

Tesis de Maestría

Presión antrópica en ecorregiones de América del Sur evidenciada por la contaminación lumínica y sus efectos en la conectividad del paisaje

Lic. Florencia Reichmann Martínez

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Área Biología - Subárea Ecología y Evolución

Tutora: Dra. Ana Inés Borthagaray (CURE - Udelar)
Co-Tutor: Dr. Matías Arim (CURE - Udelar)

Departamento de Ecología y Gestión Ambiental

Maldonado, Uruguay
2025

Tesis de Maestría

**Presión antrópica en ecorregiones de América del Sur
evidenciada por la contaminación lumínica y sus efectos
en la conectividad del paisaje**

Lic. Florencia Reichmann Martínez

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Área Biología - Subárea Ecología y Evolución

Tutora: Dra. Ana Inés Borthagaray (CURE - Udelar)
Co-Tutor: Dr. Matías Arim (CURE - Udelar)

Departamento de Ecología y Gestión Ambiental

Maldonado, Uruguay
2025

RESUMEN

América del Sur ha experimentado un proceso de antropización a lo largo de todo su territorio. Se trata de un fenómeno complejo con múltiples dimensiones que interactúan determinando impactos en la diversidad y funcionamiento de los ecosistemas. La antropización implica una urbanización agregada en el territorio, el cambio de uso de suelos, contaminación química, física y una mayor presión de especies exóticas. A grandes escalas geográficas, capturar las potenciales presiones ejercidas por la interacción entre todos estos procesos es un desafío particularmente difícil. La contaminación lumínica, que afecta directamente el desempeño de los organismos, está también asociada a distintos impactos antrópicos, y tiene el potencial de resumir la compleja interacción entre estos forzantes en su efecto sobre los patrones de biodiversidad.

Esta tesis genera un mapa de contaminación lumínica y estima la propagación de los impactos locales sobre los patrones regionales de conectividad. Se presentan los patrones geográficos con y sin efecto de la contaminación lumínica en los mapas de conectividad. Se consideran métricas de conectividad asociadas a procesos metacomunitarios (e.g. efecto de masa y efecto corredor) en el paisaje de agua dulce y terrestre asociado a 51 ecorregiones de América del Sur. Con esta información, se calcula la capacidad de carga metapoblacional, una métrica que captura el efecto del paisaje sobre la viabilidad ecológica y la ocupación espacial de las especies. El análisis considera escenarios extremos de efectos a baja y alta contaminación lumínica en el desempeño de los organismos, considerando un rango plausible de escenarios biológicos.

Los resultados sugieren que la contaminación lumínica, y los efectos antrópicos asociados, estarían generando una importante reducción y reorganización de los patrones de conectividad, con un efecto neto de reducción en la capacidad de carga metapoblacional, incluso en escenarios de bajo impacto. Notablemente, se evidencia que los impactos no se limitarían a las áreas iluminadas, sino que se extienden en el paisaje, afectando incluso regiones oscuras. Las distintas métricas utilizadas para analizar efecto de masa y efecto corredor, muestran heterogéneos patrones de impacto, sugiriendo que los mecanismos afectados responden de forma diferenciada a la contaminación lumínica. Así mismo, la

teoría permite identificar regiones clave para preservar la conectividad y los corredores funcionales remanentes atenuando o revirtiendo el impacto actual. Los resultados también sugieren que existiría una deuda de extinción, por la que muchas especies aún presentes en el paisaje degradado podrían no ser viables a mediano y largo plazo.

Si bien los valores reportados son sensibles a los supuestos explícitos e implícitos del análisis, la magnitud de los mismos y la coherencia entre los escenarios extremos aquí evaluados, sustenta la existencia de una fuerte degradación a escala continental, con impactos que, probablemente, recién comienzan a evidenciarse. Este trabajo trasciende los límites del análisis local y propone escalar el enfoque hacia procesos regionales clave para la biodiversidad, dentro del marco actual de la ecología del paisaje y las metacomunidades. Se concluye que la contaminación lumínica no es simplemente una amenaza directa, sino también un factor que modifica la conectividad funcional del paisaje de América del Sur, y que su gestión debe atenderse prontamente y en múltiples escalas.

PALABRAS CLAVE

Contaminación lumínica, ALAN, conectividad, cambio uso de suelo, biodiversidad, América del Sur, corredores biológicos.

ABSTRACT

South America has undergone a process of anthropization across its entire territory. This is a complex phenomenon with multiple dimensions that interact to determine impacts on biodiversity and ecosystem functioning. Anthropization entails aggregated urbanization, land-use change, chemical and physical pollution, and increased pressure from exotic species. At large geographic scales, capturing the potential pressures exerted by the interaction among these processes is particularly challenging. Light pollution, which directly affects organism performance, is also associated with various anthropogenic impacts and has the potential to summarize the complex interplay of these drivers in its effects on biodiversity patterns.

