



La ecología del paisaje en México: logros, desafíos y oportunidades en las ciencias biológicas

Landscape ecology in Mexico: achievements, challenges and opportunities in biological sciences

Víctor Arroyo-Rodríguez^{a,*}, Claudia E. Moreno^b y Carmen Galán-Acedo^a

^a Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro Núm. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, 58190, Morelia, Michoacán, México

^b Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5, Col. Carboneras, 42184, Pachuca, Hidalgo, México

Recibido el 15 de marzo de 2016; aceptado el 21 de junio de 2016

Disponible en Internet el 23 de noviembre de 2017

Resumen

La ecología del paisaje es una ciencia interdisciplinaria en rápido crecimiento, especialmente en México. A pesar de su relevancia teórica y aplicada, carecemos de trabajos que sinteticen su situación actual y futura en México, particularmente dentro de las ciencias biológicas. En esta revisión identificamos: a) regiones, ecosistemas generales y grupos biológicos evaluados en México; b) algunas aportaciones teórico-conceptuales y aplicadas desarrolladas por autores mexicanos; c) vacíos de conocimiento y desafíos teórico-metodológicos, y d) algunas perspectivas futuras. Encontramos 472 artículos científicos sobre el tema (1992–2016), en su mayoría realizados con plantas, mamíferos y aves en ecosistemas tropicales del sureste de México. Destacan las evaluaciones sobre los patrones y causas de cambio de uso del suelo y sus consecuencias para la biodiversidad —trabajos clave para identificar amenazas y posibles estrategias de conservación. Desafortunadamente, muchos de los modelos teóricos propuestos carecen de evidencias empíricas. Además, el sesgo geográfico y taxonómico, así como la escasez de estudios longitudinales, multiescalares y comparativos, han limitado el avance de esta disciplina. La ecología del paisaje ofrece así muchos desafíos y oportunidades de investigación que, conforme sean atendidos, permitirán desarrollar una ciencia con mayor capacidad predictiva para resolver muchos de los problemas ambientales en México y el mundo.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Palabras clave: Cambio de uso del suelo; Crisis de biodiversidad; Escala espacial; Heterogeneidad del paisaje; Fragmentación; Matriz; Modelos teóricos; Pérdida de hábitat

Abstract

Landscape ecology is a rapidly growing interdisciplinary science, especially in Mexico. Despite its theoretical and applied relevance, no study to date has summarized the current and future state of the discipline in Mexico, especially in biological sciences. In this review, we identified: (i) regions, broad ecosystems and biological groups evaluated in Mexico; (ii) some applied, theoretical and conceptual contributions developed by Mexican authors; (iii) knowledge gaps and theoretical and methodological challenges, and (iv) some future perspectives. We found 472 scientific papers on the topic (1992–2016), mostly carried out with plants, mammals and birds in tropical ecosystems of Southeastern Mexico. Particularly notable are the evaluations on the patterns and causes of land use change and its consequences for biodiversity — studies of key relevance to

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: victorarroyo-rodriguez@hotmail.com (V. Arroyo-Rodríguez).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

identify potential threats and conservation strategies. Unfortunately, there is no empirical evidence for many of the theoretical models proposed to date. Furthermore, the geographic and taxonomic bias, and the lack of long-term, multi-scale and comparative studies have limited the progress of this discipline. Landscape ecology thus offers many challenges and research opportunities which, once served, will allow developing a science with higher predictive capacity to solve many environmental problems in Mexico and the world.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Keywords: Land use change; Biodiversity crisis; Spatial scale; Landscape heterogeneity; Fragmentation; Matrix; Theoretical models; Habitat loss

Introducción

La ecología del paisaje (EP) es una ciencia interdisciplinaria y en rápido crecimiento. Aunque el término EP fue inicialmente propuesto por Carl Troll en 1939 (Troll, 2003), la ciencia del paisaje nació en las humanidades a principios del siglo XIX y fue acogida en el marco científico por Alexander von Humboldt en 1853 (Humboldt, 1853). Su contribución a las ciencias biológicas es notablemente más reciente, ya que fue a partir de los años ochenta y noventa que la EP tiene un mayor crecimiento y desarrollo dentro de la biología y la ecología (ver perspectiva histórica en Durán, Galicia, Pérez-García y Zambrano, 2002; Troll, 2003). De hecho, en 1983 se funda oficialmente la Asociación Internacional de Ecología del Paisaje (IALE), y pronto se crean las primeras revistas científicas especializadas en el tema: *Landscape and Urban Planning* en 1986 y *Landscape Ecology* en 1988. Durán et al. (2002) sugieren que esta disciplina nace del interés de entender de manera integral los patrones y procesos ecológicos del espacio que percibimos.

Aunque existen diferentes definiciones del término «paisaje» (revisado por Durán et al., 2002), desde un punto de vista ecológico puede ser definido como una porción de territorio heterogénea compuesta por un mosaico de distintos tipos de coberturas. Según la IALE, la EP es el estudio de la variación en la heterogeneidad espacial del paisaje a través de varias escalas, y se preocupa por entender las causas y consecuencias biofísicas y sociales de dicha heterogeneidad (<http://www.landscape-ecology.org/>). Las escalas se definen por la extensión y la resolución bajo las cuales se observan las variables ecológicas en el tiempo o en el espacio, aunque pueden encontrarse múltiples definiciones de «escala» considerando expresiones verbales, gráficas o matemáticas (Schneider, 2001). En los análisis multiescales las variables ecológicas se evalúan en territorios con diferente extensión, o bien en un mismo territorio con diferente resolución para incorporar la variación espacial.

El espacio es naturalmente heterogéneo, no solo en relación con los tipos y proporciones de diferentes coberturas (i.e., composición espacial), sino también en el arreglo espacial o fisonomía de cada cobertura (i.e., configuración) (Dunning, Danielson y Pulliam, 1992). Sin embargo, dado que la estructura o heterogeneidad espacial de los ecosistemas naturales está siendo rápidamente alterada por el avance de la frontera agrícola y ganadera (Hansen et al., 2013), el creciente interés por la EP está fuertemente asociado a la urgente necesidad de entender cómo cambia la heterogeneidad espacial de los ecosistemas y

cómo responden las especies y los procesos ecológicos a estos cambios ambientales contemporáneos (Turner, 1989, 2005).

Esta problemática ambiental no es trivial. El impacto humano sobre la biosfera ha sido tan marcado que podemos considerar que la Tierra ha entrado en una nueva época geológica, el Antropoceno (Crutzen y Stoermer, 2000). Esta época está caracterizada por la expansión acelerada de paisajes deforestados y fragmentados, particularmente en los trópicos (Hansen et al., 2013; Malhi, Gardner, Goldsmith, Silman y Zelazowski, 2014). México es un buen ejemplo. Estimaciones recientes sugieren que entre 2000 y 2012 se perdieron 23,862 km² de bosques en el país, i.e., cerca de 200,000 ha por año (Hansen et al., 2013). Entre 2000 y 2010, la tasa de deforestación en México (−0.5% anual) fue 5 veces superior a la tasa media de deforestación anual global (−0.1%; FAO, 2011). Esta deforestación no está ocurriendo de forma homogénea en todo el territorio mexicano, sino que está concentrada en la región tropical del sureste del país, donde se perdieron cerca de 10,000 km² de bosques tropicales entre 2001 y 2010 (Aide et al., 2013). Como consecuencia, una proporción cada vez mayor de la biodiversidad de México y del mundo está siendo «forzada» a habitar paisajes fragmentados, tanto en los remanentes de vegetación original que están inmersos en una matriz de composición variable (e.g., diferentes tipos de cultivos, pastizales para el ganado, asentamientos humanos, corredores de vegetación, árboles aislados) como en los ambientes transformados que pueden tener una estructura similar pero una composición de especies distinta (e.g., bosques secundarios). Bajo este contexto, necesitamos entender el efecto que tienen estos cambios paisajísticos sobre las especies, los procesos ecológicos y la función de los ecosistemas, ya que esta información servirá para diseñar planes de ordenamiento territorial que permitan el mantenimiento de la biodiversidad, la integridad de los ecosistemas y el bienestar humano (Cardinale et al., 2012; Haddad et al., 2015).

