



ENSAYO

CONECTIVIDAD Y DIVERSIDAD

Ana Inés Borthagaray^{1,2*} , Mariana Illarze^{1,2} , Verónica Pinelli^{1,3} , Florencia Reichmann¹ ,
Patricia Mai¹ , Lucía Rodríguez-Tricot^{1,4} , Matilde Alfaro¹ 

¹Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

²Centro Interdisciplinario de Ciencia de Datos y Aprendizaje Automático (CICADA), Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

³Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

⁴Departamento de Modelización Estadística de Datos e Inteligencia Artificial, Centro Universitario Regional del Este (CURE), Universidad de la República, Maldonado, Uruguay

*Autor de correspondencia: borthagaray@gmail.com

Fecha de recepción: 28 de octubre de 2024

Fecha de aceptación: 04 de enero de 2024

RESUMEN

Uno de los mayores cambios de la Ecología contemporánea, es el reconocimiento del flujo de individuos entre comunidades como determinante principal de su estructura local. Este flujo depende de la estructura espacial del paisaje y de la capacidad de dispersión de las especies involucradas. Notablemente, cuando la estructura del paisaje es considerada, resulta ser de igual o de mayor importancia comparado con los clásicos determinantes locales como área, heterogeneidad o productividad. En el presente ensayo, nos enfocamos en presentar el rol de la configuración del paisaje y la capacidad de dispersión de los organismos sobre los patrones de biodiversidad, haciendo especial énfasis en las líneas desarrolladas por las autoras.

Palabras Clave: paisaje, dispersión, diversidad, grafos.

ABSTRACT

Connectivity and diversity. One of the major changes in contemporary ecology is the recognition of the flow of individuals between communities as a main determinant of their local structure. This flow of individuals depends on the spatial structure of the landscape and the dispersal capacity of the species involved. Notably, when landscape structure is considered, it has turned out to be of equal or greater importance compared to the classic local

determinants such as area, heterogeneity or productivity. Herein, we focus on the role of landscape configuration and the dispersal capacity of organisms on biodiversity patterns, with special emphasis on the research developed by the authors.

Key words: landscape, dispersal, diversity, graphs.

INTRODUCCIÓN

La diversidad emerge de interacciones no lineales entre cuatro grandes mecanismos: selección, deriva, dispersión y diversificación (Vellend, 2010; Leibold & Chase, 2018). La selección de especies resume el efecto de los rasgos biológicos en el desempeño de los organismos como consecuencia de filtros ambientales, interacciones bióticas y la capacidad de dispersión (Vellend, 2016). La selección impone un sesgo en el éxito de los individuos, existiendo siempre un componente de azar o deriva en el ensamblaje de las comunidades (Shiple, 2010; Arim et al., 2023). Asimismo, la dispersión determina la disponibilidad de especies sobre las cuales la selección opera en el ensamblaje comunitario (Enquist et al., 2015). También genera un efecto de masa, donde la llegada de individuos mejora el desempeño de las poblaciones aumentando o incluso permitiendo su representación en las comunidades (Brown & Kodric-Brown, 1977; Loreau & Mouquet, 1999; Mouquet & Loreau, 2002; Leibold et al., 2004).



Por último, los procesos de diversificación taxonómica y funcional determinan el contexto en que las fuerzas anteriores operan (Vellend, 2016). La conceptualización actual de la ecología de comunidades en base a la acción de estas cuatro fuerzas contrasta con la visión clásica desarrollada durante el siglo XX.

Históricamente, los determinantes locales del ensamblaje de las comunidades como los filtros ambientales, el área, la productividad y la heterogeneidad, interactuando con las interacciones entre especies, fueron considerados como los principales mecanismos involucrados (Wright, 1983; Schoener, 1989; Weiher & Keddy, 1999; Storch et al., 2018). De hecho, la relación positiva riqueza-área ha sido propuesta como una ley en ecología (Lawton, 1999). El área, junto con la productividad, determinan los tamaños poblacionales viables en una comunidad local y en consecuencia sus tasas de extinción (Wright, 1983; Brose et al., 2004). De forma similar, la heterogeneidad local, mediante la división de los recursos, favorece un mayor empaquetamiento de especies (Ritchie, 2010; Rodríguez-Tricot & Arim, 2019). Así, estos determinantes locales ponen un límite máximo a la coexistencia determinando el número de especies que una comunidad local puede soportar—i.e. su capacidad de carga en diversidad (Storch, 2012; Brown, 2014). Si bien el efecto de la distancia a un pool de especies también ha sido tempranamente reconocido, no fue incorporado en la teoría ecológica al mismo nivel de importancia que los tradicionales determinantes locales (MacArthur & Wilson, 1967; Levins, 1969; Ricklefs, 1987; Holt, 1993; Lawton, 1999).

El reconocimiento de un papel central de la estructura del paisaje y su efecto en el flujo de individuos entre comunidades como determinantes de los patrones de biodiversidad ha sido un importante avance de la Ecología contemporánea (Vellend, 2016; Leibold & Chase, 2018; Chase et al., 2020; Thompson et al., 2020; Savary et al., 2024). Las comunidades no son entidades aisladas, sino que están insertas en una red de comunidades conectadas por el flujo de individuos—i.e. una metacomunidad. En este sentido, paisajes con la misma cantidad de recursos, productividad, área y heterogeneidad interna de los parches pueden diferir significativamente en su biodiversidad sólo por diferencias en su distribución espacial (Borthagaray et al., 2023b). La teoría actual considera que los procesos locales de nicho dan un límite inferior a la biodiversidad, y los procesos de dispersión son los que dominan en la mayoría de las comunidades (Loke & Chisholm, 2022). El contexto metacomunitario ha desafiado al papel dominante de los procesos locales en los patrones de biodiversidad. De hecho, muchas predicciones hechas a partir de mecanismos exclusivamente locales son revertidas cuando los análisis consideran un escenario metacomunitario. Ejemplos de esto son la relación complejidad-estabilidad (Mougi & Kondoh, 2016), los límites a la coexistencia entre competidores (Loreau &

Mouquet, 1999; Mouquet & Loreau, 2002, 2003), el potencial desestabilizador de la omnivoría (Pillai et al., 2012), o el rol de atributos específicos en el ensamblaje de las comunidades (Hubbell, 2001). Así, la teoría de metacomunidades enfatiza la importancia de considerar mecanismos que operan fuera de las comunidades locales, dando especial relevancia al rol de la dispersión de organismos en el paisaje y a la conectividad de las comunidades (Economu & Keitt, 2010; Borthagaray et al., 2012; Borthagaray et al., 2015b).