This thesis develops a map of light pollution and estimates the propagation of local impacts on regional connectivity patterns. Connectivity maps are presented with and without the effects of light pollution. Connectivity metrics associated with metacommunity processes (e.g. mass effect and corridor effect) are evaluated across freshwater and terrestrial landscapes encompassing 51 ecoregions in South America. Based on this information, the metapopulation capacity is calculated, a metric that captures the effect of landscape structure on ecological viability and species spatial occupancy. The analysis considers extreme scenarios of low and high light pollution effects on organism performance, covering a plausible range of biological responses.

Results suggest that light pollution, and associated anthropogenic pressures, are driving a significant reduction and reorganization of connectivity patterns, with a net decrease in metapopulation capacity, even under low-impact scenarios. Notably, the impacts are not confined to illuminated areas but extend throughout the landscape, affecting even dark regions. The different metrics used to evaluate mass and corridor effects reveal heterogeneous patterns of impact, indicating that affected mechanisms respond differently to light pollution. The theoretical framework enables the identification of key regions for preserving connectivity and remaining functional corridors, thereby mitigating or reversing current impacts. The results also suggest the existence of an extinction debt, whereby many

species still present in degraded landscapes may not remain viable in the medium to long term.

Although the reported values are sensitive to both explicit and implicit assumptions of the analysis, their magnitude and the consistency across the extreme scenarios evaluated support the conclusion of severe degradation at the continental scale, with impacts that are likely only beginning to manifest. This work transcends the boundaries of local analyses and proposes scaling the approach to regional processes critical for biodiversity, within the current framework of landscape ecology and metacommunity theory. The study concludes that light pollution is not merely a direct threat, but also a driver that reshapes the functional connectivity of South America's landscapes, underscoring the urgent need for its management across multiple scales.

KEYWORDS

Light pollution, ALAN, connectivity, land-use change, biodiversity, South America, biological corridors

AGRADECIMIENTOS

A Ana y Matías, tutores de este trabajo, por acompañarme durante mi formación. A José Paruelo, Olga Barbosa y Alejandro Sánchez de Miguel, integrantes del tribunal, por el tiempo dedicado y los aportes sugeridos.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por la beca de maestría asociada al Proyecto de investigación Fundamental Fondo Clemente Estable (FCE_1_2021_1_167009) titulado “Ambiente, energía y temperatura como determinantes de patrones latitudinales de diversidad en un contexto metacomunitario”. Agradezco también a Jordi Bou, David Cunillera-Montcusi y Agustín de León, colaboradores del proyecto.

Índice

RESUMEN	3
ABSTRACT	5
AGRADECIMIENTOS	7
1 - INTRODUCCIÓN	10
1.1 Patrones geográficos de biodiversidad	10
1.2 Contaminación Lumínica	11
1.3 Teoría de grafos	13
2 - HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	15
Hipótesis	15
Predicciones	15
3 - OBJETIVOS	16
Objetivo general	16
Objetivos específicos	16
4 - METODOLOGÍA	16
4.1 Paisaje de agua dulce y paisaje terrestre (Obj. Específico 1)	17
4.2 Mapa de contaminación lumínica (Obj. Específico 2)	18
4.3 Impacto de la contaminación lumínica en la densidad local (Obj. Específico 3)	20
4.4 Impacto de la contaminación lumínica en la conectividad (Obj. Específico 4)	22
4.5 Impacto de la contaminación lumínica en la capacidad de carga (Obj. Específico 5)	24
5 - RESULTADOS	25
5.1 Paisaje de agua dulce y paisaje terrestre en América del Sur	25
5.2 Mapa de contaminación lumínica para América del Sur	26
5.3 Impacto de la contaminación lumínica en la densidad local	28
5.4 Impacto de la contaminación lumínica en la conectividad del paisaje	30
5.4.1 Efecto de masa (grado de entrada y grado de salida)	30
5.4.2 Efecto corredor (intermediación)	35
5.5 Impacto de la contaminación lumínica sobre la capacidad de carga del paisaje	41

6 - DISCUSIÓN	43
Propagación espacial de efectos locales	43
Conectividad e impacto antrópico	44
Capacidad de carga del paisaje, impactos y deuda de extinción	45
Estrategias de manejo basadas en los resultados	46
Supuestos y robustez de los abordajes transitados	49
7 - CONCLUSIÓN	51
9 - REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

