudo graeca*) in SE Spain. We developed different simulation experiments to answer questions about the effects of global change on the conservation of this species. At the species level, we identified those evolutionary traits of tortoises, such as female sperm storage, that prevent extinctions in human-altered habitats. At landscape scale, we assessed the impact of agricultural abandonment and agricultural intensification on the population dynamics of this long-lived species. Only agricultural intensification negatively affected reproductive rates, population density, and probability of extinction of *T. graeca*, with time-lag responses of 20, 30 and 130 years respectively. Finally, in a regional context, we aim to simulate the early stages of a range expansion. Preliminary results reveal patterns compatible to "genetic surfing", a process affecting the expansion of low dispersal species impacted by strong genetic drift. We believe that our line of research exemplifies well that the scientific value of movement data goes well beyond the individual level.

**Keywords:** spatially-explicit modelling; habitat disturbances; STEPLAND; *Testudo graeca*

## Introducción

Con más de la mitad de la superficie terrestre de la Tierra ya alterada por las actividades humanas (Barnosky et al. 2012), los cambios de hábitat han sido identificados como una de las principales causas de pérdida de biodiversidad (Brooks et al. 2002). En términos generales, la pérdida y la fragmentación del hábitat afectan a la movilidad animal, causando impactos directos en la persistencia de las poblaciones y es previsible que sus efectos escalen afectando, por ejemplo, a las interacciones depredador-presa, los ciclos de nutrientes y la transmisión de enfermedades (Tucker et al. 2018). Por otra parte, el cambio climático supone una amenaza global que afecta a todos los niveles de organización, provocando cambios en la historia de vida de los organismos, en el área de distribución de las especies, en la composición de especies de las comunidades y en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (McCarty 2002).

La interacción entre el cambio climático y la degradación de los ecosistemas obliga a los organismos a buscar condiciones más favorables, provocando la expansión, desplazamiento, contracción o incluso la desaparición de las áreas de distribución que actualmente conocemos (Parmesan y Yohe 2003; Monzón et al. 2011). Consecuentemente, para evaluar y pronosticar los efectos del cambio global sobre especies animales es crucial considerar la componente espacial inherente al movimiento animal (Fahrig 2007; Villard y Metzger 2014; Niebuhr et al. 2015). Para minimizar las pérdidas de biodiversidad a nivel global es necesario identificar las especies especialmente vulnerables a cambios en su distribución y pérdidas de diversidad genética como consecuencia de alteraciones fisiológicas, morfológicas, comportamentales, fenológicas y genéticas a nivel individual (Foden et al. 2019). Sin embargo, entender e incorporar el movimiento individual en los modelos que abordan los efectos del cambio global no es en absoluto banal.

El movimiento animal gobierna la búsqueda de recursos, los intercambios de individuos entre subpoblaciones, los procesos de colonización y el mantenimiento del flujo genético. Cada movimiento individual implica un equilibrio entre los beneficios potenciales para la supervivencia o la reproducción, y los compromisos potenciales en términos de gasto energético y riesgo de mortalidad (Bélíchón et al. 1996; Baker y Rao 2004; Payo-Payo et al. 2017). A escala de paisaje, la interacción entre las reglas de movimiento que usa el animal y la estructura del paisaje determinan los movimientos realizados en el espacio y la conectividad funcional de las especies (Tischendorf y Fahrig 2000; Schooley y Wiens 2003).

Dada la importancia del movimiento animal en la dinámica de poblaciones y la persistencia de las especies (y gracias a la reciente revolución en cuanto a análisis de datos), el campo de la ecología del movimiento ha crecido considerablemente en las últimas décadas tanto en colecta como en análisis de datos (Getz y Saltz 2008; Nathan et al. 2008; Patterson et al. 2008; Smouse et al. 2010; Hooten et al. 2017). Del análisis de los datos de movimiento es posible obtener información directa y con alto grado de precisión, por ejemplo, sobre áreas de campeo, selección de hábitat o rutas migratorias, siendo esto indudablemente relevante para la gestión y la conservación. Pero, además, es posible extraer de los datos las reglas de movimiento que usan los animales e integrarlas en modelos de simulación basados en el individuo espacialmente explícitos. Recrear mediante simulaciones las interacciones entre movimiento y la estructura del paisaje nos permite explorar y proyectar sus efectos en la viabilidad poblacional a diferentes escalas espaciotemporales (Morales et al. 2010).

Los modelos de paseo aleatorio (en inglés *random walk models*; Kareiva y Shigesada 1983) son herramientas potentes para reproducir la estocasticidad inherente al movimiento individual (Ej. Kramer-Schadt et al. 2004; Börger et al. 2008; Anadón et al. 2012). Estos modelos mecanicistas simulan trayectorias aleatorias que emulan movimientos o comportamientos complejos, como la selección de hábitat (Ej. Moorcroft y Barnett 2008) o la filopatría (Ej. Cagnacci et al. 2010). La comparación de datos simulados y empíricos permite identificar los procesos biológicos que subyacen a los patrones ob-

servados en campo (Ej. Revilla et al. 2004; Börger et al. 2008; Patterson et al. 2008). Además, la integración de modelos de paseo aleatorio en modelos basados en individuos que incluyan procesos demográficos y genéticos permite proyectar espaciotemporalmente los impactos del cambio global en la viabilidad, distribución e incluso diversidad genética de las poblaciones (DeAngelis y Díaz 2019).

En este trabajo describimos nuestra línea de investigación con STEPLAND (Graciá et al. 2020a), un modelo basado en el individuo espacialmente explícito que integra datos de movimiento, demografía y genética. Este modelo ha sido parametrizado con datos de movimiento individual de tortugas *Testudo graeca*, obtenidos mediante radioseguimiento en el sureste ibérico (Anadón et al. 2012), y con información bibliográfica y empírica sobre aspectos biológicos y ecológicos de la especie (Graciá et al. 2013a, 2013b, 2020b). Nuestros trabajos ilustran cómo se puede escalar desde el análisis del movimiento individual, al análisis y pronóstico de los efectos del cambio global a nivel poblacional. Concretamente, nos hemos preguntado para *T. graeca*: (i) ¿Qué rasgos biológicos son clave para enfrentar la fragmentación y la pérdida de hábitat?; (ii) ¿Qué efectos poblacionales tienen el abandono rural y la intensificación del paisaje?; y (iii) ¿Qué rasgos biológicos soportan las expansiones espaciales y qué patrones genéticos originan?

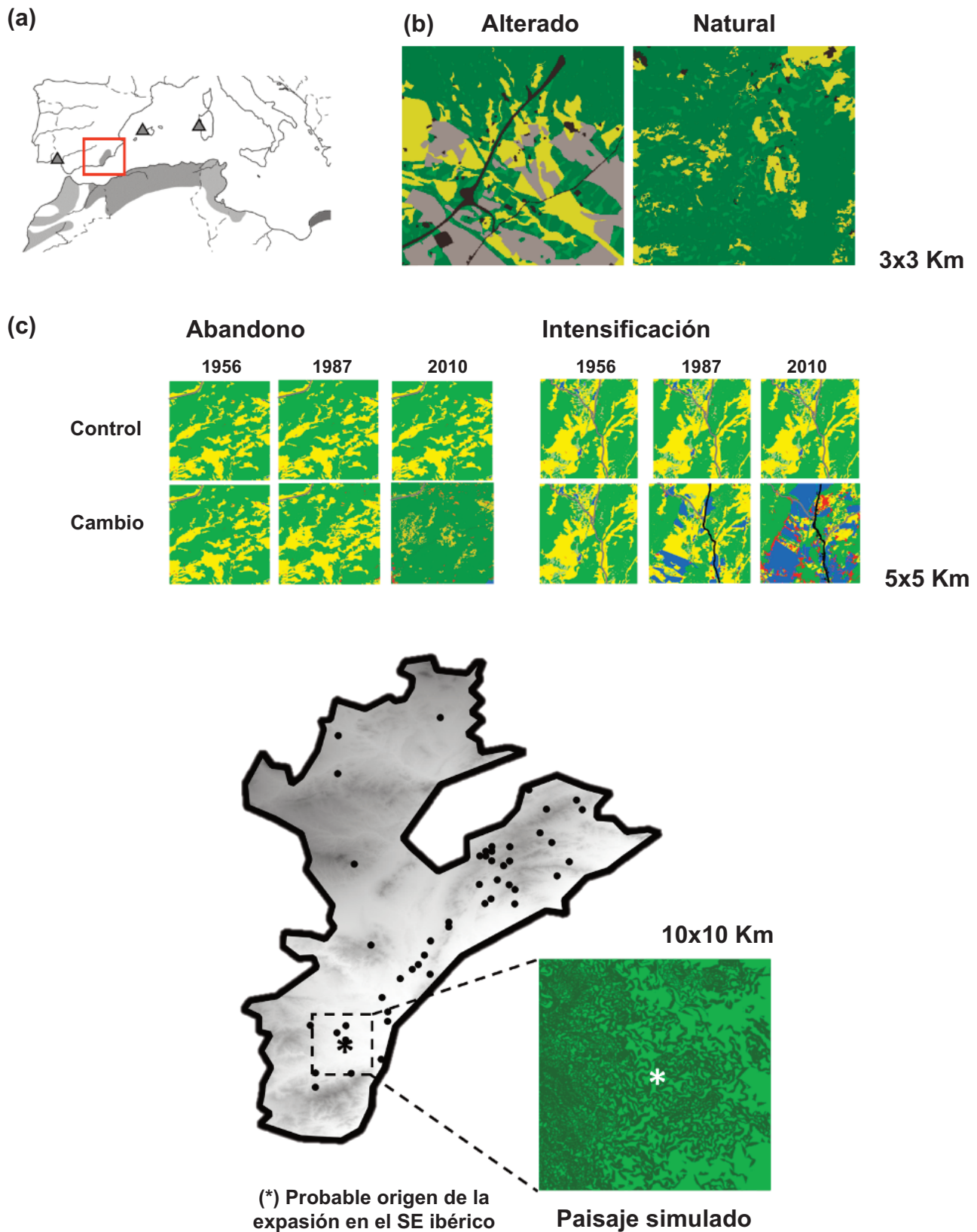
## Descripción del sistema de estudio: la tortuga *Testudo graeca* en el SE Ibérico