En el presente artículo, proponemos un ensayo sobre el efecto combinado de la configuración espacial de las metacomunidades y la capacidad de dispersión de los organismos sobre los patrones de biodiversidad. Asimismo, recopilamos las herramientas disponibles para la caracterización del paisaje y la conectividad de las comunidades. Tanto desde la perspectiva teórica, como el análisis de casos y herramientas disponibles, nos enfocamos en las líneas de trabajo desarrolladas por las autoras.

Conectividad y la consideración de paisajes espacialmente explícitos

La conectividad depende de la interacción entre la ubicación espacial de la comunidad en el paisaje y la capacidad de dispersión de los organismos involucrados (Borthagaray et al., 2012; Borthagaray et al., 2023a; Borthagaray et al., 2023b; Savary et al., 2024). De este modo, a bajas tasas de dispersión, las comunidades están desconectadas de las otras comunidades, sin importar si están geográficamente en una ubicación más central o periférica en el paisaje (ejemplo, Borthagaray et al., 2012; Phillipsen & Lytle, 2013; Cañedo-Argüelles et al., 2015; Castillo-Escrivà et al., 2017; Cunillera-Montcusí et al., 2021; Borthagaray et al., 2023b). A altas tasas de dispersión comunidades geográficamente distantes son fácilmente alcanzables, siendo todas las comunidades igualmente afectadas por dispersión (ejemplos, Borthagaray et al., 2012; Sarremejane et al., 2017; Borthagaray et al., 2023a). No obstante, a tasas de dispersión intermedias el gradiente de conectividad geográfica de las comunidades podría desempeñar el rol más importante en los patrones de biodiversidad (ejemplo, Fortuna & Bascompte, 2006; Economu y Keitt, 2010; Cañedo-Argüelles et al., 2015). En este escenario, las diferencias en la conectividad relativa de las comunidades en el paisaje permiten que las comunidades centrales funcionen como potencial fuente de reclutamiento para otras comunidades (i.e., efectos de masa), mientras que las comunidades más periféricas funcionan como refugios de especies raras (Scheffer et al., 2006; Chase & Shulman, 2009; Brown & Swan, 2010; Chase et al., 2010). Esto determina una mayor diversidad alfa y menor diversidad beta en el paisaje (Borthagaray et al., 2023b).

Notablemente, sólo recientemente hemos comenzado a comprender cómo la estructura espacial de los paisajes reales interactúa con la capacidad de dispersión de los organismos determinando los patrones de biodiversidad (Hillebrand et al., 2018; Thompson et al., 2020; Bauer et al., 2021; Fortin et al., 2021; Suzuki & Economo, 2021; Illarze et al., 2024; Mai et al., 2024;). La limitada evidencia muestra que la heterogeneidad en la conectividad de los parches resulta ser mucho más importante de lo que previamente se consideraba, permitiendo albergar más diversidad que en paisajes con estructuras aleatorias. De hecho, la misma cantidad de parches, área total y recursos podría albergar diez veces más especies en configuraciones espaciales heterogéneas (ver Borthagaray et al., 2023b). No obstante, a pesar de haberse reconocido un papel fundamental de la dispersión en el ensamblaje de las comunidades, suele asumirse como un proceso homogéneo entre especies y comunidades (Grainger & Gilbert, 2016). Esto ha llevado a una pobre consideración del papel de la configuración del paisaje y de las diferencias en capacidad de dispersión entre organismos, lo cual ha limitado la comprensión de los sistemas naturales (Borthagaray et al., 2015a; Grainger & Gilbert, 2016; Suzuki & Economo, 2021).

Conectividad y cuantificación del flujo de individuos

La estructura espacial de los ecosistemas naturales define un gradiente de aislamiento-conectividad según la distribución geográfica de los parches a lo largo del paisaje. Dicho gradiente en conectividad interactuando con las diferentes capacidades de dispersión de los organismos, determina el flujo relativo que cada comunidad experimenta (Economo & Keitt, 2008, 2010; Leibold & Chase, 2018; Rayfield et al., 2023). La forma en que el flujo de individuos es cuantificado ha sido un desafío para avanzar en la comprensión del efecto de la estructura del paisaje y la capacidad de dispersión sobre los patrones de biodiversidad. Típicamente el flujo de individuos es definido por proxis muy indirectos como ser grupos homogéneos de tamaño corporal, estatus trófico, capacidad y modo de dispersión (De Bie et al., 2012; Jones et al., 2015; Datry et al., 2016; Tornero et al., 2018). Asimismo, la estructura del paisaje ha sido frecuentemente simplificada en arreglos espaciales idealizados como aleatoria o grilla regular (Economo & Keitt, 2008; Borthagaray et al., 2014; Arim et al., 2016; Ryser et al., 2021), en distancias geográficas a los vecinos o a una fuente de propágulos (ejemplo, la desembocadura en un río), o incluso como una variable categórica (comunidades conectadas vs. aisladas), dejando de lado el gradiente en conectividad que los sistemas reales presentan. En parte estas limitaciones responden a que resulta difícil empíricamente determinar el flujo de individuos y la

estructura del paisaje para múltiples especies que coexisten en una misma metacomunidad (Hill et al., 2017).