La EP trata de mejorar este entendimiento desde varios enfoques. De hecho, la EP es una ciencia de naturaleza interdisciplinaria que involucra el conocimiento de diferentes disciplinas (i.e., biología, botánica, zoología, geografía, sociología, economía, entre muchas otras). Los temas que trata esta disciplina incluyen, entre otros: a) la descripción y el análisis espacial de los patrones de heterogeneidad paisajística (i.e., composición y configuración espacial); b) la relación entre estos patrones espaciales y los procesos ecológicos; c) el efecto de las actividades humanas sobre los patrones de heterogeneidad espacial y sobre los procesos ecológicos, y d) el efecto de la escala sobre los patrones y los procesos. Un aspecto particularmente clave en

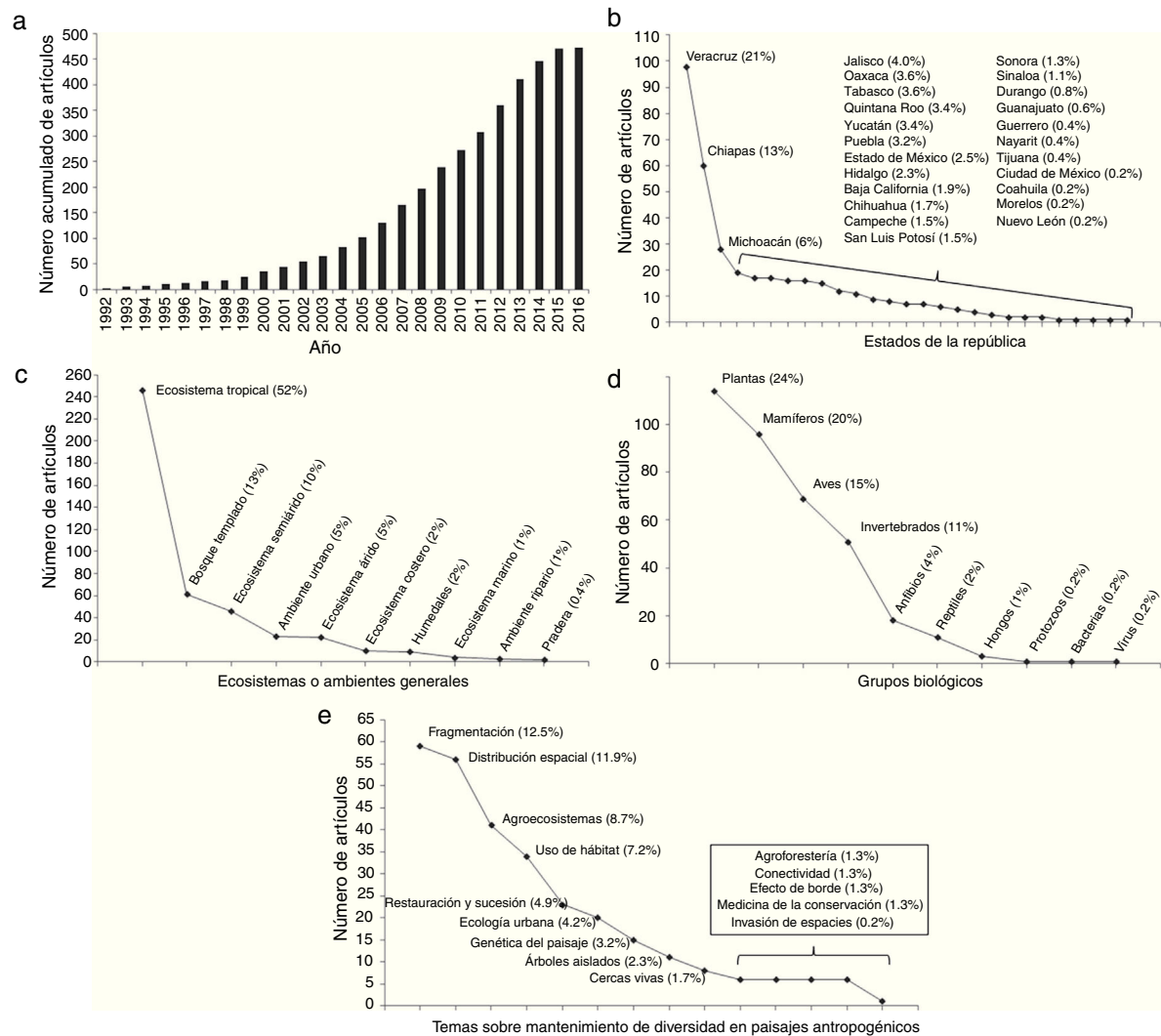


Figura 1. Estadísticas generales (valores absolutos y porcentajes, $n = 472$ publicaciones) de artículos científicos que contienen la palabra clave «paisaje» o «landscape» en el título, el resumen y/o palabras clave, y que fueron realizados en México (ver base completa en [Anexo. Material suplementario](#)). Indicamos la producción acumulada (a), así como el número de artículos por estado (b), ecosistema (o tipo de ambiente) general (c) y grupo biológico (d). Los temas tratados en los artículos ($n = 292$, 62%) que evalúan los patrones, procesos y mecanismos que contribuyen a mantener poblaciones, comunidades y ecosistemas en paisajes modificados por actividades humanas a diferentes escalas son también incluidos (e).

EP es el estudio del impacto de la heterogeneidad del paisaje sobre los procesos que determinan la abundancia y distribución de los organismos (Turner, 1989, 2005). Por tanto, al igual que otras disciplinas nuevas, como la biología de la conservación, la EP no solo contribuye a la generación de conocimiento teórico básico, sino también aplicado, ya que puede servir para informar y mejorar la efectividad de estrategias de conservación y manejo.

A pesar de la relevancia teórica y aplicada de esta disciplina y del creciente interés por la EP en México (fig. 1a), carecemos de trabajos de síntesis que nos permitan evaluar el papel que ha jugado la EP dentro de las ciencias biológicas y ecológicas en el país, los temas, regiones y organismos de estudio, así como los principales retos, nuevas tendencias y perspectivas a futuro. En este trabajo revisamos brevemente la situación actual y futura de la EP en México. En particular, identificamos: a) regiones, ecosistemas, grupos biológicos y temas evaluados en México; b) algunas aportaciones teórico-conceptuales y

aplicadas desarrolladas por autores mexicanos; c) vacíos importantes de conocimiento y desafíos teórico-metodológicos, y d) algunas perspectivas futuras de esta disciplina en el país.