1 - INTRODUCCIÓN

1.1 Patrones geográficos de biodiversidad

Uno de los aspectos más atendidos en ecología ha sido el estudio de los patrones geográficos de biodiversidad (Cao et al., 2021; Gaston, 2000; Rohde, 1992; Schumm et al., 2019; Usinowicz et al., 2017). Estos patrones están determinados por cuatro grandes mecanismos: la selección natural, la diversificación taxonómica y funcional, la deriva y la dispersión en el paisaje (Brown et al., 1998; Leibold & Chase, 2018; Vellend, 2010). La selección natural opera a través de filtros ambientales y bióticos, favoreciendo a aquellos organismos con rasgos que maximizan su éxito reproductivo en el contexto dado (Vellend et al., 2017). La deriva suma un componente de aleatoriedad en la composición de las comunidades, ya que el éxito de los organismos también puede estar influenciado por el azar (Arim et al., 2023; Shipley, 2010). La diversificación taxonómica y funcional definen el abanico en el que estos mecanismos pueden operar y determinan una variedad de respuestas a las presiones ambientales y antropogénicas (Vellend et al., 2017). Finalmente, la dispersión tiene un papel central en la disponibilidad de especies sobre las que actúan los demás procesos, por facilitar la llegada de individuos a una comunidad y aumentar la representación de ciertas especies en un ecosistema (Enquist et al., 2015).

La estructura del paisaje es un determinante central de los mecanismos que mantienen y generan la diversidad y funcionamiento ecosistémico (Leibold & Chase, 2018; Savary et al., 2023; Thompson et al., 2020; Vellend et al., 2017), y esta estructura, está definida por el arreglo espacial de las comunidades en el paisaje (Economio & Keitt 2008, 2010, Barnett & Belote 2021). Este contexto pone especial énfasis, en la idea de que las comunidades biológicas no son unidades aisladas, sino que están interconectadas por el flujo de individuos que se dispersan por el paisaje (Leibold et al., 2004). Notablemente, ambientes con la misma cantidad de recursos disponibles, la misma área, heterogeneidad ambiental e igual productividad, pueden diferir ampliamente en la biodiversidad que alojan por ubicarse en zonas geográficamente más centrales o aisladas en el paisaje (Borthagaray, Cunillera-Montcusí, Bou, Tornero, et al., 2023; Cunillera-Montcusí et al., 2023).

La conectividad es un componente clave de la estructura del paisaje. En los últimos años, la dispersión de organismos y la consideración explícita de la estructura del paisaje han cobrado especial relevancia ya que la fragmentación del paisaje y la pérdida de hábitat son reconocidas causas de la crisis actual de biodiversidad global (Barnett & Belote, 2021; Borthagaray et al., 2025; Haddad et al., 2017; Leibold & Chase, 2018; Tilman et al., 1994; Urban & Keitt, 2001). Por tal motivo, atender el fenómeno de la fragmentación del paisaje para mantener su conectividad, es una de las grandes estrategias propuestas para la conservación de la biodiversidad (Brodie et al., 2025; Carroll et al., 2018; Game et al., 2011). Sin embargo, el análisis del efecto de la estructura del paisaje en la dispersión se ha enfocado principalmente en su estructura física (ej. barreras y corredores geográficos), quedando otros aspectos que afectan el movimiento de individuos menos atendidos. Tal es el caso de las presiones antrópicas al paisaje, como el avance de la urbanización y otros cambios de uso de suelos (Grimm et al., 2008; Seto et al., 2012), el aumento de la contaminación química (Grimm et al., 2008; Stokal et al., 2021), física (Cheval et al. 2024; Hao et al. 2023; Voukali et al. 2024) y acústica (Kunc & Schmidt, 2021), y la introducción de especies exóticas (Kowarik, 2008; Lockwood, 2006). Entre estas presiones, la contaminación lumínica constituye un caso particularmente relevante. Es una perturbación antrópica difusa, espacialmente extendida y con fuerte capacidad de propagación, que aún no ha sido incorporada de forma explícita dentro del marco de la conectividad del paisaje. A diferencia de la fragmentación física tradicional, la contaminación lumínica puede generar fragmentación funcional incluso en ausencia de pérdida de hábitat, al modificar los ciclos naturales de luz y oscuridad, indispensables para la biodiversidad a múltiples escalas. Esta ausencia de análisis desde la conectividad abre un vacío conceptual y metodológico que este trabajo busca abordar.