*Testudo graeca* es una tortuga terrestre de tamaño medio. En el Mediterráneo occidental se distribuye en el norte de África, con poblaciones pequeñas y aisladas en las islas del Mediterráneo (Mallorca, Cerdeña, Sicilia) y en la península ibérica (Graciá et al. 2017). La especie habita principalmente en matorrales semiáridos y paisajes agrícolas tradicionales, y está gravemente amenazada por la pérdida y fragmentación del hábitat y por su consideración de animal doméstico (Graciá et al. 2020c; Escoriza et al. 2022).

Estas tortugas no son territoriales y presentan áreas de campeo superpuestas que comprenden entre 1 y 5 ha en el SE Ibérico (Anadón et al. 2012). Maduran sobre los 8-10 años y pueden vivir hasta 30-40 años en condiciones silvestres (Díaz-Paniagua et al. 2001). Las hembras de *T. graeca* pueden almacenar esperma durante varios años después del apareamiento, un rasgo biológico que permite que las puestas se fertilicen anualmente aun en ausencia de machos (Roques et al. 2004). Los tamaños de puesta varían principalmente entre 1 y 7 (Graciá et al. 2020b).

La población de *T. graeca* del SE Ibérico es ideal para estudiar la interacción entre la alteración del hábitat y la modificación de los patrones de movimiento (y los efectos que esto tiene a nivel poblacional) por dos motivos. En primer lugar, estudios de radioseguimiento y de captura-recaptura a largo plazo sugieren que los individuos muestran una baja capacidad de movimiento y una alta fidelidad al sitio (Sanz-Aguilar et al. 2011; Anadón et al. 2012). Estas características hacen que las poblaciones de *T. graeca* sean especialmente vulnerables a las perturbaciones del hábitat (Sanz-Aguilar et al. 2011). En segundo lugar, gracias a trabajos previos, tenemos un conocimiento profundo de los aspectos ecológicos y demográficos básicos de esta población (Ej. sobre tasas de mortalidad y dinámica poblacional: Sanz-Aguilar et al. 2011, Rodríguez-Caro et al. 2013, 2019, 2021; sobre patrones de ocupación y movimiento: Sanz-Aguilar et al. 2011; Anadón et al. 2012; Rodríguez-Caro et al. 2017; sobre aspectos reproductivos: Rodríguez-Caro et al. 2021).

Además, el singular origen de *T. graeca* en el SE Ibérico hace que esta población sea interesante para el estudio de los cambios de distribución de especies a escala regional. La población de *T. graeca* del SE Ibérico (Fig. 1a) llegó desde el norte de África probablemente durante el Pleistoceno tardío (hace unos 20 000 años). La detección de un patrón genético espacialmente coherente dentro de la población del SE Ibérico sugiere una expansión natural de la especie desde el entorno de la Cuenca de Vera en Almería (Graciá et al. 2013a,b). Concretamente, se han encontrado gradientes negati-



**Figura 1.** (a) Distribución de *Testudo graeca* en el Mediterráneo Occidental. Los triángulos indican las poblaciones pequeñas y aisladas del oeste de Europa. (b) Paisajes utilizados para la identificación de rasgos de vida clave para la persistencia de poblaciones en paisajes perturbados. (c) Paisajes utilizados para la proyección de las consecuencias demográficas del abandono rural y la intensificación del paisaje. (d) Distribución y poblaciones en seguimiento (puntos negros) de *T. graeca* en Murcia y Almería, y paisaje simulado en la reconstrucción del proceso de expansión de *T. graeca* en el SE ibérico. Tomada con modificaciones de Graciá et al. (2020b, 2021); y Jiménez-Franco et al. (2020).

**Figure 1.** (a) Distribution of *Testudo graeca* in the Western Mediterranean. Triangles represent the small and isolated populations in Western Europe. (b) Landscapes used for the identification of key biological traits to support population persistence in disturbed landscapes. (c) Landscapes used for the projection of the demographic consequences of rural abandonment and landscape intensification. (d) Distribution and monitored populations (black dots) of *T. graeca* in Murcia and Almería, and simulated landscape in the reconstruction of the expansion process of *T. graeca* in the Iberian SE. Taken with modifications from Graciá et al. (2020b, 2021); and Jiménez-Franco et al. (2020).



vos de diversidad genética desde el sur de la distribución, aislamiento por distancia, fuerte diferenciación entre sitios próximos y gradientes significativos en las frecuencias de algunos alelos (i.e. algunos alelos raros se vuelven frecuentes en sitios distantes al origen de la expansión, mientras que otros inicialmente frecuentes desaparecen) (Graciá et al. 2013b). Estos patrones genéticos concuerdan con la teoría de *surfing* genético, un proceso característico de la expansión de especies con poca capacidad de movimiento y afectadas por deriva genética como consecuencia del efecto fundador en el frente de avance (Edmonds et al. 2004; Klopstein et al. 2006).

## Descripción de STEPLAND para la simulación de poblaciones de *Testudo graeca*

STEPLAND es un modelo basado en el individuo espacialmente explícito que integra procesos demográficos y genéticos con una simulación muy detallada del movimiento animal basada en paseos aleatorios. STEPLAND se desarrolló en Python 2.7 (Graciá et al. 2020a). La Figura 2 muestra una descripción general del modelo y su descripción se resume a continuación, pero para más detalles ver Graciá et al. (2020a,b) y Jiménez-Franco et al. (2020, 2022).

**Entidades y atributos y escalas espaciales.** Dependiendo del ejercicio de simulación, utilizamos paisajes de entre 9 y 100 kilómetros cuadrados, compuestos por una cuadrícula de celdas de 10 m × 10 m. Cada celda de la cuadrícula se caracteriza por su posición (coordenadas x e y) y por su categoría de hábitat (Ej. cultivo intensivo, cultivo de secano, arbustos en llano o arbustos en pen-

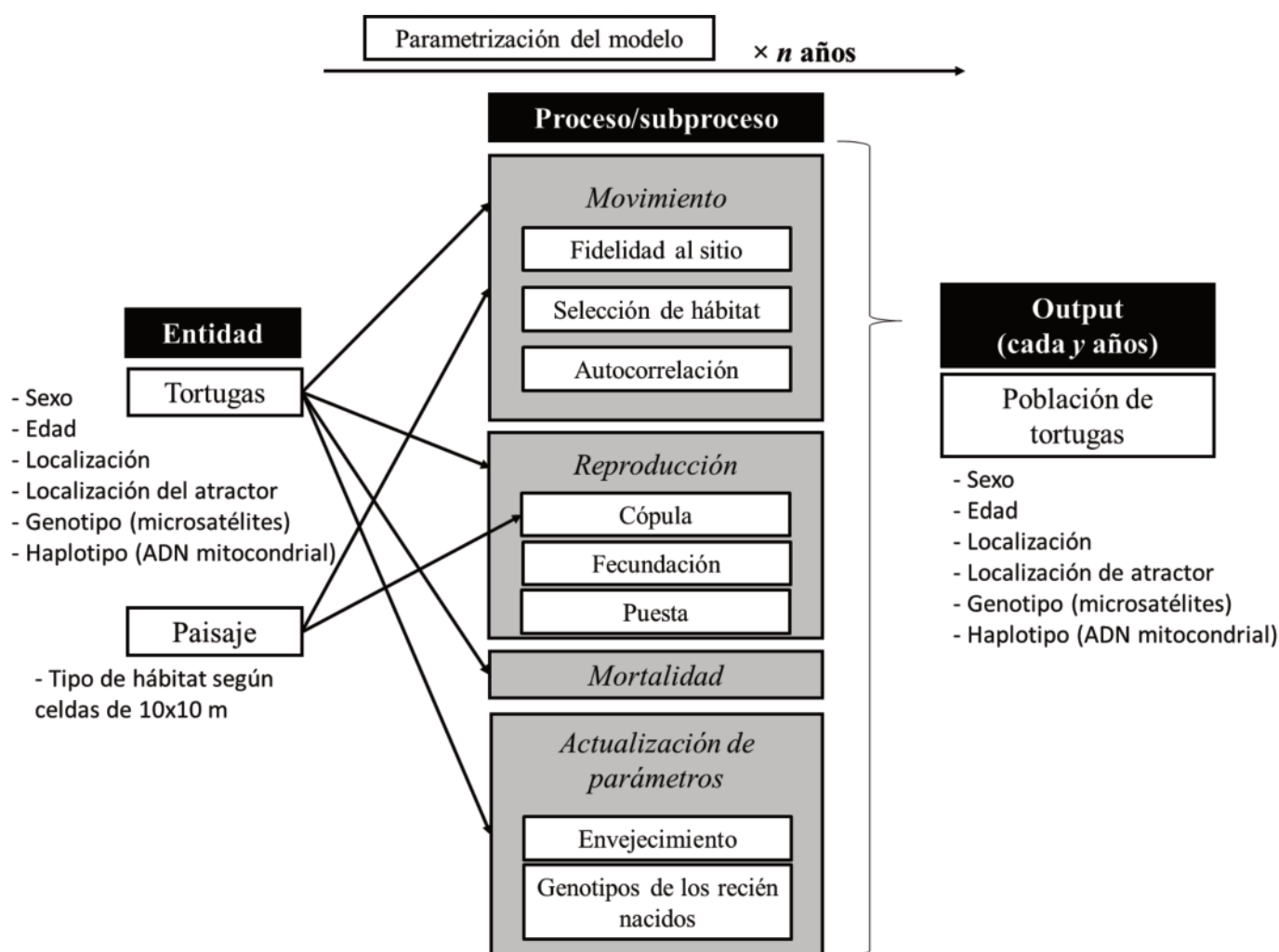
diente). En nuestro caso, la clasificación de las celdas en las categorías de hábitat procede de un estudio anterior que abordó los efectos de la fragmentación del hábitat en el movimiento de las tortugas (Anadón et al. 2012).