La ecología del paisaje en México: algunas estadísticas generales

Realizamos una búsqueda (8 de marzo de 2016), a través de la base de datos de Web of Science, de artículos científicos que tuviesen la palabra «landscape» o «paisaje» en el título, en el resumen y/o en las palabras clave, dentro de las áreas de investigación de ciencias biológicas, ecológicas, ambientales y de conservación biológica. Considerando solo los trabajos realizados en México, encontramos 546 artículos científicos ([Anexo. Material suplementario](#)). Sin embargo, excluyendo aquellos artículos que no trataban sobre EP (i.e., considerando los temas descritos arriba), obtuvimos una base depurada de 472 artículos

sobre EP (Anexo. Material suplementario). Estos artículos fueron publicados entre 1992 y 2016, pero el 95% de estos estudios lo fueron a partir del año 2000 (fig. 1a). Los estudios fueron realizados en el Distrito Federal y en 26 estados de la república. La mayoría (n = 369 estudios, 78%) fueron realizados en un solo estado, 78 estudios (17%) incluyeron más de un estado y 25 estudios (5%) son teórico-conceptuales y/o de modelación, por lo que no se enfocan en ningún estado en particular. Veracruz (n = 98 estudios) y Chiapas (n = 60) son los estados que cuentan con un mayor número de estudios. Más de la mitad de los estudios realizados en Veracruz (n = 54) fueron realizados en la región de Los Tuxtlas. En contraste, 10 estados cuentan con entre 11 y 28 estudios, mientras que el Distrito Federal y otros 15 estados cuentan con menos de 10 estudios (fig. 1b).

Registramos estudios realizados en 10 tipos de ecosistemas (fig. 1c). La mayoría (426 estudios, 90%) se enfoca en un solo ecosistema, 32 estudios (7%) incluyen más de un ecosistema y 14 estudios (10%) no se enfocan en ningún ecosistema particular. Más de la mitad de los estudios (n = 246) fueron realizados en ecosistemas tropicales, seguido por bosques templados (n = 61), ecosistemas semiáridos (n = 46), ambientes urbanos (n = 23) y ecosistemas áridos (n = 22). El resto de ecosistemas cuentan únicamente con entre 2 y 10 estudios (fig. 1c). En relación con los grupos biológicos evaluados, la mayoría (n = 332, 70%) se enfoca en un solo grupo, 28 estudios (6%) evalúan más de un grupo y 112 estudios (24%) no se enfocan en un grupo particular (fig. 1d). Los grupos biológicos más estudiados son las plantas (n = 114 estudios), los mamíferos (n = 96) y las aves (n = 69), que en conjunto representaron el 59% de los estudios evaluados (fig. 1d).

Aportaciones teórico-conceptuales y aplicadas por autores mexicanos

Resumir las aportaciones que ha tenido la EP en México no es fácil debido a la gran cantidad de estudios y la diversidad de temas que trata cada uno de ellos. Sin embargo, es claro que, en general, esta disciplina ha generado información clave para la conservación de la biodiversidad y el manejo sustentable de los recursos. Por ejemplo, un gran número de estudios (n = 93 estudios, 20%) evalúan los patrones de cambio de uso del suelo en México (e.g., Aide et al., 2013; Bonilla-Moheno, Aide y Clark, 2012; De Jong et al., 1999; Figueroa, Sánchez-Cordero, Meave y Trejo, 2009; Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000). Estas evaluaciones han sido en gran parte posibles gracias al perfeccionamiento de herramientas de análisis de imágenes de satélite (sistemas de información geográfica) que permiten la estimación cada vez más precisa de los cambios espaciales de diferentes coberturas. Dadas las elevadas tasas de deforestación que experimenta México, estos estudios han sido cruciales para identificar las regiones del país que están siendo más deforestadas, las que están ganando cobertura vegetal (regeneración), y comprender tanto las causas de esta deforestación/regeneración como su efecto sobre la heterogeneidad (composición y configuración espacial) de los paisajes y los procesos ecosistémicos (e.g., Delgado-Balbuena et al., 2013;

Reyes-Gómez, Viramontes-Olivas, Arredondo-Moreno, Huber-Sannwald y Rangel-Rodríguez, 2015).

Con relación a las consecuencias del cambio de uso del suelo para la biodiversidad, cabe destacar el trabajo pionero del Dr. Gonzalo Halffter, quien introdujo en México la idea de estudiar los patrones de la diversidad alfa, beta y gamma en paisajes modificados por las actividades humanas (e.g., Halffter, 1998). En particular, Halffter (1998) propone evaluar la contribución de la diversidad al interior de las comunidades (alfa) y de la diferenciación entre comunidades (beta) sobre la diversidad regional (gamma). Siguiendo esta estrategia se desarrollaron estudios en México con murciélagos (Moreno y Halffter, 2001), escarabajos (Arellano y Halffter, 2003) y anfibios (Pineda y Halffter, 2004), entre otros. De hecho, a partir del año 2000 encontramos un número creciente de artículos centrados en evaluar los patrones, procesos y mecanismos que contribuyen a mantener poblaciones, comunidades y ecosistemas en paisajes modificados por actividades humanas a diferentes escalas (n = 292, 62%; fig. 1e). Dentro de estos trabajos, identificamos artículos sobre: a) el efecto de la fragmentación del hábitat sobre las comunidades ecológicas (e.g., Arroyo-Rodríguez, Pineda, Escobar y Benítez-Malvido, 2009; Carrara et al., 2015; Estrada, Coates-Estrada y Meritt, 1993; Rös, Escobar y Halffter, 2011); b) el papel de los agroecosistemas (i.e., principalmente plantaciones de café) para el mantenimiento de la biodiversidad (e.g., De la Mora, García-Ballinas y Philpott, 2015; Leyequien, de Boer y Toledo, 2010; Pineda, Moreno, Escobar y Halffter, 2005; Saldaña-Vázquez, Castro-Luna, Sandoval-Ruiz, Hernández-Montero y Stoner, 2013); c) el uso y la calidad del hábitat de varias especies de animales (e.g., Arroyo-Rodríguez, Mandujano, Benítez-Malvido y Cuende-Fantón, 2007; Pozo-Montuy, Serio-Silva, Bonilla-Sánchez, Bynum y Landgrave, 2008; Tejeda-Cruz, Naranjo, Cuarón, Perales y Cruz-Burguete, 2009), y d) el impacto de las ciudades sobre la biodiversidad (e.g., Chávez-Zichinelli et al., 2013; López-Flores, MacGregor-Fors y Schondube, 2009; Ramírez-Restrepo y Halffter, 2013). Aunque más escasos, también encontramos artículos sobre genética del paisaje (e.g., Figueroa-Esquivel, Puebla-Olivares, Eguiarte y Nuñez-Farfán, 2010; Ochoa, Gasca, Ceballos y Eguiarte, 2012) y evaluaciones sobre el papel de las cercas vivas (e.g., Estrada, Cammarano y Coates-Estrada, 2000; Ruiz-Guerra, Velázquez-Rosas y López-Acosta, 2014), la conectividad (e.g., Fuller, Munguía, Mayfield, Sánchez-Cordero y Sarkar, 2006; Herrera-Arroyo et al., 2013) y los bordes forestales (i.e., efectos de borde) para la biodiversidad (e.g., López-Barrera, Manson, González-Espinosa y Newton, 2007; Urbina-Cardona, Olivares-Pérez y Reynoso, 2006). En general, todos estos trabajos han contribuido a mejorar nuestro entendimiento sobre el efecto que tienen los cambios en la heterogeneidad espacial del paisaje sobre la biodiversidad, así como el papel que juegan algunos elementos paisajísticos (e.g., fragmentos de hábitat, corredores de vegetación, bordes forestales) para el mantenimiento de la diversidad biológica.