Las herramientas basadas en teoría de grafos han permitido avanzar en la conjunción de la conceptualización teórica de las metacomunidades con el análisis de sistemas reales. Los grafos proveen de una representación natural del arreglo espacial de las comunidades en el paisaje, así como de un conjunto de herramientas para su análisis (Keitt et al., 1997; Urban & Keitt, 2001; Estrada & Bodin, 2008; Dale & Fortin, 2010; Economo & Keitt, 2010). Sin embargo, no siempre es conocido el patrón de dispersión que conecta a las comunidades y define su estructura. La red de percolación o el árbol de mínima distancia son estructuras de grafo que permiten representar la estructura espacial de las metacomunidades reales (ver Borthagaray et al., 2012; Borthagaray et al., 2015a; Borthagaray et al., 2015b). La red de percolación es aquella definida por la distancia mínima a la cual todos los nodos (i.e. comunidades locales) de la red forman un único componente (ejemplo, Borthagaray et al., 2015b), mientras que el árbol de mínima distancia es el grafo que conecta todos los nodos con la mínima distancia total posible sin la existencia de ciclos (ejemplo, Borthagaray et al., 2012). Estos dos tipos de redes representan configuraciones complementarias de cómo las distintas especies podrían experimentar un mismo paisaje, pero no incorporan ninguna información biológica. Un abordaje alternativo, que sí incorpora información biológica, es la red taxón-dependiente (Borthagaray et al., 2015a). Esta aproximación busca identificar la escala espacial de relevancia para explicar la estructura local en términos de atributos comunitarios de interés (riqueza, estructura de tamaños, co-ocurrencia, entre otros). Esta escala define una distancia de conexión umbral por debajo de la cual todas las comunidades están conectadas (Borthagaray et al., 2015a; Illarze et al., 2024).

Una vez definida la estructura espacial del paisaje, la centralidad de las comunidades en la metacomunidad es identificada como un excelente proxy de los valores de flujo de individuos a los que las distintas comunidades locales están sujetas (Estrada & Bodin, 2008; Jordán et al., 2008). Diferentes métricas de centralidad caracterizan la importancia del flujo en la estructura comunitaria a distintas escalas espaciales: i) en la vecindad más inmediata (centralidad de grado), ii) en toda la red (centralidad de proximidad), o iii) en la intermediación de una comunidad para el flujo entre otras comunidades (centralidad de intermediación) (Borthagaray et al., 2015a; Borthagaray et al., 2015b). Pocos estudios han utilizado una representación continua del gradiente de aislamiento-centralidad de las comunidades locales, y menos aún ha sido considerada en los diseños de muestreo (ejemplo, Borthagaray et al., 2020; Illarze et al., 2024).

Conectividad y sistemas reales: algunos ejemplos

Evidencia teórica y empírica indican que la conectividad de una comunidad es tanto o más importante para explicar los patrones de biodiversidad, que sus predictores más tradicionales (Ryser et al., 2024). Esta afirmación es sustentada en gran cantidad de estudios en diferentes ecosistemas y grupos taxonómicos (ver ejemplo Fig. 1). A continuación, se presenta algunos ejemplos desarrollados por las autoras.

Diversidad taxonómica

El efecto del flujo de individuos sobre los patrones de diversidad taxonómica es de los patrones teóricos y empíricos más reportados en la teoría de metacomunidades (Leibold & Chase, 2018; Vellend, 2016). Congruentemente, en diferentes grupos taxonómicos y ecosistemas, hemos observado un efecto positivo de la conectividad sobre la riqueza local (Borthagaray et al., 2012; Borthagaray et al., 2015a; Borthagaray et al., 2023b). En general, sitios más centrales podrían presentar mayor flujo de individuos y por tanto mayor número de especies. Sin embargo, dicho efecto depende del tamaño corporal del grupo taxonómico. El tamaño corporal asociado a la capacidad de dispersión determina el paisaje experimentado por distintas especies. En este sentido, organismos de mayor tamaño corporal experimentan un sistema continuo donde pueden alcanzar todo el paisaje, mientras que organismos de menor tamaño corporal son determinados por condiciones ambientales locales (Borthagaray et al., 2012; Borthagaray et al., 2015a). Así, los organismos de tamaño corporal intermedio son los más afectados por la conectividad de las comunidades. Este patrón fue observado para macroinvertebrados terrestres y acuáticos en el Desierto de Atacama y charcos temporales en el este de Uruguay, respectivamente (Borthagaray et al., 2012; Borthagaray et al., 2015a). De forma similar, en un trabajo realizado en los palmares de Rocha, Alfaro y colaboradores muestran que los grupos de mayor tamaño corporal de aves consumen en regiones más centrales del paisaje.

Estructura trófica

El efecto de la estructura espacial del paisaje sobre la estructura trófica en los ensamblajes locales es un patrón comparativamente menos conocido, y reportado en la ecología de metacomunidades (Arim et al., 2016; Anderson et al., 2018). El balance entre demanda energética y oferta alimenticia determina la posición trófica que un consumidor puede ocupar en una comunidad (McCann, 2012; Arim et al., 2016; Anderson et al., 2018). El aumento en demanda energética con el tamaño corporal determina que la viabilidad poblacional, y/o el desempeño individual de los grandes consumidores dependa de explotar diferentes comunidades locales (Ricklefs & Schluter, 1993; McCann, 2012). Este patrón fue observado en