Los individuos tienen los atributos: sexo, edad, su ubicación actual y pasada, y genética (genotipos con marcadores de microsátélites y haplotipos mitocondriales). Además, varios parámetros gobiernan su movimiento y presentan un atractor focal ubicado en una celda para representar el comportamiento de fidelidad al sitio.

**Entradas e inicialización.** Las entradas del modelo incluyen la población inicial, el paisaje y la parametrización del modelo. La inicialización que hemos utilizado varía entre los ejercicios de simulación que hemos desarrollado, pero en general hemos partido de situaciones plausibles en términos biológicos (i.e. densidades poblacionales, estructura poblacional y genética identificadas en las poblaciones naturales).

La parametrización del modelo se ha basado en un estudio previo sobre el movimiento de *T. graeca* (Anadón et al. 2012), y en una revisión bibliográfica (Graciá et al. 2020b). En nuestros ejercicios de simulación, la parametrización del modelo ha resultado en tasas máximas de crecimiento demográfico ( $\lambda$ ) entre 1.08 y 1.008 (i.e. asumiendo para este cálculo crecimiento determinista, sin estocasticidad demográfica).

**Escala temporal, resumen de procesos y detalles de parametrización.** Cada paso de tiempo en STEPLAND representa un día, mientras que las salidas se resumen por períodos de  $n$  años. El modelo consta de submodelos de movimiento, demografía (reproducción y mortalidad) y genética (Fig. 2).



**Figura 2.** Procesos principales implementados en el modelo basado en el individuo STEPLAND. Tomada con modificaciones de Graciá et al. (2020b).

**Figure 2.** Main processes implemented in the spatially explicit individual based model STEPLAND. Taken with modifications from Graciá et al. (2020b).

En STEPLAND cada individuo puede moverse hasta un cierto número de pasos por día, variando según la época del año. En cada paso se estiman tres pesos normalizados correspondientes a tres subprocesos de movimiento (comportamiento de fidelidad al sitio, selección de hábitat y autocorrelación; para más detalle ver [Graciá et al. 2020b](#)) para cada una de las ocho celdas vecinas. El producto de estos tres pesos da la probabilidad final de que se seleccione una celda vecina. El movimiento de los individuos, en nuestro caso tortugas, se rige por sus atributos y por las características del hábitat de las celdas actuales y vecinas según [Anadón et al. \(2012\)](#). Este estudio se basó en datos de radioseguimiento de tortugas y modelado orientado a patrón, e identificó que la intensificación de los usos del suelo tiene un fuerte impacto en los patrones de movimiento de *T. graeca*. En el estudio determinaron 5.627 parametrizaciones individuales de movimiento compatibles con los datos empíricos (diferentes entre machos y hembras de hábitats naturales y alterados; [Tabla 1](#)). Estas parametrizaciones individuales fueron implementadas en STEPLAND para simular la variabilidad y estocasticidad característica del movimiento individual.

El submodelo demográfico refleja la biología conocida de la especie. La reproducción consiste en apareamiento, almacenamiento de esperma y puesta ([Fig. 2](#)). Las hembras adultas pueden reproducirse hasta tres veces al año ([Díaz-Paniagua et al. 1996](#)). Debido a limitaciones espaciales, asumimos que el apareamiento ocurre solo si la distancia euclídea entre machos y hembras es inferior a cierta distancia (generalmente 500m, según [Graciá et al. 2020b](#)). El almacenamiento de esperma y la paternidad múltiple se modelaron como una disociación temporal entre (múltiples) eventos de apareamiento y la fecundación de huevos, que permiten la contribución de diferentes machos a las puestas, incluso durante varios años después del apareamiento. En este sentido, algunos estudios encontraron que los espermatozoides pueden ser viables en los oviductos de las tortugas hasta 3 o 4 años ([Kuchling 1999](#); [Pearse y Avise 2001](#); [Cutuli et al. 2013](#)). También dentro del submodelo demográfico, se implementó un evento de mortalidad al final de cada año simulado (parametrizado mediante estimas anuales de morta-

lidad según clase de edad). Las tasas de mortalidad anual variaron entre clases de edad, incluidos los huevos, los inmaduros, los sub-adultos, los machos adultos y las hembras adultas. En la parametrización de nuestros ejercicios de simulación, las tasas de mortalidad de cada clase de edad se tomaron de [Keller et al. \(1997\)](#); [Sanz-Aguilar et al. \(2011\)](#) y [Rodríguez-Caro et al. \(2019\)](#).

Finalmente, en el submodelo genético, el genotipo de la proge-nie se hereda de los padres (herencia materna para el haplotipo mitocondrial y herencia mendeliana para datos de microsatélites) ([Fig. 2](#)).

## ¿Qué rasgos biológicos son clave para enfrentar la fragmentación y la pérdida de hábitat?

Los impactos en el hábitat debidos a actividades humanas son especialmente perjudiciales para especies con baja capacidad de movimiento y en situaciones de escaso tamaño poblacional y/o de baja densidad, en las que es probable que surja efecto Allee ([Philip 1957](#); [Wosniack et al. 2014](#)). Sin embargo, algunas de estas especies pueden presentar rasgos biológicos que las hacen resilientes ante tales circunstancias. [Gascoigne et al. \(2009\)](#) hipotetizaron que las adaptaciones para evitar el efecto Allee por falta de encuentro de parejas podrían ser particularmente relevantes en ambientes fragmentados, identificando dos rutas evolutivas: (i) evolución de mecanismos tales como cantos, feromonas o almacenamiento de esperma por parte de las hembras, que hacen que la búsqueda de pareja a baja densidad sea más eficiente o menos necesaria; (ii) mecanismos que conducen a la agregación permanente o periódica de individuos y, por lo tanto, debilitan el efecto Allee por falta de pareja (Ej. agregaciones reproductivas). Ante impactos antrópicos en el hábitat, como la fragmentación, estos autores predijeron que las especies con el primer tipo de adaptaciones tendrán menos probabilidades de sufrir efecto Allee, ya que se encuentran preadaptadas a condiciones de baja densidad. Utilizando este marco conceptual, nos preguntamos qué rasgos vitales en las tortugas de tierra son clave para enfrentar la fragmentación y la pérdida de hábitat.

**Tabla 1.** Subconjunto como ejemplo de las 5627 parametrizaciones asignadas a los individuos para su movimiento según determinaron [Anadón et al. \(2012\)](#). En nuestro modelo, estos parámetros se asignan tanto a los individuos iniciales como a los recién nacidos a lo largo de las simulaciones, originando comportamientos individuales distintos. Véase [Graciá et al. \(2020b\)](#) para obtener más información sobre los parámetros de movimiento.

**Table 1.** Subset as example of the 5627 parameterizations assigned to individuals for their movement as determined [Anadón et al. \(2012\)](#). In our model, these parameters are both assigned to the initial individuals and to the newborns along simulations, what results in individual movement behaviours. See [Graciá et al. \(2020b\)](#) for further information regarding movement parameters.

Tipo (sexo_paisaje)	AU1	AU2	dHB	rHB	H1W	H2W	H3W	H4W	H5W
macho_natural	0.05	0.7	50	25	0.1	5	5	8	0
macho_natural	0.05	0.65	75	3	0.1	20	11	3	0
hembra_natural	0.1	0.25	50	7	0.1	11	17	10	0
hembra_natural	0.05	0.3	50	10	0.1	5	2	7	0
macho_alterado	0.7	0.85	75	3	0.1	5	8	18	0
macho_alterado	0.65	0.65	100	10	0.1	5	15	6	0
hembra_alterado	0.55	0.85	175	60	0.1	9	12	2	0
hembra_alterado	0.25	0.85	500	4	0.1	15	10	3	0

AU1: autocorrelación entre pasos consecutivos; AU2: autocorrelación entre pasos entre celdas; dHB: umbral bajo el cual no aplica el retorno al hogar; rHB: retraso (en días) para activar el retorno al hogar desde que se supera dHB; H1W: peso asignado para la selección de celdas con usos intensivos; H2W: de celdas con agricultura tradicional; H3W: de celdas con vegetación natural en llano; H4W: de celdas con vegetación natural en pendiente; H5W: de celdas representando infraestructuras no permeables.