Siguiendo esta misma línea de investigación, cabe destacar la contribución de varios trabajos recientes a escala de paisaje (i.e. donde el paisaje es la unidad de observación y análisis; *sensu* Fahrig, 2003). El número de estudios con

esta aproximación metodológica todavía es escaso en México, pero contamos con algunos ejemplos realizados con mamíferos (Arroyo-Rodríguez, González-Pérez, Garmendia, Solá y Estrada, 2013; Garmendia, Arroyo-Rodríguez, Estrada, Naranjo y Stoner, 2013; San José, Arroyo-Rodríguez y Sánchez-Cordero, 2014), aves (Carrara et al., 2015), escarabajos (Sánchez-de Jesús, Arroyo-Rodríguez, Andresen y Escobar, 2016) y anfibios y reptiles (Russildi, Arroyo-Rodríguez, Hernández-Ordóñez, Pineda y Reynoso, 2016) en la selva Lacandona, Chiapas. En conjunto, estos trabajos apoyan la hipótesis propuesta por Fahrig (2003) de que la pérdida de hábitat tiene un mayor impacto (negativo) sobre la biodiversidad que la configuración espacial del hábitat (e.g., grado de fragmentación, densidad de borde, aislamiento entre fragmentos) en paisajes tropicales fragmentados. Por tanto, la estrategia más adecuada de manejo en estos paisajes es probablemente la conservación del hábitat remanente y el incremento de hábitat por medio de restauración.

En este sentido, un aspecto particularmente importante en paisajes alterados es entender los patrones y determinantes de la regeneración y el éxito de restauración. En nuestra revisión encontramos únicamente 23 trabajos (5%) sobre sucesión ecológica y restauración en un contexto de paisaje (e.g., Castillo-Campos, Halffter y Moreno, 2008; Castro-Luna, Sosa y Castillo-Campos, 2007; Dupuy et al., 2012; Hernández-Stefanoni, Dupuy, Tun-Dzul y May-Pat, 2011), así como 11 artículos (2%) sobre el papel de los árboles aislados en la matriz para la dispersión de semillas y la regeneración de bosques tropicales (e.g., Galindo-González, Guevara y Sosa, 2000; Guevara, Meave, Moreno-Casasola y Laborde, 1992; Laborde, Guevara y Sánchez-Ríos, 2008) (fig. 1e). Estos trabajos han sido realmente pioneros en el área y han demostrado la importancia que tienen los árboles aislados en la matriz como elementos conectores que pueden facilitar la regeneración de bosques degradados.

Vacíos de conocimiento y desafíos teórico-metodológicos

A pesar de los avances logrados por la EP en México, todavía existen importantes vacíos de conocimiento y limitaciones metodológicas y conceptuales. Quizás el reto más obvio a partir de nuestra revisión es lograr eliminar el sesgo geográfico y taxonómico que existe actualmente. Como vimos arriba, la mayoría de los estudios sobre EP en el país se enfocan en plantas, mamíferos y aves, particularmente en bosques tropicales de Veracruz y Chiapas. Hoy sabemos que el impacto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad varía entre taxones y grupos funcionales (Ewers y Didham, 2006). También puede variar entre regiones, dependiendo de la historia de cambio de uso del suelo y de las características bióticas y abióticas de cada región (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Barragán, Moreno, Escobar, Bueno-Villegas y Halffter, 2014; Del Castillo, 2015; Ewers et al., 2013; Villard y Metzger, 2014).

Alrededor del 29% del territorio nacional (560,791 km²) son zonas áridas y semiáridas cubiertas de matorral xerófilo y mezquites (Velázquez et al., 2002), y los procesos ecológicos de estos paisajes pueden ser muy distintos a los de paisajes tropicales. Por ejemplo, en paisajes tropicales altamente fragmentados por la actividad ganadera la diversidad de escarabajos

estercoleros (Scarabaeinae) disminuye, pues en la matriz de pastizales inducidos (potreros) y cultivos solo pueden subsistir unas pocas especies (e.g., Arellano y Halffter, 2003; Navarrete y Halffter, 2008; Rös et al., 2011; Sánchez-de Jesús et al., 2016). Sin embargo, en paisajes de matorral xerófilo del Altiplano la ganadería es de tipo pastoril y genera un nivel de heterogeneidad ambiental que favorece la diversidad y abundancia estos escarabajos (Barragán et al., 2014; Verdú et al., 2007). También es poco lo que se ha trabajado sobre EP en las zonas montañosas de México, tanto en la Sierra Madre Oriental, como en la Sierra Madre Occidental y en la Faja Volcánica Transmexicana (Velázquez, Pérez-Vega, Bocco y Romero, 2003). Por tanto, para obtener resultados más precisos y generalizables (al menos a nivel nacional) necesitamos realizar investigaciones adicionales con un mayor número de taxones y en distintos ecosistemas y regiones del país. Esto es particularmente necesario si consideramos la heterogeneidad de paisajes y ecosistemas, así como la compleja historia biogeográfica del territorio mexicano.

En relación a los desafíos teóricos sobre procesos ecológicos a escala de paisaje, a nivel mundial, el desarrollo de esta disciplina ha llevado a la creación de numerosos modelos teóricos e hipótesis que tratan de explicar la respuesta de las especies a los cambios espaciales en el paisaje. Modelos como la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), la teoría metapoblacional (Hanski, 1999), las dinámicas fuente-sumidero (Pulliam, 1988) y la hipótesis de suplementación y complementación del paisaje (Dunning et al., 1992) dominaron la literatura científica sobre EP entre la década de 1970 y 1990 (Haila, 2002). Más recientemente se han propuesto hipótesis adicionales, como la hipótesis de la divergencia del paisaje (Laurance et al., 2007), la hipótesis del umbral de fragmentación (Pardini, de Arruda-Bueno, Gardner, Prado y Metzger, 2010), la hipótesis de la dominancia de beta (Tscharntke et al., 2012), la hipótesis de la seguridad del paisaje (Tscharntke et al., 2012), la hipótesis de la cantidad de hábitat (Fahrig, 2013), y la hipótesis de las trayectorias sucesionales múltiples (Arroyo-Rodríguez et al., 2017), entre otras. Sin duda, todas estas propuestas teóricas han servido para entender el efecto de la composición y configuración del paisaje sobre los patrones y procesos que determinan el mantenimiento de la diversidad en paisajes antropogénicos. Desafortunadamente, muchos de estos modelos no han sido probados empíricamente y continúan siendo desafíos actuales a nivel global y nacional. Los modelos que cuentan con evidencias se limitan a pocos organismos y sitios de estudio.