1.2 Contaminación Lumínica

En este trabajo, se define la contaminación lumínica como la alteración de las condiciones naturales de oscuridad producida por la emisión de luz nocturna artificial, en línea con los criterios establecidos en la Convención de la ONU sobre la Contaminación Atmosférica Transfronteriza a Larga Distancia (1979). Bajo este marco, la luz artificial nocturna puede ser

considerada un contaminante ambiental en tanto constituye una forma de energía de origen antrópico que altera la disponibilidad natural de luz y puede generar impactos sobre la economía, la salud humana, el patrimonio cultural y los ecosistemas (Falchi et al., 2016; Gaston et al., 2013; Hölker et al., 2010; Jägerbrand & Spoelstra, 2023). El cambio espacial, temporal y espectral de la luz disponible genera desajustes en la sincronización del reloj biológico de especies mediante la alteración de la producción de melatonina (Gaston et al. 2017; Dominoni et al. 2016; Yang et al. 2024). En los últimos años, el análisis de su impacto sobre la fisiología y los patrones de actividad de organismos ha crecido notoriamente. Existe evidencia de impactos negativos en aves migratorias, anfibios, peces, mamíferos, reptiles, insectos y plantas (Jägerbrand & Spoelstra, 2023; Jechow & Hölker, 2019; Liu et al., 2024; Owens & Lewis, 2018; Sanders et al., 2021). Pese al creciente cuerpo de evidencia, los estudios que atienden cómo estas alteraciones se propagan a niveles de organización superiores (e.g. comunidades, ecosistemas) aún son escasos. Algunos trabajos concluyen que la exposición a la contaminación lumínica provoca fuertes respuestas comportamentales que alteran interacciones tróficas como depredación, pudiendo variar la estructura de una comunidad y el funcionamiento ecosistémico (Sanders et al. 2021; Jägerbrand and Spoelstra 2023; Kosicki 2021; Sanders et al. 2023; Seymoure et al. 2023). Estos estudios evidencian que la contaminación lumínica genera fragmentación de hábitats y hace de barrera al movimiento de individuos, promoviendo refugios oscuros aislados (Challéat et al., 2021; Cox & Gaston, 2023; Ditmer et al., 2021; Le Tallec et al., 2024; Sanders et al., 2023). Además de tener un efecto negativo bien reportado sobre la conectividad del paisaje, la contaminación lumínica opera como un buen proxy de actividad antrópica, utilizándose como indicador del PBI nacional, de cambios en densidades poblacionales, de cambios en las tasas de crecimiento urbano residencial y comercial y de patrones estacionales de actividad humana (Chen & Nordhaus, 2011; Elvidge et al., 1997; Mellander et al., 2015; Mokhtari et al., 2025; Small & Nicholls, 2003).

La contaminación lumínica tiene un impacto creciente y a gran escala. Se estima que el 80% de la población mundial reside actualmente bajo cielos contaminados y que el brillo del cielo ha aumentado en torno al 10% cada año de la última década (Cox & Gaston, 2023; Falchi et al., 2016; Kyba et al., 2017, 2023; Linares Arroyo et al., 2024). Este impacto sigue un arreglo

espacial no aleatorio, focalizado en áreas urbanas y difuso en el resto del territorio (Cauwels et al., 2014). No obstante, las áreas no urbanas generan más del 50% de la luz nocturna total captada en imágenes satelitales, presentando mayores tasas de crecimiento, debido a las emisiones en zonas industriales, de extracción de recursos o a redes de transporte como rutas y caminos (Cauwels et al., 2014; Linares Arroyo et al., 2024; Sanders et al., 2021). Estas tendencias globales se profundizan en América del Sur, que presenta una de las tendencias de aumento de las emisiones de luz nocturna artificial más aceleradas y escasas medidas regulatorias para su control (Kyba et al., 2023; Mu et al., 2021).

A pesar de que se reconoce el aumento de las emisiones de contaminación lumínica y se tiene evidencia del alto impacto en los mecanismos que promueven y mantienen la biodiversidad y funcionamiento ecosistémico, su efecto potencial a grandes escalas geográficas ha sido escasamente abordado (Cox & Gaston, 2023; Gaston, 2019; Sanders et al., 2023). En esta tesis se propone considerar la distribución espacial de la contaminación lumínica, entendida como toda luz nocturna artificial recibida por el satélite, para avanzar en el reconocimiento del impacto potencial sobre los patrones latitudinales de conectividad en América del Sur. Se espera aportar a la comprensión del rol funcional de distintas áreas en procesos de dispersión y su interrelación con los paisajes físicos y lumínicos, sentando así las bases para un manejo bien sustentado en la teoría ecológica.