AU1: autocorrelation between consecutive steps; AU2: autocorrelation between steps between cells; dHB: threshold below which homecoming does not apply; rHB: delay (in days) to activate homecoming since dHB is exceeded; H1W: weight assigned for the selection of cells with intensive uses; H2W: of cells with traditional agriculture; H3W: of cells with natural vegetation on plain; H4W: of cells with natural vegetation on slope; H5W: of cells representing non-permeable infrastructures.

Simulamos con STEPLAND los efectos de la fragmentación del hábitat en la viabilidad de poblaciones de *T. graeca* a 200 años, según variaciones de determinados rasgos biológicos y combinaciones de densidades, tipos de hábitat y tasas de supervivencia distintas (**Tabla 2, Fig. 1b**). En primer lugar, evaluamos la sensibilidad de dos rasgos representativos de las dos rutas evolutivas sugeridas por [Gascoigne et al. \(2009\)](#): para la primera ruta evaluamos la “eficiencia en la búsqueda de pareja” (modelada como las distancias máximas entre individuos que pueden aparearse); para la segunda ruta evaluamos la “filopatría” (entendida como variaciones en la tendencia a mantener áreas de distribución alrededor de los lugares de nacimiento para evitar la dispersión excesiva de los individuos) ([Graciá et al. 2020b](#)). También para la primera ruta, por ser un rasgo singular y probablemente relevante en términos ecológicos, estudiamos la contribución en la viabilidad poblacional de *T. graeca* de diferentes durabilidades del esperma almacenado por hembras ([Jiménez-Franco et al. 2020](#)).

En general, encontramos que las alteraciones del hábitat fragmentaron y redujeron la viabilidad de las poblaciones de *T. graeca*, siendo ésta una especie particularmente sensible a las variaciones en supervivencia adulta. Las tasas de extinción estuvieron muy relacionadas con cambios en la distancia máxima a las que las tortugas pueden encontrar pareja y con las variaciones en la durabilidad del esperma (**Figs. 3a y 3b**) ([Graciá et al. 2020b](#); [Jiménez-Franco et al. 2020](#)). Por el contrario, la filopatría no impidió las extinciones

causadas por la alteración del hábitat ([Graciá et al. 2020b](#)). Nuestros resultados confirman las expectativas de [Gascoigne et al. \(2009\)](#), siendo los rasgos típicos de la primera ruta evolutiva especialmente relevantes en un contexto de cambio global y destacan la relevancia de la estructura de paisaje, que permita la conectividad funcional de la especie.

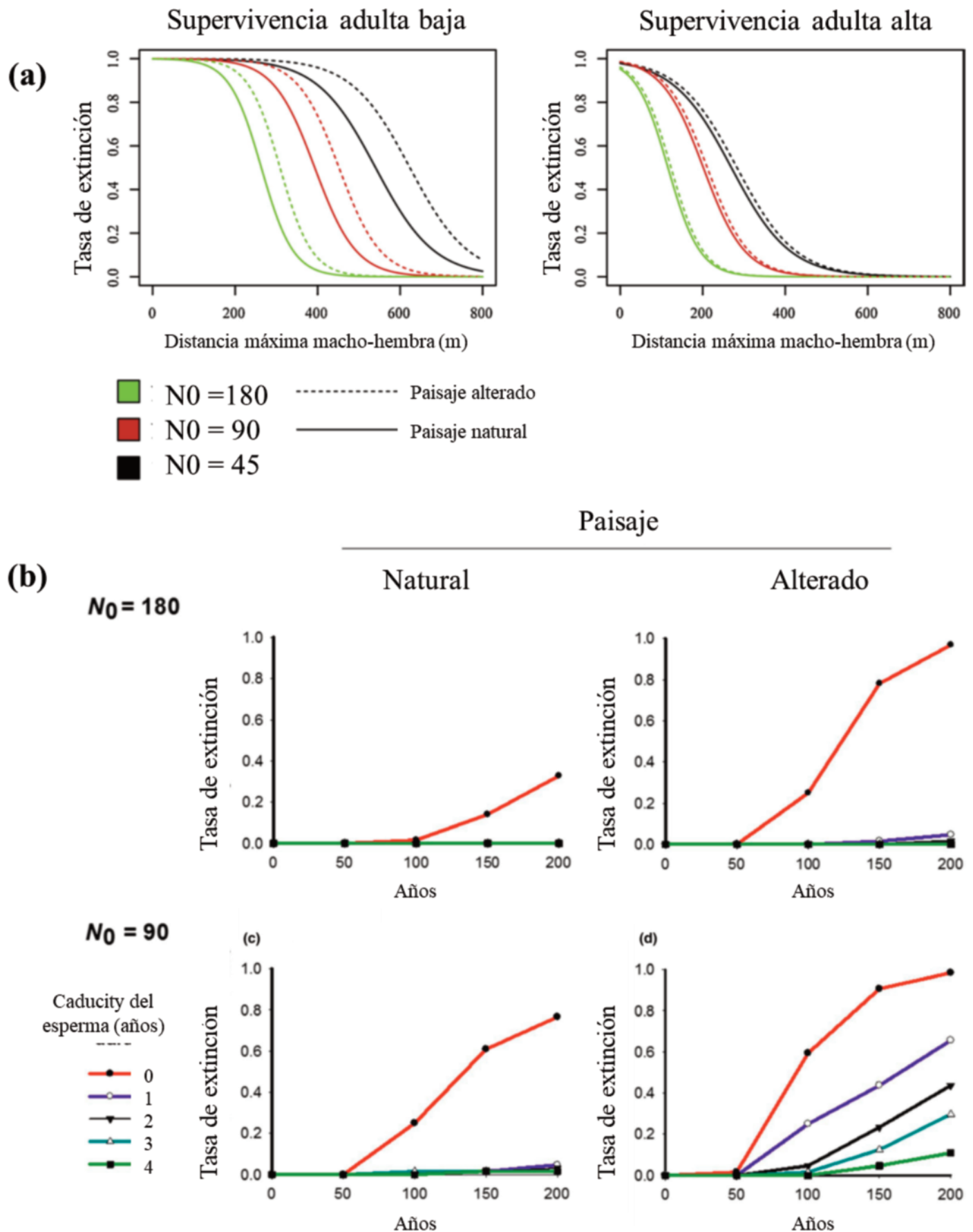
## ¿Qué efectos poblacionales tienen el abandono rural y la intensificación del paisaje?

Los cambios de uso del suelo no siguen una sola trayectoria, variando en función de la historia del paisaje, las condiciones socioeconómicas y el contexto ecológico ([Foley et al. 2005](#)). Por una parte, en paisajes rurales se abandonan las prácticas agrícolas tradicionales (en adelante abandono rural), lo que conduce a una teórica recuperación de los hábitats naturales y a una restauración de las funciones ecológicas ([Moreira y Russo 2007](#); [Queiroz et al. 2014](#); [Vadell et al. 2016](#)). Por otra parte, los procesos de antropización incluyen deforestación, intensificación agrícola, desarrollo de infraestructuras lineales, desarrollos turísticos e industriales y áreas urbanas ([Tzanopoulos y Vogiatzakis 2011](#); [Laurance et al. 2014](#); [Martínez-Fernández et al. 2015](#)). En términos globales, desde 1992 la antropización ha protagonizado el 41% de la modificación de los usos del suelo, mientras que el abandono rural ha supuesto el 13% ([Haščič y Mackie 2018](#)). Podríamos decir que la

**Tabla 2.** Características de los ejercicios de simulación aquí descritos para *Testudo graeca* con el modelo basado en el individuo STEPLAND.

**Table 2.** Characteristics of the simulation exercises here described for *Testudo graeca* with the individual-based model STEPLAND.

Estudio	Paisajes	T simulado	Réplicas	Variación de parámetros	Nº (indiv.)	Patrones emergentes	Referencia
Identificación de rasgos vitales clave de <i>T. graeca</i> en contextos de fragmentación de poblaciones	Estáticos. Natural/Alterado. De 3x3 Km	200 años	64	Distancia euclídea máxima para el encuentro entre machos y hembras (100/300/500/700m)	45/90/180	Tasas de extinción poblacional	<a href="#">Graciá et al. 2020b</a>
				Tasa de supervivencia adulta (0.95/0.98)			
				Patrón de movimiento: fidelidad al sitio (Sí/No)			
				Caducidad del esperma almacenado (0/1/2/3/4 años).	90/180	Tasas reproductivas. Tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ). Tasas de extinción	<a href="#">Jiménez-Franco et al. 2020</a>
Efectos del abandono rural y de la intensificación del paisaje en la viabilidad de poblaciones de <i>T. graeca</i>	Estáticos (control) y dinámicos (impacto). Abandonado/intensificado. De 5x5 Km.	200 años	256	-	250	Tasas reproductivas Densidad Tasas de extinción	<a href="#">Jiménez-Franco et al. 2022</a>
Contribución de los rasgos de vida en la expansión de <i>Testudo graeca</i> en el SE ibérico	Pasaje estático Natural. De 10x10 Km.	600 años	20	Patrón de movimiento parametrizado para <i>T. graeca</i> : (Sí/No) Almacenamiento de esperma; (Sí/No)	100	Tamaño poblacional Área ocupada Densidad poblacional Tasas de extinción Patrones genéticos (aislamiento por distancia, gradientes de diversidad genética, grupos genéticos)	Datos pendientes de publicar



**Figura 3.** Tasas de extinción en paisajes naturales y alterados función de variaciones de rasgos de vida y parámetros poblacionales en STEPLAND: (a) según variaciones en la distancia euclídea máxima entre machos y hembras a las que ocurre el encuentro para la cópula. (b) según variaciones en la caducidad del esperma almacenado por hembras. Tomada con modificaciones de Graciá et al. (2020b); y Jiménez-Franco et al. (2020).