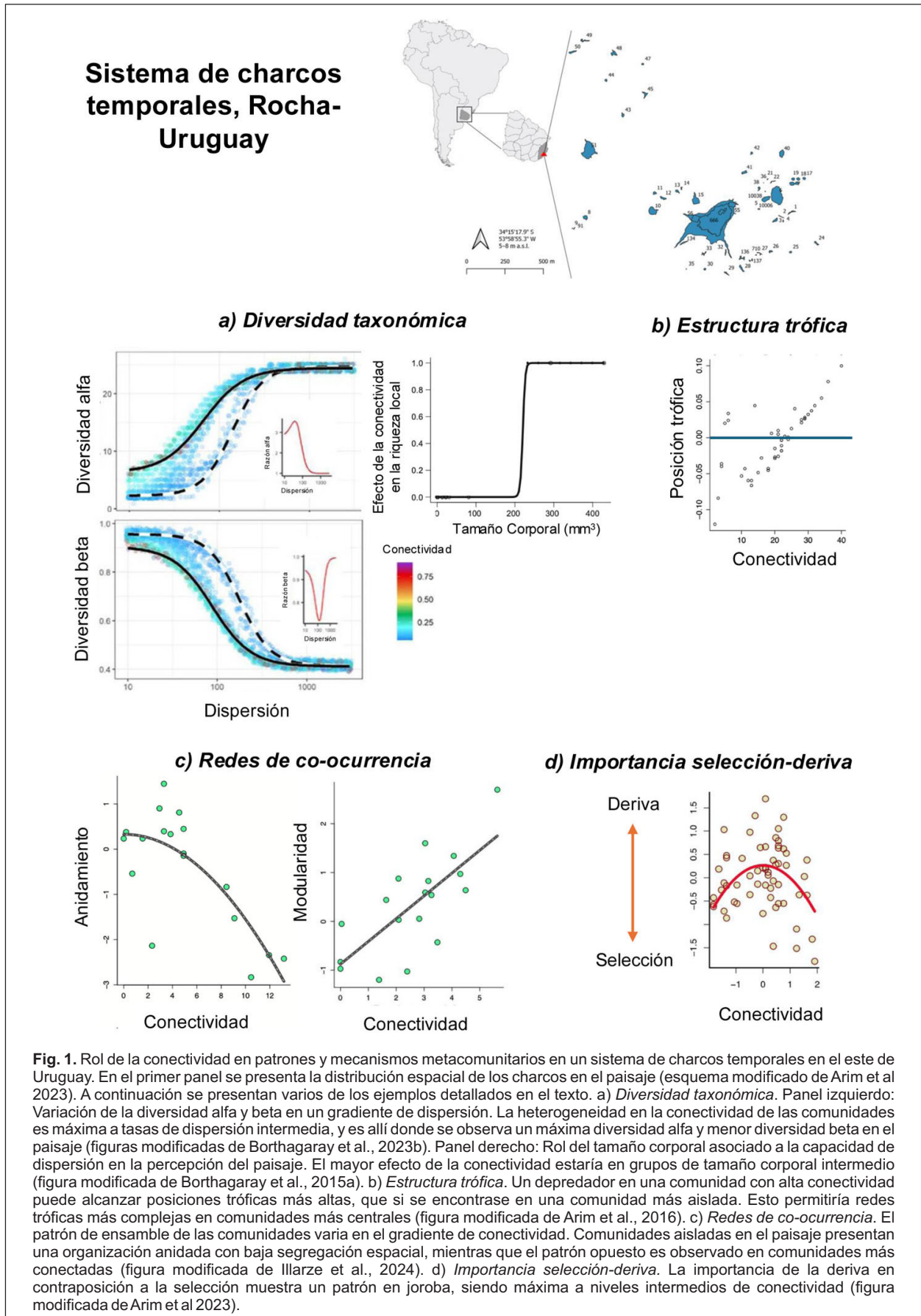
Arim y colaboradores (2016) donde fue reportada una relación positiva entre posición trófica y centralidad comunitaria. En comunidades más centrales, el aumento en el flujo entre poblaciones de consumidores, la mayor disponibilidad de presas y la diversidad de fuentes energéticas, determinan un ensamblaje de depredadores en posiciones tróficas más amplias y dietas más diversas. Por el contrario, en comunidades más aisladas con menor diversidad, número total de presas y flujo entre comunidades, implica menos disponibilidad energética, y consecuentemente cadenas tróficas más cortas por la ausencia de depredadores o dietas en posiciones tróficas más bajas (ver Arim et al., 2016).

Redes de co-ocurrencia

Menos reportado aún ha sido el efecto de la conectividad sobre la estructura de redes co-ocurrencia dentro de las comunidades (Illarze et al., 2024). En este contexto, Illarze y colaboradores (2024) muestran para una metacomunidad de charcos temporales en el este de Uruguay, que comunidades aisladas en el paisaje presentan una organización anidada con baja segregación espacial—i.e. modularidad y patrón en damero—mientras que el patrón opuesto es observado en comunidades más conectadas. Este fenómeno es atribuido al hecho de que el alto reclutamiento en comunidades centrales favorece mayor diversidad funcional. Esta alta diversidad de atributos permite que existan diferentes grupos de especies o módulos que usan ciertos microhábitats dentro de las comunidades determinando así un ensamble modular dentro de la comunidad. Asimismo, en comunidades limitadas por dispersión y baja diversidad funcional, los filtros ambientales afectan principalmente la riqueza, pero no el reemplazo espacial entre grupos funcionales, promoviendo una organización anidada dentro de la comunidad. De este modo, el efecto de la heterogeneidad local podría verse afectado por la ubicación espacial de la comunidad en el paisaje (Illarze et al., 2024).

Sistemas dendríticos

Las redes dendríticas como los ríos son de los sistemas que mejor evidencian el efecto de la estructura del paisaje sobre los patrones de biodiversidad, debido a su claro gradiente de conectividad—i.e. desde cabezas-aisladas a desembocadura-central (Muneepeerakul et al., 2008). Congruentemente, se ha sugerido que la posición de la comunidad en la red dendrítica determina qué mecanismos dominan y por tanto la estructura comunitaria (Brown & Swan, 2010). De este modo, comunidades ubicadas en las nacientes de los ríos—i.e. mayor aislamiento y menor flujo potencial—estarían estructuradas por filtros ambientales. Este escenario favorece una buena conexión atributo-ambiente (i.e. selección) y por tanto un ensamble dominado por pocas especies con atributos similares, determinando una baja diversidad taxonómica y funcional. Por otro lado, en las comunidades presentes en



los tramos medios y desembocaduras, el flujo de individuos es el principal determinante de su estructura (efecto de masas), borrando el efecto de los filtros locales. Este escenario favorece mayor número de especie y diversidad de atributos. En la cuenca del Río Negro, Uruguay, identificamos que el gradiente de conectividad determina el número de individuos en las comunidades locales, y esto afecta la biomasa, la riqueza taxonómica y diversidad funcional de peces (Borthagaray et al., 2020). Congruentemente con lo esperado, las cabeceras funcionarían como reservorio con pocas especies en cada comunidad, pero una alta diversidad beta entre ellas. Los tramos más centrales, por otro lado, mostraron mayor biomasa y riqueza de especies de peces.