1.3 Teoría de grafos

La teoría de grafos permite estudiar y modelar sistemas complejos mediante la representación de sus componentes como nodos y las relaciones entre ellos como enlaces o conexiones (Barabasi, 2016; Newman, 2018). En la ecología del paisaje las herramientas de grafos han demostrado ser una valiosa aproximación para representar explícitamente el paisaje y así avanzar en el rol de su estructura espacial en procesos ecológicos como la dispersión de organismos y la persistencia de las poblaciones, entre otros (Borthagaray, Berazategui, et al., 2015; Borthagaray, Pinelli, et al., 2015; Economo & Keitt, 2010; Harvey et al., 2017; Keitt et al., 1997). En este contexto, los grafos dirigidos y pesados se utilizan para representar la estructura del paisaje, donde cada nodo corresponde a una comunidad local y

los enlaces indican posibles relaciones funcionales entre ellas. La fuerza de estas conexiones puede estar determinada por factores como la distancia geográfica, la heterogeneidad del hábitat y las barreras ecológicas (Keitt et al., 1997; Newman, 2018). Aunque la teoría de grafos se ha utilizado para modelar el flujo de individuos, diversos estudios han demostrado su utilidad para representar otros procesos ecológicos, como la difusión de contaminantes a través del paisaje (Downes et al., 2017; Heino et al., 2017; Patrick et al., 2021). Más recientemente la contaminación lumínica ha sido incorporada como factor ambiental que también altera la estructura de las metacomunidades (Khattar & Peres-Neto, 2025). Hasta donde conocemos, la contaminación lumínica no ha sido abordada como una fuente de fragmentación funcional del paisaje ni como un proceso cuya propagación depende de la conectividad espacial, tal como se propone en este trabajo.

A partir de este abordaje es posible cuantificar la importancia relativa de cada nodo dentro de la red ecológica, e identificar áreas relevantes y corredores, para preservar mecanismos mediados por dispersión, determinantes de la biodiversidad (Carroll et al., 2018; Economo & Keitt, 2010; Estrada & Bodin, 2008; Keitt et al., 1997). Entre estas métricas se encuentran la centralidad de grado de entrada (in-degree centrality), centralidad de grado de salida (out-degree centrality) y centralidad de intermediación (betweenness centrality) (Newman, 2018). Las dos primeras han sido asociadas a regiones del paisaje que reciben o son fuente de propágulos para otras comunidades en el paisaje, mientras que la centralidad de intermediación refiere a regiones que funcionan como corredores entre áreas lejanas en el paisaje que de otra forma permanecen aisladas (Cunillera-Montcusi et al. 2023, (Cunillera-Montcusi et al., 2025).

El análisis de redes en ecología es una herramienta útil para identificar áreas prioritarias para la conservación, detectar regiones críticas para la conectividad del paisaje y evaluar el impacto de perturbaciones ambientales, como la contaminación lumínica, en los patrones de dispersión. Al considerar la conectividad como un factor estructural clave del paisaje, esta aproximación contribuye al desarrollo de estrategias de manejo de los ecosistemas que favorezcan la biodiversidad y mitiguen los efectos negativos de este tipo de impacto antropogénico.

2 - HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Asumiendo que la contaminación lumínica modifica los ciclos naturales de luz/oscuridad y esto altera los ritmos biológicos, fisiología, comportamiento y desempeño de los organismos se propone la siguiente hipótesis.

Hipótesis

La contaminación lumínica impacta los patrones de dispersión espacial a través de dos mecanismos. Primero, reduciendo el tamaño de las comunidades locales al atenuar la cantidad de propágulos producidos y consecuentemente el flujo de individuos. En segundo lugar, fragmentando el paisaje al operar como una barrera a la dispersión cuando los organismos evitan zonas iluminadas. En conjunto, el impacto local y la fragmentación generada por contaminación lumínica, determina cambios en la capacidad del paisaje para sustentar poblaciones viables y en los patrones de ocupación espacial.

Predicciones

Las áreas con mayor intensidad de luz nocturna artificial presentarán una reducción severa en la conectividad del paisaje, mientras que en zonas oscuras los impactos serán menores.

Se espera la interrupción o desvío de corredores biológicos existentes en regiones con alta contaminación lumínica, y la emergencia de nuevas rutas de conectividad en zonas oscuras que actúan como vías alternativas de dispersión.

El efecto combinado de la contaminación lumínica sobre las comunidades locales y sobre la conectividad del paisaje disminuirá la capacidad de carga metapoblacional del sistema, reduciendo tanto la viabilidad de las poblaciones como la ocupación efectiva del paisaje.

3 - OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el impacto de la contaminación lumínica en los patrones de conectividad del paisaje en América del Sur.

Objetivos específicos

1. Determinar la estructura espacial del paisaje de agua dulce y del paisaje terrestre en América del Sur.
2. Generar un mapa de contaminación lumínica para América del Sur.
3. Analizar el impacto de la contaminación lumínica en América del Sur a escala local y a escala de ecorregiones en paisajes espacialmente explícitos.
4. Evaluar el impacto de la contaminación lumínica en la conectividad de las ecorregiones del continente.
5. Estimar el impacto combinado de la contaminación lumínica y la conectividad en la densidad local, mediante el análisis de la capacidad de carga metapoblacional del paisaje.