**Figure 3.** Extinction rates in natural and altered landscapes as a consequence of variations in biological traits and population parameters in STEPLAND: (a) according to variations in the Euclidian distance between males and females at which mating occurs. (b) according to variations in the caducity of sperm stored by females. Taken with modifications from Graciá et al. (2020b); and Jiménez-Franco et al. (2020).



antropización y el abandono rural son situaciones antagónicas, pero ambas son frecuentes y se dan, incluso de manera adyacente, en el mosaico de usos de suelo característico de la cuenca mediterránea (Tzanopoulos y Vogiatzakis 2011). Los cambios en los patrones de movimiento de las especies animales frente a tales cambios de uso del suelo son idiosincráticos. En general, necesitan adaptar su movimiento a la disponibilidad de recursos y a la nueva estructura del paisaje (Lange et al. 2013). Pero algunas especies (o individuos) son incapaces o reacios a cruzar los límites de parches y se desconectan (Kuefler et al. 2010; Soanes et al. 2013; Lister et al. 2015); mientras que otras presentan mayor movimiento como consecuencia de la búsqueda de recursos a través de parches distantes (Saunders 1980; Andreassen e Ims 1998). Surge, por tanto, la cuestión de qué reflejo tendrán estas alteraciones de los patrones de movimiento en las dinámicas poblacionales.

En esta ocasión, utilizamos STEPLAND para evaluar el impacto del abandono rural y la antropización en la dinámica poblacional de *T. graeca* como especie de vida larga asociada a paisajes Mediterráneos (Jiménez-Franco et al. 2022). Específicamente, cuantificamos: (i) el efecto de los cambios en los patrones de movimiento en la dinámica demográfica de la población, y si se generan deudas de extinción (incremento de las tasas de extinción a largo plazo); (ii) el tiempo de retardo, definido como el tiempo que transcurre entre la modificación del hábitat y la afección de los diferentes rasgos demográficos (tasas reproductivas, densidad poblacional y viabilidad poblacional). Simulamos a 200 años “escenarios de impacto” (con cambios históricos en el paisaje: antropización o abandono rural) y “escenarios control” (sin cambios de uso del suelo) (Tabla 2, Fig. 1c).

Encontramos que la antropización tuvo efectos negativos sobre las tasas reproductivas, la densidad poblacional y la viabilidad poblacional, con tiempos de retardo de 20, 30 y 130 años, respectivamente; incrementándose la probabilidad de extinción de poblaciones a 200 años en un 22%. Por su parte, el abandono rural no tuvo efectos relevantes en los rasgos demográficos estudiados, ni causó un incremento significativo de las extinciones poblacionales (Fig. 4) (Jiménez-Franco et al. 2022). Estos resultados muestran la necesidad de gestionar los paisajes de manera proactiva para mitigar los impactos de los cambios de uso del suelo y promover la conectividad del paisaje, teniendo en cuenta que algunas especies de vida larga como *T. graeca* pueden mostrar tiempos de retardo en las afecciones y soportar deudas de extinción.

## ¿Qué rasgos biológicos soportan las expansiones espaciales y qué patrones genéticos originan?

Para mitigar los efectos del cambio climático, se requiere de estudios integrales que pronostiquen correctamente la vulnerabilidad de las especies. Debido a que las variables climáticas determinan en gran medida la distribución geográfica de las especies, la vulnerabilidad al cambio climático generalmente se evalúa pronosticando cambios en la distribución a través de enfoques de modelos de nichos ecológicos (Ej. Araújo et al. 2006). Sin embargo, este enfoque solo considera la “exposición” (la medida en que cambiará el entorno de la especie), mientras que la “sensibilidad de la especie” (tolerancia al cambio) y las posibles “respuestas adaptativas” (dispersión o cambios evolutivos) no se tienen en cuenta (Foden et al. 2013). Algunas características biológicas, como la capacidad de movimiento y la diversidad genética, han demostrado ser propiedades relevantes para rescatar poblaciones en escenarios de cambio climático (Carlson et al. 2014). Sin embargo, pocos estudios las consideran explícitamente (Holloway et al. 2016). Por ejemplo, mientras que una alta capacidad de movimiento es ventajosa cuando se trata de rastrear condiciones ambientales favorables (Nathan et al. 2008), en organismos con reproducción sexual puede producir bajas densidades de población y el colapso de la población debido a efecto Allee por falta de parejas (Kramer et al. 2018). Algunas especies evitan esto asegurando la reproducción incluso en condiciones de baja densidad, por ejemplo, mostrando áreas de

campeo superpuestas o manteniendo vínculos de pareja a largo plazo (Gascoigne et al. 2009). Por otra parte, la consanguinidad causada por una contribución excesiva de unos pocos padres al acervo genético de generaciones sucesivas puede resultar en pérdidas del potencial evolutivo (Herlihy y Eckert 2002). Por lo tanto, estudiar el papel y los compromisos (demográficos y genéticos) de los rasgos biológicos que soportan los cambios de distribución supone una importante tarea para evaluar la vulnerabilidad de las especies ante escenarios de cambio global (Razgour et al. 2019).

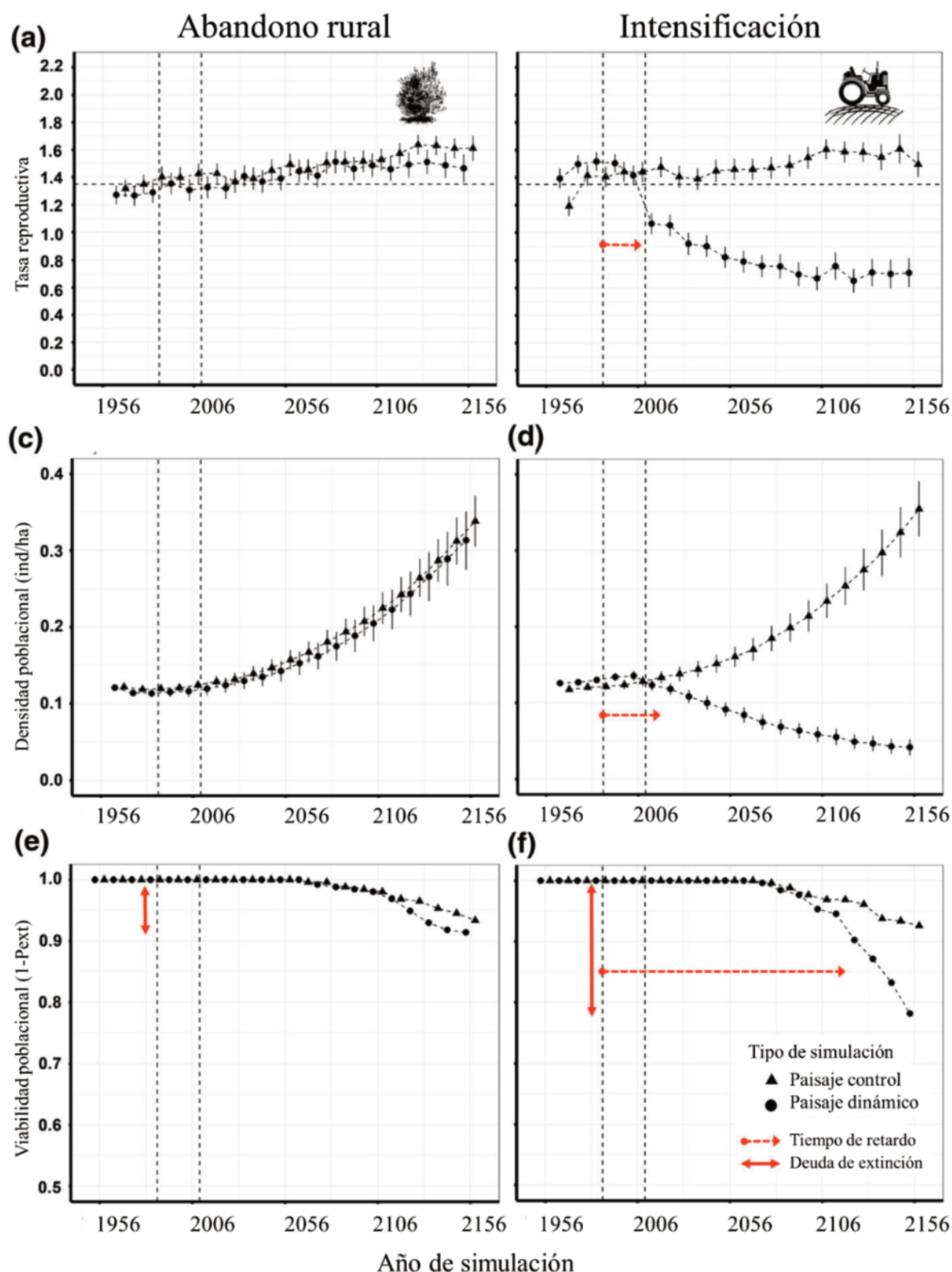
En esta línea, actualmente en desarrollo, pretendemos integrar datos de campo con experimentos de simulación para explorar con STEPLAND la contribución de los patrones de movimiento y del almacenamiento de esperma en la expansión de *T. graeca* en el SE Ibérico (Anadón et al. 2012; Graciá et al. 2020b; Jiménez-Franco et al. 2020). El uso de datos moleculares nos permitió datar la llegada de la especie desde el norte de África hace unos 20 000 años (Graciá et al. 2013a, 2013b), pero por limitaciones computacionales hemos simulado únicamente los primeros 600 años de expansión (Tabla 2, Fig. 1d). Concretamente, desarrollamos simulaciones que (i) integraron el movimiento parametrizado anteriormente utilizado para estas tortugas (Anadón et al. 2012; Graciá et al. 2020b), frente a otras en las que se implementaron movimientos azarosos; (ii) incluyeron o no el almacenamiento de esperma. En estos momentos estamos analizando los resultados de 20 réplicas. Pretendemos evaluar el tamaño poblacional, la distribución y los patrones de diversidad genética de las poblaciones simuladas (diversidad haplotípica, heterocigosidad esperada y diferenciación genética entre pares de poblaciones, utilizando marcadores microsatélite y haplotipos de ADN mitocondrial), y los comparamos con los patrones genéticos de la población real.