Importancia selección-deriva

Una vez que se reconoció que la diversidad emerge de un balance entre la importancia de la selección y la deriva, la pregunta sobre qué determina este balance pasó a tener un lugar central en la teoría contemporánea (Shipley, 2014; Vellend, 2016; Leibold & Chase, 2018). En comunidades de plantas de charcos temporales en Rocha, Uruguay, encontramos que el área, la heterogeneidad y la conectividad de las comunidades determinó la importancia de la deriva en el ensamblaje de especies (Arim et al., 2023). De hecho, la importancia de la deriva en contraposición a la selección presentó un patrón en joroba, siendo máxima a niveles intermedios de conectividad (Arim et al., 2023). Esto reflejaría un cambio en la importancia relativa de dos mecanismos contrapuestos. Por un lado, la conectividad favorece el reclutamiento y persistencia de especies por un efecto de masa de la inmigración. Este efecto de masa reduce la relación entre los rasgos de los organismos y los procesos de selección locales (Borthagaray et al., 2015b). La limitada dispersión en comunidades aisladas incrementa así la importancia de la selección local y la selección por especies con rasgos que les permiten acceder a estas comunidades, reduciendo así el papel de la deriva (Leibold et al., 2004; Ai et al., 2013; Leibold et al., 2019). Sin embargo, lo opuesto también puede ser cierto. La limitación a la dispersión por el aislamiento de las comunidades puede incrementar la deriva debido a la reducción de la diversidad taxonómica y funcional, y a un incremento en la estocasticidad en el reclutamiento de especies (Chase, 2010; Orrock & Watling, 2010; Fisher & Mehta, 2014; Fukami, 2015; Leibold & Chase, 2018; Siqueira et al., 2019). Ambas hipótesis fueron sustentadas en nuestro estudio, reportándose que desde conectividades bajas a medias se promovía la estocasticidad con el aumento de la conectividad. No obstante, la conectividad reduciría la importancia de la deriva desde niveles intermedios a altos (Arim et al., 2023).

Conectividad y el manejo de los ecosistemas

El contexto espacial no debería resultar ajeno a la

hora de generar estrategias y pautas de monitoreo de los ecosistemas. En un escenario de fragmentación y pérdida de hábitat, hoy el manejo de la biodiversidad depende críticamente del manejo de la conectividad del paisaje (Game et al., 2011; Krosby et al., 2015; Harvey et al., 2017; Carroll et al., 2018; Loke & Chisholm, 2022; Rayfield et al., 2023). Un paisaje conectado por dispersión permite a los individuos, especies y comunidades seguir los cambios ambientales y recuperarse de los disturbios (Cunillera-Montcusí et al., 2021; Fricke et al. 2022; Cunillera-Montcusí et al., 2023). De hecho, el Convenio sobre Biodiversidad Biológica ha recomendado la creación de sistemas de áreas protegidas bien conectadas como potencial estrategia de mitigación frente a crecientes amenazas a la biodiversidad (Álvarez-Romero et al., 2018; Saura et al., 2018; Dinerstein et al., 2019). Por tanto, la preservación de una estructura espacial de los ecosistemas resiliente a los disturbios esperados por cambio climático es central para la mitigación de sus impactos (Cunillera-Montcusí et al., 2021; Mai et al., 2024).

La preservación o restauración de algunas zonas en el paisaje puede impactar fuertemente a la biodiversidad, no solamente por la cantidad de especies que albergan sino por su uso como corredores biológicos para la dispersión (Keitt et al., 1997; Haddad et al., 2011; Haddad et al., 2014; Haddad et al., 2015; Li et al., 2021). Estos corredores conectan parches que en otro escenario serían inalcanzables por ciertas especies, funcionando como fuente de individuos para los sitios impactados (Brown & Kodric-Brown, 1977; Shmida & Wilson, 1985; Hanski, 1999; Leibold & Chase, 2018). Este flujo permite la re-colonización por varias especies y evita la extinción de las poblaciones locales, incrementando significativamente la diversidad del sistema (Leibold et al., 2004; Loke & Chisholm, 2022; Moor et al. 2022). Por tanto, la ubicación espacial de estas fuentes en el paisaje es esencial para garantizar que gran parte del paisaje impactado pueda ser recuperado, aumentando la diversidad por este efecto (Cunillera-Montcusí et al., 2021; Borthagaray et al., 2023b).

El mapeo del paisaje, jerarquizando la importancia de cada área para los distintos procesos ecológicos que sustentan a la biodiversidad y sus servicios, se ha consolidado en los últimos años como una importante estrategia de manejo (Gonzalez et al., 2017; Carroll et al., 2018; Barnett & Belote, 2021; Szabolcs et al. 2022). En este sentido, la identificación de regiones que favorecen la conectividad conformando corredores biológicos y de áreas potencialmente fuentes de organismos, resulta clave para evitar que poblaciones y ecosistemas queden aislados (Carroll et al., 2018; Dinerstein et al., 2019; Ward et al., 2020; Barnett & Belote, 2021; Wood et al., 2022). En este sentido, en Cunillera-Montcusí y colaboradores (2023) hemos realizado mapas espaciales de cuerpos de agua continentales jerarquizando las zonas "calientes" (de mayor importancia) a conservar a escala continental

(toda Europa) según su rol funcional en la dispersión. Debido a su tamaño, algunos parches pueden producir un gran flujo de individuos y especies hacia otros parches, aumentando significativamente su diversidad. Por otro lado, parches incluso muy pequeños, pero con una ubicación espacial más central podrían ser esenciales para la dispersión y llegada de individuos a grandes escalas. La identificación de estas áreas fuente y corredores es clave para la conservación de la conectividad del paisaje.