4 - METODOLOGÍA

Para evaluar el impacto de la contaminación lumínica sobre los patrones de conectividad del paisaje de agua dulce y del paisaje terrestre en América del Sur, se desarrolló un abordaje que integra datos satelitales, herramientas de ecología teórica y teoría de grafos.

En primer lugar, se caracterizó el paisaje de agua dulce y terrestre mediante una grilla de celdas regulares, para las que se cuantificó la cobertura de agua dulce permanente y tierra. Cada celda fue asignada a una de las 51 ecorregiones definidas en base a criterios biogeográficos por Abell et al. (2008). Se eligió esta clasificación por su capacidad para

representar tanto la diversidad acuática como terrestre y por su vínculo histórico con el desarrollo humano (Hall & Balogh, 2019; F. Wang & Gao, 2020). Luego, se elaboró un mapa de contaminación lumínica a partir de imágenes satelitales VIIRS (Román et al., 2018), usando valores medios de radiancia para marzo de 2024 y se normalizaron los datos para obtener un valor de contaminación entre 0 y 1. A partir de este valor, se evaluó la reducción en la densidad local de organismos bajo tres respuestas plausibles al impacto. La conectividad fue representada como un grafo dirigido y pesado, y se calcularon métricas de centralidad con y sin impacto lumínico. Finalmente, se estimó la capacidad de carga metapoblacional para cada ecorregión, integrando los efectos sobre densidad local y conectividad.

4.1 Paisaje de agua dulce y paisaje terrestre (Metodología Objetivo Específico 1)

Para determinar el paisaje de agua dulce y el paisaje terrestre de América del Sur se utilizó la base de datos de libre acceso Global Surface Water, generada por Pekel et al. (2016). Con esto, se dispuso sobre todo el continente una grilla con celdas de 10 x 10 kilómetros y una resolución de píxel de 30 x 30 metros dentro de la celda. Para cada celda se registró la ubicación geográfica (coordenadas Latitud-Longitud del centroide), área (porcentaje del píxel ocupado por agua y tierra) e hidrodinámica (cantidad de veces que el píxel está ocupado con agua en un año) de los cuerpos de agua dulce permanente desde 1984 a 2020. En este trabajo, el paisaje de agua dulce está definido por aquellos cuerpos de agua con una ocurrencia superior al 90% (Cunillera-Montcusí et al., 2023) y el área terrestre por su complemento (porcentaje de la celda sin agua). Nótese que el área total de hábitat terrestre y de agua dulce para cada una de las celdas toma valores de 0 a 100, siendo ambas complementarias (agua + tierra = 100) (Figura 1).

A la grilla dispuesta para América del Sur se la dividió en 51 ecorregiones definidas en base a la biota de peces de cuencas hidrográficas, según Abell et al. (2008). Si bien esta clasificación fue delineada a partir de patrones de diversidad de peces, estas unidades capturan la estructura biogeográfica determinada por cuencas, barreras fisiográficas e historia climática,

factores que también modelan la distribución y conectividad de los ecosistemas terrestres. En este sentido, las ecorregiones de agua dulce constituyen unidades espaciales ecológicamente relevantes para analizar también paisajes terrestres a gran escala continental. Por otro lado, mantener un mismo criterio de ecorregionalización para los paisajes de agua dulce y terrestre permite disponer de unidades de análisis comparables y evaluar de forma integrada cómo la estructura del paisaje condiciona las diferencias en el impacto y la propagación de la contaminación lumínica entre ambos sistemas. Así mismo, este criterio se apoya también en la estrecha asociación entre las cuencas hidrográficas y el desarrollo histórico de las sociedades humanas en la región (Hall & Balogh, 2019; Molle, 2009; F. Wang & Gao, 2020).