Encontramos que el 100% de simulaciones con movimiento azaroso se extinguieron antes de los 200 años (todas abarcaron grandes superficies en densidades bajas). Estos resultados sugieren que una dispersión excesiva de individuos dificulta su reproducción e impide la viabilidad de la población, siendo la fidelidad al sitio un rasgo vital clave para mantener poblaciones compactas en procesos de expansión. Por su parte, el almacenamiento de esperma evitó la extinción del 15% de las simulaciones; por lo que este rasgo apoya, aunque no garantiza, la viabilidad demográfica de la expansión. Además, hemos encontrado en la mayoría de las simulaciones gradientes de diversidad genética desde el origen de la expansión, patrones significativos de aislamiento por distancia y haplotipos de ADN mitocondrial fijados en el espacio (Fig. 5). Estos patrones concuerdan con los encontrados en la población real y se ajustan a la teoría de *surfing* genético (Edmonds et al. 2004; Klopstein et al. 2006), confirmando a *T. graeca* como uno de los primeros ejemplos empíricos en vertebrados (Graciá et al. 2013b).

## Conclusiones

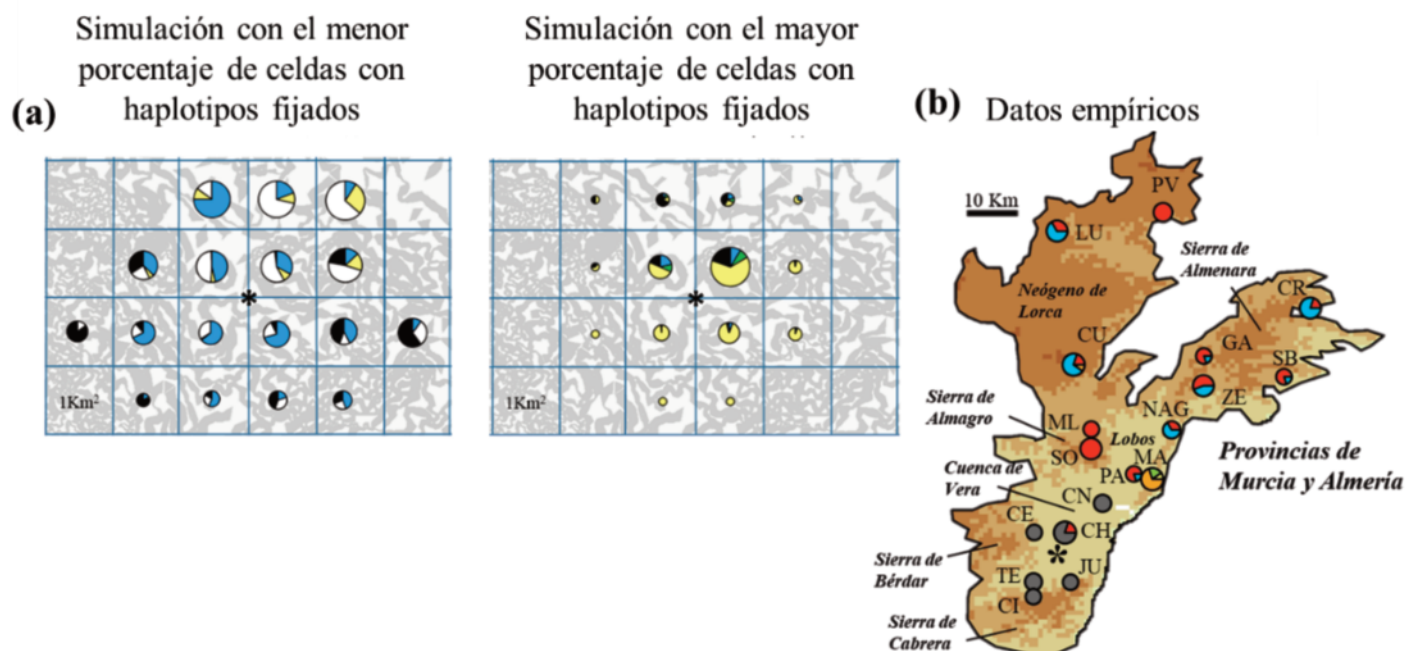
Nuestra línea de investigación con STEPLAND ejemplifica que los datos de movimiento son claves para modelar y pronosticar los efectos del cambio global. La integración de procesos demográficos, de cambios de hábitat y genéticos con datos de movimiento nos ha permitido analizar la relevancia de mecanismos concretos (rasgos vitales) y sus compromisos; así como de proyectar a futuro los efectos de la pérdida y la fragmentación del hábitat y los patrones genéticos resultantes de los cambios de distribución. Nuestros resultados destacan la relevancia de la conectividad a escala de paisaje fina y regional (Graciá et al. 2020b; Jiménez-Franco et al. 2020, 2022). La proyección a futuro de las circunstancias actuales nos ha permitido, además, detectar retardos en los efectos que tienen las perturbaciones del hábitat sobre los parámetros demográficos y deudas de extinción. Esto sugiere que poblaciones actuales de organismos similares a *T. graeca* (poca capacidad de movimiento, vida larga) y en situaciones similares, podrían estar condenadas a la extinción pese a que no manifiesten aún señales en este sentido. Este aspecto debe considerarse de cara a la gestión y la conservación de especies amenazadas.





**Figura 4.** Efectos sobre descriptores poblacionales en circunstancias de abandono rural y de intensificación del hábitat: (a) tasas reproductivas, estimada el número medio de descendientes por hembra reproductiva; (b) densidad poblacional; y (c) la viabilidad poblacional, calculada restando a 1 la probabilidad de extinción. La deuda de extinción para un escenario dado se calculó como la diferencia en la viabilidad poblacional entre los paisajes controles y dinámicos al final del periodo de simulación. El tiempo de retardo para las tasas reproductivas y la densidad poblacional se cuantificó considerando el inicio de las modificaciones del hábitat (en 1987) hasta el periodo en que los intervalos de confianza de los escenarios de control/impacto no se superpusieron. El tiempo de retardo para la viabilidad poblacional se cuantificó considerando una diferencia en los valores de los escenarios de control/dinámico igual o superior a 0.05. Tomada con modificaciones de Jiménez-Franco et al. (2022).

**Figure 4.** Effects on population characteristics under rural abandonment and habitat intensification: (a) reproductive rates, estimated as the mean number of offspring per reproductive female; (b) population density; and (c) population viability, calculated by subtracting the probability of extinction from 1. The extinction debt for a given scenario was calculated as the difference between the population viability between control and dynamic landscapes at the end of the simulation period. The time-lag for reproductive rates and population density was quantified by considering the initial period of the land use change (in 1987) until the period when the confidence intervals of the control/dynamic scenarios did not overlap. Time-lag for population viability was quantified by considering a difference in the control/impact scenarios values equal or higher than 0.05. Taken with modifications from Jiménez-Franco et al. (2022).



**Figura 5.** Distribución espacial de haplotipos (ADN mitocondrial) (a) tras la simulación de los primeros 600 años de expansión de *Testudo graeca* en el SE Ibérico con STEPLAND; (b) según datos empíricos obtenidos del muestreo de la población real. Los asteriscos indican el origen de la expansión ("probable" en el caso de datos empíricos). Se entiende que las celdas presentan haplotipos fijados cuando contienen un solo haplotipo. Tanto los datos empíricos como simulados de ADN mitocondrial muestran localidades con haplotipos fijados y estructura espacial coherente. Tomada con modificaciones de Graciá et al. (2013a, 2021).