Por ejemplo, la hipótesis de la divergencia del paisaje propuesta por Laurance et al. (2007), propone que las trayectorias sucesionales de paisajes con diferente estructura espacial pueden ser diferentes, lo que puede generar divergencia taxonómica entre paisajes con diferente estructura. Aunque existen evidencias que apoyan esta hipótesis utilizando los árboles como modelo de estudio (Arroyo-Rodríguez et al., 2013c), hasta donde sabemos esta hipótesis no ha sido probada con otros grupos taxonómicos y en otras regiones del país. Por otro lado, la hipótesis de la suplementación/complementación del paisaje propone que muchos animales pueden sobrevivir en fragmentos de hábitat muy pequeños y de baja calidad si son capaces de utilizar recursos suplementarios y/o complementarios

presentes en la matriz que rodea a los fragmentos de residencia (e.g., corredores de vegetación, bosques secundarios, árboles aislados, campos agrícolas; [Dunning et al., 1992](#)). Aunque el proceso de suplementación/complementación puede ser clave para la supervivencia de poblaciones y comunidades en paisajes altamente fragmentados (e.g., monos aulladores en Veracruz y Tabasco; [Asensio, Arroyo-Rodríguez, Dunn y Cristóbal-Azkarate, 2009](#); [Pozo-Montuy, Serio-Silva, Chapman y Bonilla-Sánchez, 2013](#)), existe muy poca información acerca de la capacidad de la mayoría de las especies de animales para moverse fuera de los fragmentos de residencia y alimentarse de recursos presentes en la matriz.

Siguiendo con los ejemplos, la hipótesis de la cantidad de hábitat propuesta por [Fahrig \(2013\)](#) postula que la riqueza de especies en un sitio determinado está más fuertemente asociada a la cantidad de hábitat en el paisaje que rodea al sitio que al tamaño y aislamiento de los fragmentos donde se encuentra el sitio. Sin embargo, esta idea no ha sido probada con datos empíricos en México ni fuera del país ([Fahrig, 2015](#)). Otros autores han propuesto que el efecto de las características espaciales del hábitat (e.g., tamaño del fragmento) sobre las especies es solo evidente en paisajes o regiones que han sufrido un grado de deforestación intermedio (30-50% de cobertura remanente; [Pardini et al., 2010](#)). Aunque hay algunas evidencias al respecto (revisado por [Villard y Metzger, 2014](#)), existen evidencias procedentes de Los Tuxtlas que sugieren que dichos efectos son mayores en paisajes o regiones con mayor grado de deforestación ([Arroyo-Rodríguez et al., 2009](#)). En parte basado en los mismos principios que la hipótesis del umbral de fragmentación de [Pardini et al. \(2010\)](#), [Arroyo-Rodríguez et al. \(2017\)](#) proponen que las trayectorias sucesionales de bosques secundarios son relativamente más predecibles en paisajes con muy altos y muy bajos niveles de deforestación, mientras que en paisajes con un grado de deforestación intermedio los bosques secundarios pueden experimentar múltiples trayectorias sucesionales, lo que limita su predictibilidad. Sin embargo, faltan estudios que pongan a prueba esta idea en México y otros países.

Además de la escasez de pruebas empíricas, es importante considerar que algunos de estos modelos teóricos son difíciles de evaluar empíricamente porque se basan en supuestos que no siempre se cumplen en paisajes naturales ([Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2009](#); [Fahrig, 2003](#); [Haila, 2002](#)). Por ejemplo, la teoría de biogeografía de islas fue propuesta para sistemas insulares, donde la matriz es agua y, por tanto, no es hábitat para las especies que viven y se alimentan en tierra firme. En ecosistemas terrestres, sin embargo, la matriz que rodea a los fragmentos de hábitat puede ser muy heterogénea ([Melo, Arroyo-Rodríguez, Fahrig, Martínez-Ramos y Tabarelli, 2013](#)). Dado que puede facilitar el movimiento y la persistencia de las especies (e.g., aportando recursos complementarios y suplementarios), a menudo es incorrecto considerarla como «no hábitat» ([Almeida-Gomes, Prevedello y Crouzeilles, 2016](#); [Fahrig, 2013](#); [Mendenhall, Karp, Meyer, Hadly y Daily, 2014](#)). De hecho, la falta de control del efecto de la matriz (i.e., efecto de confusión) sobre las variables de respuesta puede llevar a que las predicciones de esta teoría no siempre se cumplan para paisajes continentales ([Laurance, 2008](#); [Mendenhall et al., 2014](#)). En

este sentido, un reto importante en EP es evaluar el efecto de la matriz para el mantenimiento de la diversidad (e.g., [Melo et al., 2013](#); [Tscharntke et al., 2012](#)). Para ello, se ha propuesto un cambio de perspectiva conceptual y metodológica en EP: del clásico modelo fragmento-matriz que se basa en paisajes binarios compuestos por fragmentos de hábitat y una matriz homogénea, al modelo de paisaje como un mosaico de coberturas (revisado por [Fahrig et al., 2011](#)). De hecho, lo ideal es conocer el papel que tiene cada cobertura (e.g., fragmentos de bosque, de pastizal, de campos agrícolas, etc.) para la especie de interés, para así construir paisajes funcionales para las especies de interés ([Fahrig et al., 2011](#)). Desafortunadamente, existe muy poca información sobre la historia de vida de la mayoría de las especies, por lo que el uso de paisajes funcionales representa un gran desafío. De hecho, hasta donde sabemos solo existen dos trabajos con esta aproximación en el mundo ([Gámez-Virués et al., 2015](#); [Perović et al., 2015](#)); ninguno para México.

Otra limitación importante en EP es la escasez de estudios longitudinales, lo que ha impedido entender las dinámicas temporales de paisajes antropogénicos ([Del Castillo, 2015](#); [Ewers et al., 2013](#)). Como señala [Del Castillo \(2015\)](#), «una conceptualización precisa de los paisajes fragmentados requiere la consideración de la edad y origen de los fragmentos». La fragmentación del hábitat siempre se ha visto como un proceso lineal mediante el cual un hábitat continuo es subdividido en parches de hábitat cada vez más pequeños y aislados. Sin embargo, el abandono de la tierra permite la regeneración natural del ecosistema y la creación de nuevos parches de vegetación original («reverse fragmentation», *sensu* [Del Castillo, 2015](#)). Por tanto, la edad de los fragmentos y el parentesco histórico entre ellos («terrigeny», *sensu* [Ewers et al., 2013](#)) pueden ser muy variables y afectar a la composición y a la estructura de las comunidades que mantienen ([Del Castillo, 2015](#)). Por tanto, estudios adicionales que evalúen el efecto de la edad de los fragmentos y su historia evolutiva son necesarios para mejorar la capacidad predictiva de la EP.

Además de la escala temporal, otro desafío metodológico que enfrenta esta disciplina es la escala espacial a la cual se realizan los estudios. La mayoría de los estudios realizados hasta la fecha utilizan escalas de análisis muy pequeñas, ya que evalúan las variables de respuesta (e.g., diversidad de especies) y las variables explicativas (e.g., características del hábitat) a escala de parcela o de fragmento dentro de un solo paisaje ([Arroyo-Rodríguez y Fahrig, 2014](#); [Fahrig, 2003](#)). Para evaluar de manera adecuada el efecto relativo de la composición (e.g., porcentaje de cobertura forestal, tipo de matriz dominante) y configuración espacial del paisaje (e.g., grado de fragmentación, aislamiento entre fragmentos, densidad de borde) sobre la biodiversidad, necesitamos utilizar el paisaje como unidad de observación y análisis. En otras palabras, debemos usar los paisajes como unidades muestrales independientes ([Arroyo-Rodríguez et al., 2013a](#); [Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2009](#); [Fahrig, 2003](#); [Fahrig et al., 2011](#)). Esto nos lleva a otro reto importante, que es el control de variables de confusión (i.e., aquellas que pueden estar correlacionadas con nuestras variables de interés y llevarnos a interpretaciones erróneas). Este control de variables puede realizarse de manera experimental o estadística utilizando una

aproximación paisajística (sensu Arroyo-Rodríguez y Fahrig, 2014).