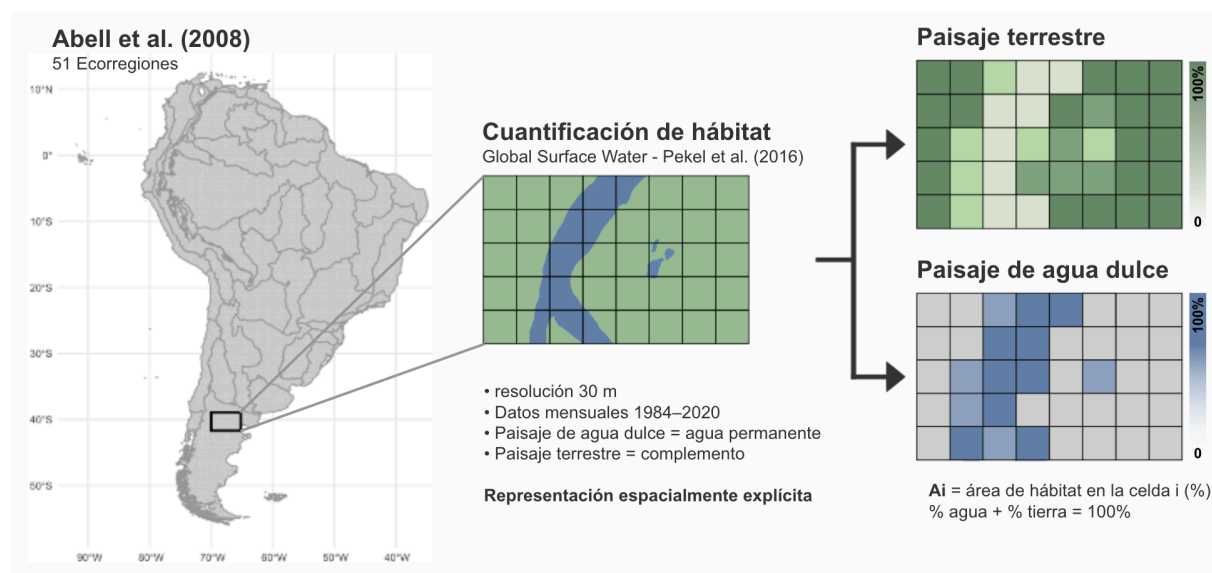


Figura 1. Esquema del abordaje metodológico para la definición del paisaje de agua dulce y paisaje terrestre. A partir de Global Surface Water (Pekel et al., 2016) se cuantificó el porcentaje de agua permanente (celdas con ocurrencia de agua >90%) y su complemento terrestre (porcentaje de la celda sin agua), en una grilla de 10 × 10 km con pixels de 30 metros. La grilla se organizó en 51 ecorregiones de acuerdo a Abell et al. (2008), utilizadas como unidades comparables para el análisis integrado de ambos paisajes.

4.2 Mapa de contaminación lumínica (Metodología Objetivo Específico 2)

Para la generación del mapa de contaminación lumínica se utilizó información satelital de VIIRS (NASA-NOAA) (Román et al. 2018). Las imágenes de VIIRS constituyen una fuente de información de gran valor y de acceso libre, con cobertura diaria global y una serie temporal

continúa desde 2012, lo que permite obtener mediciones consistentes y comparables a escala continental. No obstante, también presentan limitaciones conocidas. Su banda ancha no es sensible a longitudes de onda por debajo de ~ 500 nm, por lo que tiende a subestimar emisiones en el rango azul característico de tecnologías LED. Además, su resolución espacial cercana a 500 m impide capturar variaciones finas del paisaje iluminado. A esto se suma que para América del Sur no existen alternativas satelitales multiespectrales de mayor resolución ni conjuntos de imágenes a color (ISS u otros) que cubran espacial y temporalmente toda la región con la consistencia requerida para este tipo de análisis. En este trabajo y de acuerdo a la definición antes expuesta, se considera contaminación lumínica a toda luz artificial nocturna. Dado que la luz captada por el satélite suma la componente natural y la artificial, se quitó la componente natural, proveniente de luz zodiacal, la Vía Láctea y la luz de objetos astronómicos difusos. Para esto, se eliminaron los píxeles cuyos valores de radiancia son inferiores a $0.1 \text{ nWatts.cm}^{-2}.\text{sr}^{-1}$, que corresponde a la luz captada por el satélite en el Salar de Uyuni, Bolivia (-20.159319 , -67.567634), sitio elegido por tener alto albedo y alta visibilidad de la Vía Láctea.

A partir de este mapa se ajustó la misma grilla utilizada para el objetivo 4.1 que cubre América del Sur, con celdas de 10 x 10 kilómetros y en este caso, una resolución de píxel de 500 x 500 metros. A cada celda se le asignó un valor de contaminación lumínica, de acuerdo al valor medio de radiancia, obtenido a partir del análisis de 30 imágenes de marzo de 2024. Estos valores se normalizaron para generar un rango de contaminación lumínica (*LP* por su sigla en inglés "*Light Pollution*") entre 0 y 1 (Figura 2).