**Figure 5.** Spatial distribution of haplotypes (mitochondrial DNA) (a) after simulation of the first 600 years of the expansion of *Testudo graeca* in the Iberian southeast with STEPLAND; (b) according to empirical data obtained from the sampling of the real population. Asterisks indicate the origin of the expansion ("probable" in case of empirical data). Cells have fixed haplotypes when they contain only one haplotype. Both empirical and simulated mtDNA data show localities with fixed haplotypes and coherent spatial structure. Taken with modifications from Graciá et al. (2013a, 2021).

Esperamos que STEPLAND pueda ser utilizado en otros sistemas de estudio similares a *T. graeca*. *A priori* pensamos que podría ser fácilmente adaptado para la simulación de poblaciones de especies terrestres marchadoras y con poca capacidad de desplazamiento. El desafío en dicha adaptación radica principalmente en el submodelo de movimiento, que debería ser parametrizado a partir de datos de movimiento individual, tras ejercicios de modelado orientado a patrón.

Por otra parte, conviene apuntar que los modelos basados en el individuo como STEPLAND implican limitaciones computacionales por el alto grado de detalle con el que operan. Para proyectar los resultados a mayores escalas espaciotemporales, una interesante aproximación consiste en nutrir modelos computacionales menos detallados (Ej. modelos de celdas) con los resultados obtenidos de los modelos basados en el individuo ("upscaling"; Cipriotti et al. 2016). Pese a que es información costosa de obtener en términos económicos y sobre todo de esfuerzo, es fundamental partir de información biológica detallada en la parametrización y/o validación de los modelos utilizados en ecología. En este sentido y por el alto grado de detalle que brindan, el valor científico de los datos de movimiento obtenidos mediante telemetría es incuestionable.

## Agradecimientos

Esta línea de investigación se ha sufragado con las ayudas PID2019-105682RA-I00, financiada por MCIN/AEI/10.13039/501100011033; y por CGL2015-64144, con financiación de MINECO/FEDER (UE). También contamos con financiación de Generalitat Valenciana, a través del proyecto AICO/2021/145. El contrato de R.C.R.C. se sufraga con una ayuda del programa María Zambrano (ZAMBRANO 21-26), con fondos European Union-Next Generation (EU). A.S.A. y J.D.A. cuentan con ayudas Ramón y Cajal del Ministerio de Ciencia (RYC-2017-22796 y RYC-2017-22783, respectivamente). M.V.J.F. tiene un contrato Juan de la Cierva Incor-

poración (IJC2019-039145-I) de este mismo organismo y ella y A.S.A. cuentan con financiación a Grupos Emergentes (CIGE/2021/157) de Generalitat Valenciana. Queremos agradecer además a aquellos que nos ayudaron en desarrollo del trabajo de campo (principalmente Irene Pérez, Alicia Montesinos, Miguel Ángel Richarte, Raúl Sempere y Sara Bordonado), a los propietarios que nos permitieron el acceso a sus fincas y a los gobiernos autónomos de la Región de Murcia y la Junta de Andalucía por su apoyo.

## Contribución de los autores

Administración del proyecto: E.G. Adquisición de fondos: E.G. A.G. F.B. Diseño y conceptualización: E.G., R.C.R.C., M.V.J.F., F.B., J.D.A., T.W., A.G. Software (desarrollo de STEPLAND): E.G., A.L.G.G. Trabajo de campo, cartográfico y de revisión bibliográfica para la parametrización de STEPLAND: E.G., R.C.R.C., M.V.J.F., A.S.A., F.B., A.G. Análisis de datos, redacción y revisión de manuscritos científicos previos: todos los autores. Redacción de la primera versión de este manuscrito: E.G. Revisión de este manuscrito: todos los autores.

## Referencias

- Anadón, J.D., Wiegand, T., Giménez, A. 2012. Individual-based movement models reveals sex-biased effects of landscape fragmentation on animal movement. *Ecosphere* 3(7): 1-32.
- Andreassen, H.P., Ims, R.A. 1998. The effects of experimental habitat destruction and patch isolation on space use and fitness parameters in female root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology* 67(6): 941-952.
- Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of biogeography* 33(10): 1712-1728.

- Baker, M.B., Rao, S. 2004. Incremental costs and benefits shape natal dispersal: theory and example with *Hemilepistus reaumuri*. *Ecology* 85(4): 1039-1051.
- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., et al. 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486(7401): 52-58.
- Bélíchon, S., Clobert, J., Massot, M. 1996. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecologia*, 17(6): 503-517.
- Börger, L., Dalziel, B.D., Fryxell, J.M., 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11(6): 637-650.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Rylands, A.B., Konstant, W.R., et al., 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16 (4): 909-923.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R.A., Boyce, M.S. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1550): 2157-2162.
- Carlson, S.M., Cunningham, C.J., Westley, P.A. 2014. Evolutionary rescue in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution* 29(9): 521-530.
- Cipriotti, P.A., Wiegand, T., Pütz, S., Bartoloni, N.J., Páuelo, J.M. 2016. Nonparametric upscaling of stochastic simulation models using transition matrices. *Methods in Ecology and Evolution* 7(3): 313-322.
- Cutuli, G., Cannicci, S., Vannini, M., Frattini, S. 2013. Influence of mating order on courtship displays and stored sperm utilization in Hermann's tortoises (*Testudo hermanni hermanni*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67(2): 273-281.
- DeAngelis, D.L., Diaz, S.G. 2019. Decision-making in agent-based modeling: A current review and future prospectus. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6, 237.
- Díaz-Paniagua, C., Keller, C., Andreu, A.C. 1996. Clutch frequency, egg and clutch characteristics, and nesting activity of spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*, in southwestern Spain. *Canadian Journal of Zoology* 74(3): 560-564.
- Díaz-Paniagua, C., Keller, C., Andreu, A.C. 2001. Long-term demographic fluctuations of the spur-thighed tortoise *Testudo graeca* in SW Spain. *Ecography* 24(6): 707-721.
- Edmonds, C.A., Lillie, A.S., Cavalli-Sforza, L.L. 2004. Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(4): 975-979.
- Escoriza, D., Díaz-Paniagua, C., Andreu, A., Ben Hassine, J. 2022. *Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Western Subspecies Clade: *Testudo g. graeca*, *T. g. cyrenaica*, *T. g. marokkensis*, *T. g. nabeulensis*, *T. g. whitei*) – Mediterranean Spur-thighed Tortoise, Moorish Tortoise, Libyan Tortoise, Moroccan Tortoise, Tunisian Tortoise, Souss Valley Tortoise. En: Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Stanford, C.B., Goode, E.V., Buhlmann, K.A., Mittermeier, R.A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs* 5(16):117.1-18.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional ecology* 21(6): 1003-1015.
- Foden, W.B., Butchart, S.H., Stuart, S.N., Vié, J.C., Akçakaya, H.R., Angulo, A., et al. 2013. Identifying the world's most climate change vulnerable species: a systematic trait-based assessment of all birds, amphibians and corals. *PloS one* 8(6): e65427.
- Foden, W.B., Young, B.E., Akçakaya, H.R., Garcia, R.A., Hoffmann, A.A., Stein, B.A., et al. 2019. Climate change vulnerability assessment of species. *Wiley interdisciplinary reviews: climate change* 10(1): e551.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309(5734): 570-574.
- Gascoigne, J., Berec, L., Gregory, S., Courchamp, F. 2009. Dangerously few liaisons: a review of mate-finding Allee effects. *Population Ecology* 51(3): 355-372.
- Getz, W.M., Saltz, D. 2008. A framework for generating and analyzing movement paths on ecological landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49): 19066-19071.
- Graciá, E., Giménez, A., Anadón, J.D., Harris, D.J., Fritz, U., Botella, F. 2013a. The uncertainty of Late Pleistocene range expansions in the western Mediterranean: a case study of the colonization of south-eastern Spain by the spur-thighed tortoise, *Testudo graeca*. *Journal of Biogeography* 40(2): 323-334.
- Graciá, E., Botella, F., Anadón, J.D., Edelaar, P., Harris, D.J., Giménez, A. 2013b. Surfing in tortoises? Empirical signs of genetic structuring owing to range expansion. *Biology Letters* 9(3): 20121091.
- Graciá, E., Vargas-Ramírez, M., Delfino, M., Anadón, J.D., Giménez, A., Fahd, S., Corti, C., et al. 2017. Expansion after expansion: dissecting the phylogeography of the widely distributed spur-thighed tortoise, *Testudo graeca* (Testudines: Testudinidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 121(3), 641-654.
- Graciá, E., Rodríguez-Caro, R.C., Sanz-Aguilar, A., Anadón, J.D., Botella, F., García-García, A.L., Wiegand, T., Giménez, A. 2020a. STEPLAND: Assessment of the key evolutionary traits that prevent extinctions in human-altered habitats using a spatially explicit individual-based model. *FigShare Repository*. Software. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.9810692.v3>.
- Graciá, E., Rodríguez-Caro, R.C., Sanz-Aguilar, A., Anadón, J.D., Botella, F., García-García, A.L., Wiegand, T., Giménez, A. 2020b. Assessment of the key evolutionary traits that prevent extinctions in human-altered habitats using a spatially explicit individual-based model. *Ecological Modelling* 415, 108823.
- Graciá, E., Rodríguez-Caro, R.C., Ferrández, M., Martínez-Silvestre, A., Pérez-Ibarra, I., Amahjour, R., Aranda, C., et al. 2020c. From troubles to solutions: conservation of Mediterranean tortoises under global change. *Basic & Applied Herpetology* 34: 5-16.
- Graciá, E., Rodríguez-Caro, R.C., Jiménez-Franco, M.V., Sanz-Aguilar, A., Botella, F., Anadón, J.D., Piqueras, J., García-García, A.L., et al. 2021. From individuals' movement to range shifts: integration of movement data in individual-based models to assess global change effects on populations. XV Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre. Plasencia.
- Haščič, I., Mackie, A. 2018. Land Cover Change and Conversions: Methodology and Results for OECD and G20 Countries. OECD Green Growth Papers, No. 2018/04, OECD Publishing, Paris.
- Herlihy, C.R., Eckert, C.G. 2002. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature* 416(6878): 320-323.
- Holloway, P., Miller, J.A., Gillings, S. 2016. Incorporating movement in species distribution models: how do simulations of dispersal affect the accuracy and uncertainty of projections?. *International Journal of Geographical Information Science*, 30(10), 2050-2074.
- Hooten, M.B., King, R., Langrock, R. 2017. Guest editor's introduction to the special issue on "animal movement modeling". *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 22(3), 224-231.
- Jiménez-Franco, M.V., Giménez, A., Rodríguez-Caro, R.C., Sanz-Aguilar, A., Botella, F., Anadón, J.D., et al. 2020. Sperm storage reduces the strength of the mate-finding Allee effect. *Ecology and Evolution* 10(4): 1938-1948.
- Jiménez-Franco, M. V., Graciá, E., Rodríguez-Caro, R. C., Anadón, J. D., Wiegand, T., Botella, F., et al. 2022. Problems seeded in the past: lagged effects of historical land-use changes can cause an extinction debt in long-lived species due to movement limitation. *Landscape Ecology* 37(5): 1331-1346.
- Kareiva, P.M., Shigesada, N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56(2): 234-238.
- Keller, C., Díaz-Paniagua, C., Andreu, A.C. 1997. Post-emergent field activity and growth rates of hatchling spur-thighed tortoises, *Testudo graeca*. *Canadian Journal of zoology* 75(7): 1089-1098.
- Klopfstein, S., Currat, M., Excoffier, L. 2006. The fate of mutations surfing on the wave of a range expansion. *Molecular biology and evolution*, 23(3), 482-490.
- Kramer, A.M., Berec, L., Drake, J.M. 2018. Allee effects in ecology and evolution. *Journal of Animal Ecology*, 87(1), 7-10.
- Kramer-Schadt, S., Revilla, E., Wiegand, T., Breitenmoser, U.R.S. 2004. Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of *Eurasian lynx*. *Journal of Applied Ecology* 41(4): 711-723.