Pero ¿de qué tamaño debe ser el paisaje? Estudios multiescalares recientes indican que el tamaño del paisaje más adecuado para evaluar la respuesta de las especies a las características del paisaje (la llamada «escala del efecto del paisaje») difiere entre especies y depende del atributo espacial que se considere (Jackson y Fahrig, 2015; Ordóñez-Gómez, Arroyo-Rodríguez, Nicasio-Arzeta y Cristóbal-Azkarate, 2015). Esta variación parece estar asociada a la capacidad de movimiento de las especies (Jackson y Fahrig, 2012). En particular, las especies con un área de actividad menor son afectadas por paisajes más pequeños que aquellas que ocupan mayores áreas de actividad (Jackson y Fahrig, 2012). Esto también aplica a organismos sésiles como las plantas. Por ejemplo, la distribución y la abundancia de plantas cuya dispersión dependa de animales que se mueven largas distancias en el espacio estarán más fuertemente asociadas a características de paisajes de mayor tamaño que aquellas plantas cuya dispersión dependa de factores locales (e.g., especies anemócoras y autócoras). Por tanto, el tamaño del paisaje depende de la forma en que los organismos perciben y utilizan el ambiente que los rodea, por lo que debe ser definido de forma funcional (Fahrig et al., 2011). Así, el tamaño del paisaje debe ser evaluado *ad hoc* dentro de cada estudio a través de estudios multiescalares (Fahrig, 2013; Jackson y Fahrig, 2015). Por supuesto, existen muchos otros retos metodológicos y conceptuales en EP (e.g., diseño experimental: Eigenbrod, Hecnar y Fahrig, 2011; definición de hábitat: Almeida-Gomes et al., 2016), los cuales, a medida que se vayan resolviendo, lograremos crear un marco conceptual y teórico mucho más robusto y útil para resolver muchos de los problemas ambientales que experimentamos en la actualidad.

Conclusiones y perspectivas futuras para la ecología del paisaje en México

La EP ofrece muchos desafíos de investigación para la ecología. Sin embargo, identificamos varias oportunidades y perspectivas para el futuro. Por ejemplo, Vetter, Storch y Bissonette (2016) señalan la importancia futura que tiene el diseño de lineamientos metodológicos consistentes que permitan generar estudios comparables. Ante la ausencia de estos lineamientos, las revistas científicas deberían al menos dar instrucciones precisas sobre cómo deben ser reportadas las características de las áreas de estudio, de forma que esta información pueda ser utilizada en análisis posteriores de revisión, de síntesis y metaanálisis (Vetter et al., 2016). Estos autores proponen algunos elementos clave que deberían ser incluidos en todos los estudios sobre EP: a) un mapa detallado de área de estudio; b) la localización geográfica de los puntos de muestreo; c) los tipos de coberturas presentes en el sitio; d) la historia geológica y de disturbio; e) el tipo de suelo y de vegetación, y f) los datos de cada punto de muestreo. Estos últimos ya están siendo solicitados por muchas revistas científicas, y están siendo depositados en grandes bases de datos como BIOFRAG (Pfeifer et al., 2014) y PREDICTS (Hudson et al., 2017) para ser utilizados en evaluaciones globales de la respuesta de la biodiversidad a la alteración del hábitat a

diferentes escalas. Este tipo de análisis globales es cada vez más frecuente en la literatura científica y está siendo posible gracias a la creciente colaboración que existe entre investigadores de todo el mundo. Sin duda, este representa un camino promisorio para futuras investigaciones.

La EP es mucho más que la simple mezcla de ecología con geografía: se trata de una ciencia interdisciplinaria. En este sentido, muchos de los problemas ambientales que estudia la EP son también evaluados por otras disciplinas (e.g., biología de la conservación, ciencias de la tierra, ciencias ambientales, biogeografía), por lo que los límites entre todas estas disciplinas son cada vez más borrosos. Por ello, entre los tópicos importantes de la EP se encuentra la interdisciplinariedad y la transdisciplinariedad, la integración entre investigación básica y aplicada, y la transferencia de conocimiento y comunicación con el público y los tomadores de decisiones (Wu y Hobbs, 2002). En el futuro sería importante fomentar la interacción no solo entre colegas de esta disciplina, sino entre colegas de diferentes disciplinas para obtener así un entendimiento más holístico e integrador del impacto que tienen las actividades humanas sobre el medio ambiente.

En México no hay programas académicos especializados en EP, pero existen múltiples oportunidades para el estudio de esta disciplina. En el Padrón Nacional de Posgrados de Calidad del Conacyt existen al menos 73 posgrados en ciencias biológicas y 36 en ciencias de la tierra, en los cuales los estudiantes podrían desarrollar investigaciones relacionadas con EP. Por ejemplo, tanto El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) como el Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY) ofrecen cursos de posgrado titulados «Ecología del paisaje». En el Instituto de Ecología A.C. (INECOL) el posgrado ofrece el curso de «Análisis espaciales aplicados a ecología del paisaje». En los posgrados de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) hay una amplia oferta de cursos relacionados con EP. Por ejemplo, el Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental (CIGA) ofrece un programa de maestría en Geografía (Campo de conocimiento en Manejo Integrado del Paisaje) y cursos de «Ecogeografía», «Geografía del paisaje» y «Métodos de evaluación de paisaje», mientras que el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) ofrece el curso «Ecología de bosques tropicales fragmentados». Estos ejemplos muestran distintas opciones y enfoques para la formación de recursos humanos en EP, lo que contribuirá fuertemente al desarrollo de esta disciplina en México.

Por último, cabe señalar algunos de los temas prioritarios según una nueva revista científica (*Current Landscape Ecology Reports*) especializada en sintetizar el desarrollo científico de la EP (<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/40823>). Entre otros, sugieren: a) el cambio espacial en el paisaje (causas y efectos); b) importancia de la estructura del paisaje para la conservación de especies; c) efecto de la estructura del paisaje sobre especies no deseadas (e.g., invasión de especies); d) relación entre la estructura del paisaje y el bienestar humano (e.g., servicios ecosistémicos); e) diseño y planeación del paisaje para la sustentabilidad; f) modelos predictivos y de simulación, y g) importancia de la escala espacial y temporal en ecología.

Particularmente, la sustentabilidad del paisaje (el proceso adaptativo de mantener y mejorar simultáneamente la biodiversidad, los servicios ambientales y el bienestar humano en un paisaje), así como las aproximaciones basadas en paisajes para la mitigación y adaptación al cambio climático, se vislumbran como tópicos de EP para la próxima década (Wu, 2013). Sin duda, todas estas áreas temáticas tienen importantes implicaciones ecológicas y de conservación, por lo que a medida que se vayan desarrollando lograremos crear una ciencia predictiva de gran valor para resolver muchos de los problemas ambientales de México y del mundo.

Agradecimientos

Al comité organizador de este número especial, por la invitación. A los dos revisores anónimos del manuscrito por sus valiosas críticas y sugerencias. A las instituciones que han financiado nuestras investigaciones sobre ecología del paisaje: PAPIIT-UNAM (proyectos IA-203111, IB-200812 e IN-204215) y CONACyT (proyectos 253946 y 222632). A CONACyT por la beca de doctorado otorgada a C.G.A.