CONSIDERACIONES FINALES

La conectividad es un componente clave de la biodiversidad que ha sido poco considerado durante mucho tiempo. Hoy sabemos que es tan o más relevante que los clásicos determinantes locales a la hora de explicar los patrones de biodiversidad. Características como la configuración del paisaje, la ubicación relativa de las comunidades locales (grado de aislamiento) y su interacción con atributos vinculados a la capacidad de dispersión de las especies, ofrecen abordajes complementarios a los tradicionales para comprender los patrones observados en sistemas naturales. Con este ensayo esperamos dejar en evidencia la relevancia de su incorporación tanto en trabajos teóricos como en abordajes empíricos en ecología.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) y CSIC Grupos- UDELAR (ID 657725). AIB agradece a los proyectos FCE_1_2021_1_167009 y CSIC I+D 2020. MI también agradece el apoyo de la convocatoria CSIC_ini 2023 (22420230100056UD). VP agradece la financiación del proyecto FCE_3_2018_1_148560. FR agradece el apoyo otorgado POS_FCE_2021_1_1010815. PM y MA también agradecen la financiación de las convocatorias CSIC I+D 2019 (334) y CSIC I+D 2022 respectivamente.

REFERENCIAS

- Ai, D., Gravel, D., Chu, C., & Wang, G. (2013). Spatial structures of the environment and of dispersal impact species distribution in competitive metacommunities. *PloS one*, 8(7), e68927.
- Álvarez-Romero, J.G., Munguía-Vega, A., Beger, M., del Mar Mancha-Cisneros, M., Suárez-Castillo, A.N., Gurney, G.G., ... & Reyes-Bonilla, H. (2018). Designing connected marine reserves in the face of global warming. *Global Change Biology*, 24(2), e671-e691.
- Anderson, E.P., Jenkins, C.N., Heilpern, S., Maldonado-Ocampo, J.A., Carvajal-Vallejos, F.M., Encalada, A.C., ... & Tedesco, P.A. (2018). Fragmentation of Andes-to-Amazon connectivity by hydropower dams. *Science advances*, 4(1), eaao1642.
- Arim, M., Borthagaray, A.I., & Giacomini, H.C. (2016). Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 73, 1-18. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0156>
- Arim, M., Pinelli, V., Rodríguez-Tricot, L., Ortiz, E., Illarze, M., Fagúndez-Pachón, C., & Borthagaray, A.I. (2023). Chance and necessity in the assembly of plant communities: Stochasticity increases with size, isolation and diversity of temporary ponds. *Journal of Ecology*, 111(8), 1641-1655.
- Barnett, K., & Belote, R.T. (2021). Modeling an aspirational connected network of protected areas across North America. *Ecological Applications*, n/a(n/a), e2387.
- Bauer, B., Kleyer, M., Albach, D.C., Blasius, B., Brose, U., Ferreira-Arruda, T., ... & Hillebrand, H. (2021). Functional trait dimensions of trophic metacommunities. *Ecography*, 44(10), 1486-1500.
- Borthagaray, A.I., Arim, M., & Marquet, P.A. (2012). Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos*, 121(5), 697-710.
- Borthagaray, A.I., Barreneche, J.M., Abades, S., & Arim, M. (2014). Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. *Ecography*, 37(6), 564-571.
- Borthagaray, A.I., Berazategui, M., & Arim, M. (2015a). Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos*, 124(10), 1383-1390.
- Borthagaray, A.I., Pinelli, V., Berazategui, M., Rodríguez-Tricot, L., & Arim, M. (2015b). Effects of metacommunity network on local communities structure: from theoretical predictions to empirical evaluations. In A. Belgrano, G. Woodward, y U. Jacob (Eds.), *Aquatic Functional Biodiversity*. Elsevier.
- Borthagaray, A.I., Teixeira-de Mello, F., Tesitore, G., Ortiz, E., Illarze, M., Pinelli, V., ... & Arim, M. (2020). Community isolation drives lower fish biomass and species richness, but higher functional evenness, in a river metacommunity. *Freshwater Biology*, 65(12), 2081-2095.
- Borthagaray, A., Cunillera-Montcusí, D., Bou, J., Biggs, J., & Arim, M. (2023a). Pondscape or waterscape? The effect on the diversity of dispersal along different freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 850.
- Borthagaray, A.I., Cunillera-Montcusí, D., Bou, J.,