- Kuchling, G. 1999. Gonadal cycles and gamete production. En: Kuchling, G. (Ed.), *The Reproductive Biology of the Chelonia*, pp. 31-67. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kuefler, D., Hudgens, B., Haddad, N.M., Morris, W.F., Thurgate, N. 2010. The conflicting role of matrix habitats as conduits and barriers for dispersal. *Ecology*, 91(4), 944-950.
- Lange, R., Gruber, B., Henle, K., Sarre, S.D., Hoehn, M. 2013. Mating system and intrapatch mobility delay inbreeding in fragmented populations of a gecko. *Behavioral Ecology* 24(5): 1260-1270.
- Laurance, W.F., Clements, G.R., Sloan, S., O'connell, C.S., Mueller, N.D., Goosem, M., et al. 2014. A global strategy for road building. *Nature* 513(7517): 229-232.
- Lister, N.M., Brocki, M., Ament, R. 2015. Integrated adaptive design for wildlife movement under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13(9): 493-502.
- 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.
- McCarty, J. 2002. Ecosystems in Danger. *Global Climate Change*, 59.
- Monzón, J., Moyer-Horner, L., Palamar, M.B. 2011. Climate change and species range dynamics in protected areas. *Bioscience*, 61(10), 752-761.
- Moorcroft, P.R., Barnett, A. 2008. Mechanistic home range models and resource selection analysis: a reconciliation and unification. *Ecology* 89, 1112-1119. <https://doi.org/10.1890/06-1985.1>
- Morales, J.M., Moorcroft, P.R., Matthiopoulos, J., Frail, J.L., Kie, J.G., Powell, R.A., Merrill, E.H., et al. 2010. Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2289-2301.
- Moreira, F., Russo, D. 2007. Modelling the impact of agricultural abandonment and wildfires on vertebrate diversity in Mediterranean Europe. *Landscape ecology* 22(10): 1461-1476.
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., et al. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49): 19052-19059.
- Niebuhr, B., Wosniack, M.E., Santos, M.C., Raposo, E.P., Viswanathan, G.M., Da Luz, M.G. 2015. Survival in patchy landscapes: the interplay between dispersal, habitat loss and fragmentation. *Scientific reports* 5(1): 1-10.
- Parmesan, C., Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *nature*, 421(6918), 37-42.
- Patterson, T.A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O., Matthiopoulos, J. 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution* 23(2): 87-94.
- Payo-Payo, A., Genovart, M., Sanz-Aguilar, A., Greño, J.L., García-Tarrasón, M., Bertolero, A., et al. 2017. Colonisation in social species: the importance of breeding experience for dispersal in overcoming information barriers. *Scientific Reports* 7(1): 1-7.
- Pearse, D.E., Avise, J.C. 2001. Turtle mating systems: behavior, sperm storage, and genetic paternity. *Journal of Heredity* 92(2): 206-211.
- Philip, J.R. 1957. Sociality and sparse populations. *Ecology* 38, 107-111.
- Queiroz, C., Beilin, R., Folke, C., Lindborg, R. 2014. Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12(5): 288-296.
- Razgour, O., Forester, B., Taggart, J.B., Bekaert, M., Juste, J., Ibáñez, C., et al. 2019. Considering adaptive genetic variation in climate change vulnerability assessment reduces species range loss projections. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(21): 10418-10423.
- Revilla, E., Wiegand, T., Palomares, F., Ferreras, P., Delibes, M. 2004. Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. *The American Naturalist* 164(5), E130-E153.
- Rodríguez-Caro, R.C., Graciá, E., Anadón, J.D., Giménez, A. 2013. Maintained effects of fire on individual growth and survival rates in a spurnthighed tortoise population. *European Journal of Wildlife Research* 59(6): 911-913.
- Rodríguez-Caro, R.C., Oedekoven, C.S., Graciá, E., Anadón, J.D., Buckland, S.T., Esteve-Selma, M.A., et al. 2017. Low tortoise abundances in pine forest plantations in forest-shrubland transition areas. *PLoS one* 12(3), e0173485
- Rodríguez-Caro, R.C., Wiegand, T., White, E.R., Sanz-Aguilar, A., Giménez, A., Graciá, E., et al. 2019. A low cost approach to estimate demographic rates using inverse modeling. *Biological Conservation* 237: 358-365.
- Rodríguez-Caro, R.C., Capdevila, P., Graciá, E., Barbosa, J.M., Giménez, A., Salguero-Gómez, R. 2021. The limits of demographic buffering in coping with environmental variation. *Oikos* 130(8): 1346-1358.
- Roques, S., Díaz-Paniagua, C., Andreu, A.C. 2004. Microsatellite markers reveal multiple paternity and sperm storage in the Mediterranean spurnthighed tortoise, *Testudo graeca*. *Canadian Journal of Zoology* 82(1): 153-159.
- Sanz-Aguilar, A., Anadón, J.D., Giménez, A., Ballestar, R., Graciá, E., Oro, D. 2011. Coexisting with fire: the case of the terrestrial tortoise *Testudo graeca* in mediterranean shrublands. *Biological Conservation* 144(3): 1040-1049.
- Saunders, D.A. 1980. Food and movements of the short-billed form of the white-tailed black cockatoo. *Wildlife Research* 7(2): 257-269.
- Schooley, R.L., Wiens, J.A. 2003. Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos* 102(3): 559-570.
- Smouse, P.E., Focardi, S., Moorcroft, P.R., Kie, J.G., Forester, J.D., Morales, J.M. 2010. Stochastic modelling of animal movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1550): 2201-2211.
- Soanes, K., Lobo, M.C., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Moore, J.L., Van Der Ree, R. 2013. Movement re-established but not restored: inferring the effectiveness of road-crossing mitigation for a gliding mammal by monitoring use. *Biological Conservation* 159: 434-441.
- Tischendorf, L., Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90(1): 7-19.
- Tucker, M.A., Böhning-Gaese, K., Fagan, W.F., Fryxell, J.M., Van Moorter, B., Alberts, S.C., et al. 2018. Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science* 359(6374): 466-469.
- Tzanopoulos, J., Vogiatzakis, I.N. 2011. Processes and patterns of landscape change on a small Aegean island: The case of Sifnos, Greece. *Landscape and Urban Planning* 99(1): 58-64.
- Vadell, E., de-Miguel, S., Pemán, J. 2016. Large-scale reforestation and afforestation policy in Spain: A historical review of its underlying ecological, socioeconomic and political dynamics. *Land Use Policy* 55: 37-48.
- 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(2): 309-318.
- Wosniack, M.E., Santos, M.C., Pie, M.R., Marques, M.C.M., Raposo, E.P., Viswanathan, G.M., Da Luz, M.G.E. 2014. Unveiling a mechanism for species decline in fragmented habitats: fragmentation induced reduction in encounter rates. *Journal of The Royal Society Interface* 11(91): 20130887.