Anexo. Material adicional

Se puede consultar material adicional a este artículo en su versión electrónica disponible en [doi:10.1016/j.rmb.2017.10.004](https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.004).

Referencias

- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., et al. (2013). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, 45, 262–271.
- Almeida-Gomes, M., Prevedello, J. A. y Crouzeilles, R. (2016). The use of native vegetation as a proxy for habitat may overestimate habitat availability in fragmented landscapes. *Landscape Ecology*, 31, 711–719.
- Arellano, L. y Halffter, G. (2003). Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana*, 90, 27–76.
- Arroyo-Rodríguez, V., Cuesta-del Moral, E., Mandujano, S., Chapman, C. A., Reyna-Hurtado, R. y Fahrig, L. (2013). Assessing habitat fragmentation effects for primates: the importance of evaluating questions at the correct scale. En K. Marsh y C. A. Chapman (Eds.), *Primates in fragments: complexity and resilience. Development in Primatology: progress and prospects* (pp. 13–28). New York: Springer.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Fahrig, L. (2014). Why is a landscape perspective important in studies of primates? *American Journal of Primatology*, 76, 901–909.
- Arroyo-Rodríguez, V., González-Pérez, I. M., Garmendia, A., Solà, M. y Estrada, A. (2013). The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecology*, 28, 1717–1727.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2009). Conceptualization and measurement of rainforest fragmentation from the primates' perspective. *International Journal of Primatology*, 30, 497–514.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., Benítez-Malvido, J. y Cuende-Fantón, C. (2007). The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. *Biotropica*, 39, 760–766.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R., Meave, J. A., et al. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92, 326–340.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. y Benítez-Malvido, J. (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 23, 729–739.
- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P. L., Santos, B. A., Tabarelli, M., et al. (2013). Plant β -diversity in fragmented rainforests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101, 1449–1458.
- Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J. C. y Cristóbal-Azkarate, J. (2009). Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica*, 41, 768–773.
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J. y Halffter, G. (2014). The impact of grazing areas on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography*, 41, 1991–2002.
- Bonilla-Moheno, M., Aide, T. M. y Clark, M. L. (2012). The influence of socioeconomic, environmental, and demographic factors on municipality-scale land-use/land-cover change in Mexico. *Regional Environmental Change*, 12, 543–557.
- Cardinale, B. J., Emmett-Duffy, J., González, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., Freitas de, S. M. y Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117–126.
- Castillo-Campos, G., Halffter, G. y Moreno, C. E. (2008). Primary and secondary vegetation patches as contributors to floristic diversity in a tropical deciduous forest landscape. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1701–1714.
- Castro-Luna, A. A., Sosa, V. J. y Castillo-Campos, G. (2007). Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal Conservation*, 10, 219–228.
- Chávez-Zichinelli, C. A., MacGregor-Fors, I., Quesada, J., Rohana, P., Romano, M. C., Valdez, R., et al. (2013). How stressed are birds in an urbanizing landscape? Relationships between the physiology of birds and three levels of habitat alteration. *Condor*, 115, 84–92.
- Crutzen, P. y Stoermer, E. (2000). The Anthropocene. *Global Change Newsletter*, 41, 17–18.
- De Jong, B. H. J., Cairns, M. A., Haggerty, P. K., Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., et al. (1999). Land-use change and carbon flux between 1970s and 1990s in central highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management*, 23, 373–385.
- De la Mora, A., García-Ballinas, J. A. y Philpott, S. M. (2015). Local, landscape, and diversity drivers of predation services provided by ants in a coffee landscape in Chiapas, Mexico. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 201, 83–91.
- Del Castillo, R. F. (2015). A conceptual framework to describe the ecology of fragmented landscapes and implications for conservation and management. *Ecological Applications*, 25, 1447–1455.
- Delgado-Balbuena, J., Arredondo, J. T., Loescher, H. W., Huber-Sannwald, E., Chávez-Aguilar, G., Luna-Luna, M., et al. (2013). Differences in plant cover and species composition of semiarid grassland communities of central Mexico and its effects on net ecosystem exchange. *Biogeosciences*, 10, 4673–4690.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. y Pulliam, R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169–175.
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, L. J., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequien-Abarca, E., et al. (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44, 151–162.
- Durán, E., Galicia, L., Pérez-García, E. y Zambrano, L. (2002). El paisaje en ecología. *Ciencias, UNAM*, 67, 44–50.
- Eigenbrod, F., Hecnar, S. J. y Fahrig, L. (2011). Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation*, 144, 298–305.