- Tornero, I., Boix, D., Anton-Pardo, M., ... & Arim, M. (2023b). Heterogeneity in the isolation of patches may be essential for the action of metacommunity mechanisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11.
- Brose, U., Ostling, A., Harrison, K., & Martinez, N.D. (2004). Unified spatial scaling of species and their trophic interactions. *Nature*, 428, 167-171.
- Brown, B.L., & Swan, C.M. (2010). Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 79, 571-580.
- Brown, J.H., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58, 445-449.
- Brown, J.H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, 41(1), 8-22.
- Cañedo-Argüelles, M., Boersma, K.S., Bogan, M.T., Olden, J.D., Phillipsen, I., Schriever, T.A., & Lytle, D.A. (2015). Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. *Journal of Biogeography*, 42(4), 778-790.
- Carroll, C., Parks, S.A., Dobrowski, S.Z., & Roberts, D.R. (2018). Climatic, topographic, and anthropogenic factors determine connectivity between current and future climate analogs in North America. *Global Change Biology*, 24(11), 5318-5331.
- Castillo-Escrivà, A., Aguilar-Alberola, J.A., & Mesquita-Joanes, F. (2017). Spatial and environmental effects on a rock-pool metacommunity depend on landscape setting and dispersal mode. *Freshwater Biology*, 62(6), 1004-1011.
- Chase, J.M., & Shulman, R.S. (2009). Wetland isolation facilitates larval mosquito density through the reduction of predators. *Ecological Entomology*, 34(6), 741-747.
- Chase, J.M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328(5984), 1388-1391.
- Chase, J.M., Burgett, A.A., & Biro, E.G. (2010). Habitat isolation moderates the strength of top-down control in experimental pond food webs. *Ecology*, 91(3), 637-643.
- Chase, J.M., Jeliaskov, A., Ladouceur, E., & Viana, D.S. (2020). Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1469(1), 86-104.
- Cunillera-Montcusí, D., Borthagaray, A.I., Boix, D., Gascón, E., Sala, J., Tornero, I., ... & Arim, M. (2021). Metacommunity network structure determines nonlinear transition in biodiversity resilience to wildfire. *Ecography*, 44, 1022-1034.
- Cunillera-Montcusí, D., Bou, J., Mehner, T., Brucet, S., Arim, M., & Borthagaray, A.I. (2023). The European freshwater landscape and hotspot areas of mass effects and regional connectivity. *Diversity and Distributions*, 29(8), 997-1008.
- Dale, M.R.T., & Fortin, M.-J. (2010). From graphs to spatial graphs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 41, 21-38.
- Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016). Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, 125(2), 149-159.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., ... & Declerc, S. A. J. (2012). Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 15, 740-747.
- Dinerstein, E., Vynne, C., Sala, E., Joshi, A.R., Fernando, S., Lovejoy, T.E., ... & Wikramanayake, E. (2019). A Global Deal For Nature: Guiding principles, milestones, and targets. *Science Advances*, 5(4), eaaw2869.
- Economo, E.P., & Keitt, T.H. (2008). Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. *Ecology Letters*, 11, 52-62.
- Economo, E.P., & Keitt, T.H. (2010). Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos*, 119, 1355-1363.
- Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A., ... & Savage, V.M. (2015). Scaling from traits to ecosystems: developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. *Advances in Ecological Research*, 52, 249-318.
- Estrada, E., & Bodin, Ö. (2008). Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecology* 18: 1810-1825. *Ecological Applications*, 18(7), 1818-1825.
- Fisher, C.K., & Mehta, P. (2014). The transition between the niche and neutral regimes in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(36), 13111-13116.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T., & Brimacombe, C. (2021). Network ecology in dynamic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1949), 20201889.
- Fortuna, M.A., & Bascompte, J. (2006). Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9, 281-286.
- Fukami, T. (2015). Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1-23.
- Game, E.T., Lipsett-Moore, G., Saxon, E., Peterson, N., & Sheppard, S. (2011). Incorporating climate change adaptation into national conservation assessments. *Global Change Biology*, 17(10), 3150-3160.
- Gonzalez, A., Thompson, P., & Loreau, M. (2017).

- Spatial ecological networks: planning for sustainability in the long-term. *Current opinion in environmental sustainability*, 29, 187-197.
- Grainger, T.N., & Gilbert, B. (2016). Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. *Oikos*, 125(9), 1213-1223.
- Haddad, N.M., Hudgens, B., Damschen, E., Levey, D., Orrock, J., Tewksbury, J. J., & Weldon, A. J. (2011). Assessing positive and negative ecological effects of corridors. *Sources, Sinks and Sustainability*, 475-504.
- Haddad, N.M., Brudvig, L., Damschen, E., Evans, D., Johnson, B., Levey, D., ... & Weldon, A. (2014). Potential Negative Ecological Effects of Corridors. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, 28.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R., ... & Townshend, J.R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.*, 1, e1500052.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.
- Harvey, E., Gounand, I., Ward, C.L., & Altermatt, F. (2017). Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 371-379.
- Hill, M.J., Heino, J., Thornhill, I., Ryves, D.B., & Wood, P.J. (2017). Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. *Oikos*, 126(11), 1575-1585.
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E.T., Chase, J.M., Downing, J.A., Eriksson, B.K., ... & Ryabov, A.B. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169-184.
- Holt, R.D. (1993). Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In R.E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.), *Species diversity in Ecological Communities: historical and geographical perspectives* (pp. 77-88). University of Chicago Press.
- Hubbell, S.P. (2001). *A unified theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Illarze, M., Arim, M., Ramos-Jiliberto, R., & Borthagaray, A.I. (2024). Community connectivity and local heterogeneity explain animal species co-occurrences within pond communities. *Journal of Animal Ecology*, 93(8), 1123-1134.
- Jones, N.T., Germain, R.M., Grainger, T.N., Hall, A.M., Baldwin, L., & Gilbert, B. (2015). Dispersal mode mediates the effect of patch size and patch connectivity on metacommunity diversity. *Journal of Ecology*, 103(4), 935-944.
- Jordán, F., Okey, T.A., Bauer, B., & Libralato, S. (2008). Identifying important species: Linking structure and function in ecological networks. *Ecological Modelling*, 216, 75-80.
- Keitt, T.H., Urban, D.L., & Milne, B.T. (1997). Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology*. *Conservation Ecology*, 1(1), 4.
- Krosby, M., Breckheimer, I., John Pierce, D., Singleton, P.H., Hall, S.A., Halupka, ... & Schuett-Hames, J.P. (2015). Focal species and landscape "naturalness" corridor models offer complementary approaches for connectivity conservation planning. *Landscape Ecology*, 30(10), 2121-2132.
- Lawton, J.H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177-192.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., ... & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613.
- Leibold, M.A., & Chase, J.M. (2018). *Metacommunity Ecology*. Princeton University Press.
- Leibold, M.A., Urban, M.C., De Meester, L., Klausmeier, C.A., & Vanoverbeke, J. (2019). Regional neutrality evolves through local adaptive niche evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201808615.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237-240.
- Li, D., Clements, C.F., Shan, I.L.G., & Memmott, J. (2021). Corridor quality affects net movement, size of dispersers, and population growth in experimental microcosms. *Oecologia*, 195(2), 547-556.
- Loke, L.H.L., & Chisholm, R.A. (2022). Measuring habitat complexity and spatial heterogeneity in ecology. *Ecology Letters*, 25(10), 2269-2288.
- Loreau, M., & Mouquet, N. (1999). Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist*, 154(4), 427-440.
- MacArthur, R.H., & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mai, P., Marchesi, E., Pollero, A., Zabaleta, M., Cappuccio, L., Fernández, S., Idjiloff, N., & Arim, M. (2024). Unraveling local and regional determinants of high plant diversity at marine rocky outcrops in Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 35. <https://doi.org/10.1111/jvs.13284>
- McCann, K.S. (2012). *Food Webs* (Vol. 50). Princeton University Press.
- Mougi, A., & Kondoh, M. (2016). Food-web complexity, meta-community complexity and community stability. *Scientific Reports*, 6.
- Mouquet, N., & Loreau, M. (2002). Coexistence in

- metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist*, 159(4), 420-426.
- Mouquet, N., & Loreau, M. (2003). Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, 162(5), 544-557.
- Muneepeerakul, R., Bertuzzo, E., Lynch, H.J., Fagan, W.F., Rinaldo, A., & Rodriguez-Iturbe, I. (2008). Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. *Nature*, 453(7192), 220.
- Orrock, J.L., & Watling, J.I. (2010). Local community size mediates ecological drift and competition in metacommunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1691), 2185-2191.
- Phillipsen, I.C., & Lytle, D.A. (2013). Aquatic insects in a sea of desert: population genetic structure is shaped by limited dispersal in a naturally fragmented landscape. *Ecography*, 36(6), 731-743.
- Pillai, P., Gonzalez, A., & Loreau, M. (2012). Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 108(48), 19293-19298.
- Rayfield, B., Baines, C.B., Gilarranz, L.J., & Gonzalez, A. (2023). Spread of networked populations is determined by the interplay between dispersal behavior and habitat configuration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(11), e2201553120.
- Ricklefs, R.E. (1987). Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235(4785), 167-171.
- Ricklefs, R.E., & Schluter, D. (1993). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press.
- Ritchie, M.E. (2010). *Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities* (Vol. 45). Princeton University Press.
- Rodriguez-Tricot, L., & Arim, M. (2019). From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size, and landscape structure. *Ecography*.
- Ryser, R., Hirt, M.R., Häussler, J., Gravel, D., & Brose, U. (2021). Landscape heterogeneity buffers biodiversity of simulated meta-food-webs under global change through rescue and drainage effects. *Nature Communications*, 12(1), 4716-4716.
- Ryser, R., Chase, J.M., Gauzens, B., Häussler, J., Hirt, M.R., Rosenbaum, B., & Brose, U. (2024). Landscape configuration can flip species–area relationships in dynamic meta-food-webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 379(1907), 20230138.
- Sarremejane, R., Mykrä, H., Bonada, N., Aroviita, J., & Muotka, T. (2017). Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. *Freshwater Biology*, 62(6), 1073-1082.
- Saura, S., Bertzky, B., Bastin, L., Battistella, L., Mandrici, A., & Dubois, G. (2018). Protected area connectivity: Shortfalls in global targets and country-level priorities. *Biological Conservation*, 219, 53-67.
- Savary, P., Lessard, J.P., & Peres-Neto, P.R. (2024). Heterogeneous dispersal networks to improve biodiversity science. *Trends in Ecology & Evolution*, 39(3), 229-238.
- Scheffer, M., Van Geest, G.J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Butler, M.G., ... & De Meester, L. (2006). Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112(1), 227-231.
- Schoener, T.W. (1989). Food webs from the small to the large. *Ecology*, 70, 1559-1589.
- Shipley, B. (2010). Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos*, 119, 604-609.
- Shipley, B. (2014). Measuring and interpreting trait-based selection versus meta-community effects during local community assembly. *Journal of Vegetation Science*, 25, 55-65.
- Shmida, A., & Wilson, M.V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1-20.
- Siqueira, T., Saito, V.S., Bini, L.M., Melo, A.S., Petsch, D.K., Landeiro, V.L., ... & Heino, J. (2019). Community size affects the signals of selection and ecological drift on biodiversity. *515098*, 515098.
- Storch, D. (2012). Biodiversity and its energetic and thermal controls. In R.M. Sibly, J.H. Brown, & A. Kodric-Brown (Eds.), *Metabolic ecology: a scaling approach*. Wiley-Blackwell.
- Storch, D., Bohdalková, E., & Okie, J. (2018). The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters*, 21(6), 920-937.
- Suzuki, Y., & Economo, E.P. (2021). From species sorting to mass effects: spatial network structure mediates the shift between metacommunity archetypes. *Ecography*, 44(5), 715-726.
- Thompson, P.L., Guzman, L.M., De Meester, L., Horváth, Z., Ptacnik, R., Vanschoenwinkel, B., ... & Chase, J.M. (2020). A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters*, 23(9), 1314-1329.
- Tornero, I., Boix, D., Bagella, S., Pinto-Cruz, C., Caria, M.C., Belo, A., Lumbreras, A., ... & Gascón, S.

- (2018). Dispersal mode and spatial extent influence distance-decay patterns in pond metacommunities. *PloS one*, 13(8), e0203119.
- Urban, D., & Keitt, T.H. (2001). Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205-1218.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183-206.
- Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities* (Vol. 57). Princeton University Press.
- Weiher, E., & Keddy, P.A. (1999). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.
- Wood, S.L.R., Martins, K.T., Dumais-Lalonde, V., Tanguy, O., Maure, F., St-Denis, A., ... & Gonzalez, A. (2022). Missing Interactions: The Current State of Multispecies Connectivity Analysis [Review]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10.
- Wright, D.H. (1983). Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, 41(3), 496-506.

Editoras de Sección:

Anita Aisenberg, Macarena González,
Carolina Rojas-Buffer