- Estrada, A., Cammarano, P. y Coates-Estrada, R. (2000). Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 9, 1399–1416.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Meritt, D. (1993). Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 16, 309–318.
- Ewers, R. M. y Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117–142.
- Ewers, R. M., Didham, R. K., Pearse, W. D., Lefebvre, V., Rosa, I. M. D. J., Carreiras, M. B., et al. (2013). Using landscape history to predict biodiversity patterns in fragmented landscapes. *Ecology Letters*, 16, 1221–1233.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487–515.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40, 1649–1663.
- Fahrig, L. (2015). Just a hypothesis: a reply to Hanski. *Journal of Biogeography*, 42, 989–994.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., et al. (2011). Functional heterogeneity and biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14, 101–112.
- FAO. (2011). *State of the World's forests*. Rome: Food and Agriculture Organization.
- Figuerola, F., Sánchez-Cordero, V., Meave, J. A. y Trejo, I. (2009). Socioeconomic context of land use and land cover change in Mexican biosphere reserves. *Environmental Conservation*, 36, 80–191.
- Figuerola-Esquivel, E. M., Puebla-Olivares, F., Eguiarte, L. E. y Nuñez-Farfán, J. (2010). Genetic structure of a bird-dispersed tropical tree (*Dendropanax arboreus*) in a fragmented landscape in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 789–800.
- Fuller, T., Munguía, M., Mayfield, M., Sánchez-Cordero, V. y Sarkar, S. (2006). Incorporating connectivity into conservation planning: a multi-criteria case study from central Mexico. *Biological Conservation*, 133, 131–142.
- Galindo-González, J., Guevara, S. y Sosa, V. J. (2000). Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14, 1693–1703.
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., et al. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6, 8568.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E. y Stoner, K. E. (2013). Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 331–344.
- Guevara, S., Meave, J. A., Moreno-Casasola, P. y Laborde, J. (1992). Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3, 655–664.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., González, A., Holt, R. D., et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052.
- Haila, Y. (2002). A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 12, 321–334.
- Halffter, G. (1998). A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36, 3–17.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., et al. (2013). High-resolution global maps of 21st-Century forest cover change. *Science*, 342, 850–853.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. New York: Oxford University Press.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., Tun-Dzul, F. y May-Pat, F. (2011). Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology*, 26, 355–370.
- Herrera-Arroyo, M. L., Sork, V. L., González-Rodríguez, A., Rocha-Ramírez, V., Vega, E. y Oyama, K. (2013). Seed-mediated connectivity among fragmented populations of *Quercus castanea* (Fagaceae) in a Mexican landscape. *American Journal of Botany*, 100, 1663–1671.
- Hudson, L. N., Newbold, T., Contu, S., Hill, S. L. L., Lysenko, I., de Palma, A., et al. (2017). The database of the PREDICTS (Projecting Responses of Ecological Diversity In Changing Terrestrial Systems) Project. *Ecology and Evolution*, 7, 145–188.
- Humboldt, A. V. (1853). *Personal narrative of travels to the equinoctial regions of America during the years 1799-1804, Chapter 25*. London: Henry G. Bohn.
- Jackson, H. B. y Fahrig, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*, 27, 929–941.
- Jackson, H. B. y Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24, 52–63.
- Laborde, J., Guevara, S. y Sánchez-Ríos, G. (2008). Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience*, 15, 6–16.
- Laurance, W. F. (2008). Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, 141, 1731–1744.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ewers, R. M., Harms, K. E., et al. (2007). Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *Plos One*, 2, e1017.
- Leyequeien, E., de Boer, W. F. y Toledo, V. M. (2010). Bird community composition in a shaded coffee agro-ecological matrix in Puebla, Mexico: the effects of landscape heterogeneity at multiple spatial scales. *Biotropica*, 42, 236–245.
- López-Barrera, F., Manson, R. H., González-Espinosa, M. y Newton, A. C. (2007). Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a Neotropical montane forest. *Landscape Ecology*, 22, 189–203.
- López-Flores, V., MacGregor-Fors, I. y Schondube, J. E. (2009). Artificial nest predation along a Neotropical urban gradient. *Landscape and Urban Planning*, 92, 90–95.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R. y Zelazowski, P. (2014). Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39, 125–159.
- Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M. y Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 461–468.
- Mendenhall, C. D., Karp, D. S., Meyer, C. F., Hadly, E. A. y Daily, G. C. (2014). Predicting biodiversity change and averting collapse in agricultural landscapes. *Nature*, 509, 213–217.
- Moreno, C. E. y Halffter, G. (2001). Spatial and temporal analysis of α , β and γ diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, 10, 367–382.
- Navarrete, D. y Halffter, G. (2008). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pasture in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2868–2898.
- Ochoa, A., Gasca, J., Ceballos, G. J. y Eguiarte, L. E. (2012). Spatiotemporal population genetics of the endangered Perote ground squirrel (*Xerospermophilus perotensis*) in a fragmented landscape. *Journal of Mammalogy*, 93, 1061–1074.
- Ochoa-Gaona, S. y González-Espinosa, M. (2000). Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography*, 20, 17–42.
- Ordóñez-Gómez, J. D., Arroyo-Rodríguez, V., Nicasio-Arzeta, S. y Cristóbal-Azkarate, J. (2015). Which is the appropriate scale to assess the impact of landscape spatial configuration on the diet and behavior of spider monkeys? *American Journal of Primatology*, 77, 56–65.
- Pardini, R., de Arruda-Bueno, A., Gardner, T. A., Prado, P. I. y Metzger, J. P. (2010). Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *Plos One*, 5, e13666.
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A. M., Krauss, J., Steckel, J., et al. (2015). Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 52, 505–513.
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Gardner, T., Arroyo-Rodríguez, V., Baeten, L., Banks-Leite, C., et al. (2014). BIOFRAG — a new database for analyzing biodiversity responses to forest fragmentation. *Ecology and Evolution*, 4, 1524–1537.
- Pineda, E. y Halffter, G. (2004). Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117, 499–508.

- Pineda, E., Moreno, C. E., Escobar, F. y Halfpeter, G. (2005). Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19, 400–410.
- Pozo-Montuy, G., Serio-Silva, J. C., Bonilla-Sánchez, Y. M., Bynum, N. y Landgrave, R. (2008). Current status of the habitat and population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Balancán, Tabasco, Mexico. *American Journal of Primatology*, 70, 1169–1176.
- Pozo-Montuy, G., Serio-Silva, J. C., Chapman, C. A. y Bonilla-Sánchez, Y. M. (2013). Resource use in a landscape matrix by an arboreal primate: evidence of supplementation in black howlers (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology*, 34, 714–731.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132, 652–661.
- Ramírez-Restrepo, L. y Halfpeter, G. (2013). Butterfly diversity in a regional urbanization mosaic in two Mexican cities. *Landscape and Urban Planning*, 115, 39–48.
- Reyes-Gómez, V. M., Viramontes-Olivas, O., Arredondo-Moreno, J. T., Huber-Sannwald, E. y Rangel-Rodríguez, A. (2015). Functional ecohydrological differences among native and exotic grassland covers in sub-urban landscapes of Chihuahua city, Mexico. *Landscape and Urban Planning*, 139, 54–62.
- Rös, M., Escobar, F. y Halfpeter, G. (2011). How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*, 18, 377–389.
- Ruiz-Guerra, B., Velázquez-Rosas, N. y López-Acosta, J. C. (2014). Plant diversity in live fences and pastures, two examples from the Mexican humid tropics. *Environmental Management*, 54, 656–667.
- Russildi, G., Arroyo-Rodríguez, V., Hernández-Ordóñez, O., Pineda, E. y Reynoso, V. H. (2016). Species- and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodiversity and Conservation*, 25, 375–392.
- Saldaña-Vázquez, R. A., Castro-Luna, A. A., Sandoval-Ruiz, C. A., Hernández-Montero, J. R. y Stoner, K. E. (2013). Population composition and ectoparasite prevalence on bats (*Sturnira ludovici*; Phyllostomidae) in forest fragments and coffee plantations of central Veracruz, Mexico. *Biotropica*, 45, 351–356.
- Sánchez-de Jesús, H. A., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E. y Escobar, F. (2016). Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology*, 31, 843–854.
- San José, M., Arroyo-Rodríguez, V. y Sánchez-Cordero, V. (2014). Association between small rodents and forest patch and landscape structure in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7, 403–422.
- Schneider, D. C. (2001). The rise of the concept of scale in ecology. *BioScience*, 51, 545–553.
- Tejeda-Cruz, C., Naranjo, E. J., Cuarón, A. D., Perales, H. y Cruz-Burguete, J. L. (2009). Habitat use of wild ungulates in fragmented landscapes of the Lacandon forest, Southern Mexico. *Mammalia*, 73, 211–219.
- Troll, C. (2003). Ecología del paisaje. *Gaceta Ecológica*, 68, 71–84.
- Tscharntke, T., Tylianakis, M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., et al. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes — eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661–685.
- Turner, M. G. (1989). Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 171–197.
- Turner, M. G. (2005). Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 36, 319–344.
- Urbina-Cardona, J. N., Olivares-Pérez, M. y Reynoso, V. H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132, 61–75.
- Velázquez, A., Mas, J. F., Díaz-Gallegos, J. R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P. C., Castro, R., et al. (2002). Patrones y tasas de cambio de uso de suelo en México. *Gaceta Ecológica*, 62, 21–37.
- Velázquez, A., Pérez-Vega, A., Bocco, G. y Romero, F. J. (2003). A landscape perspective on biodiversity conservation: the case of Central Mexico. *Mountain Research and Development*, 23, 240–246.
- Verdú, J. R., Moreno, C. E., Sánchez-Rojas, G., Numa, C., Galante, E. y Halfpeter, G. (2007). Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservation*, 140, 308–317.
- Vetter, D., Storch, I. y Bissonette, J. A. (2016). Advancing landscape ecology as a science: the need for consistent reporting guidelines. *Landscape Ecology*, 31, 469–479.
- Villard, M. A. y Metzger, J. P. (2014). Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, 51, 309–318.
- Wu, J. (2013). Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape Ecology*, 28, 1–11.
- Wu, J. y Hobbs, R. (2002). Key issues and research priorities in landscape ecology: an idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology*, 17, 355–365.