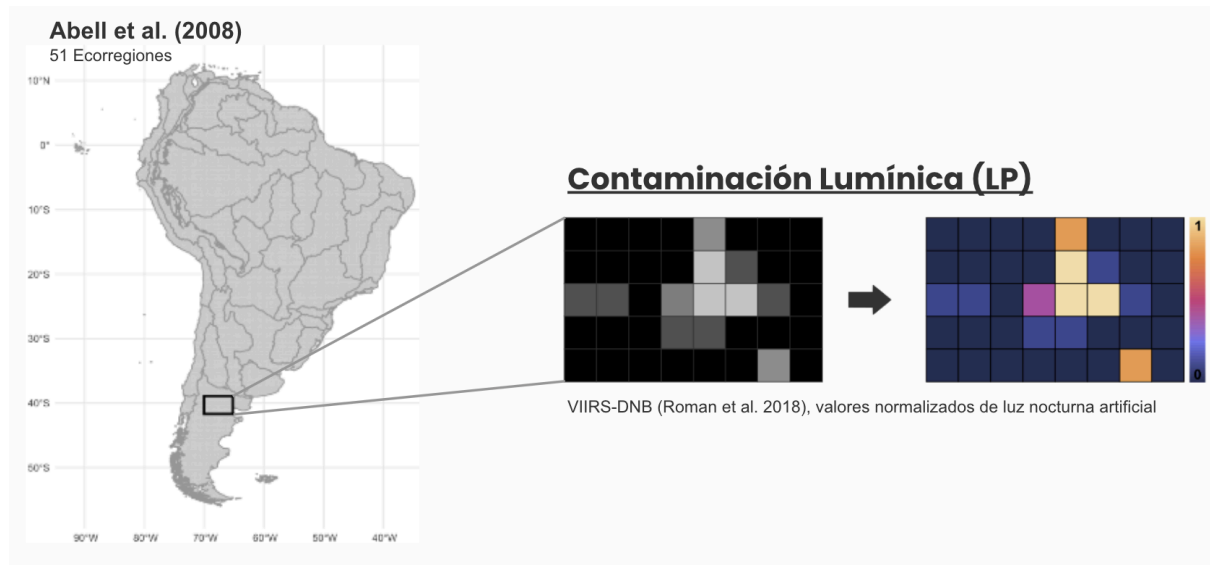


Figura 2. Esquema del abordaje metodológico para la generación del mapa de contaminación lumínica (LP). Se utilizaron imágenes VIIRS-DNB (Román et al., 2018) cuyos valores de radiancia se asignaron a la grilla de 10 x 10 km y se normalizaron entre 0 y 1 para representar la intensidad relativa de luz nocturna artificial.

4.3 Impacto de la contaminación lumínica en la densidad local (Metodología Objetivo Específico 3)

A partir del mapeo del paisaje de agua dulce y terrestre en América del Sur, se estimó el tamaño de la comunidad local J_i para cada celda, entendido como la cantidad de individuos que podrían habitarla en función de su cobertura. Este valor es proporcional a la cantidad de agua o tierra presente en la celda, y se define como:

$$J_i = (J_{max}/A_{max}^{0.5}) \times A_i^{0.5}$$

siendo $(J_{max}/A_{max}^{0.5})$ un parámetro de normalización que fija el número máximo que puede alcanzar J_i en el valor J_{max} , A_{max} es el área máxima que puede tener una comunidad en una celda, y A_i es el área de agua dulce o tierra en la celda. Esta aproximación fue introducida por Hanski (1996) y permite representar el crecimiento no lineal del tamaño de una comunidad con el área. El valor 0.5 se seleccionó por ser coherente con observaciones empíricas (Hanski et al., 1996; Ritchie, 2010). $A_{max} = 100$ corresponde al área total de las celdas de 10 x 10 km. $J_{max} = 400$, es un valor arbitrario que no tiene un gran efecto en la centralidad relativa estimada para las diferentes áreas (Cunillera-Montcusí et al., 2023).

Debe destacarse que J_i no representa un número de individuos biológicos si no un valor que es proporcional a este (Worm & Tittensor, 2018).

El efecto local de la contaminación lumínica es modelado en este trabajo como una reducción en la densidad local J_i . La contaminación lumínica promueve una degradación en la calidad del hábitat que determina una reducción en la cantidad de individuos que pueden vivir en ese ambiente. Cabe destacar que la relación funcional del impacto de la luz en la densidad local (J_i) no ha sido empíricamente reportada. En este contexto, y considerando la escala del estudio, se evaluaron tres escenarios extremos de relaciones entre impacto y contaminación lumínica. Específicamente, J_i' es la densidad local impactada en la celda i y se define como:

$$J_i' = J_i \cdot (1 - LP_i)^Q$$

donde LP_i corresponde al valor normalizado de contaminación lumínica en la celda i y Q es un parámetro que da cuenta de la forma en que el número de individuos de la comunidad local (J_i) se reduce con el incremento de la contaminación lumínica. Intentando capturar el rango de respuestas posibles que pueden ocurrir en la naturaleza consideramos tres valores de Q (Figura 3) representando ausencia de impacto ($Q=0$), impacto a altos niveles de contaminación ($Q=0.25$), e impacto a bajos niveles de contaminación ($Q=5$). Este abordaje nos permite cubrir una gama de escenarios plausibles frente al hecho de que, a nuestro mejor saber, no existen reportes sistemáticos de la relación entre impacto y contaminación lumínica en la naturaleza.

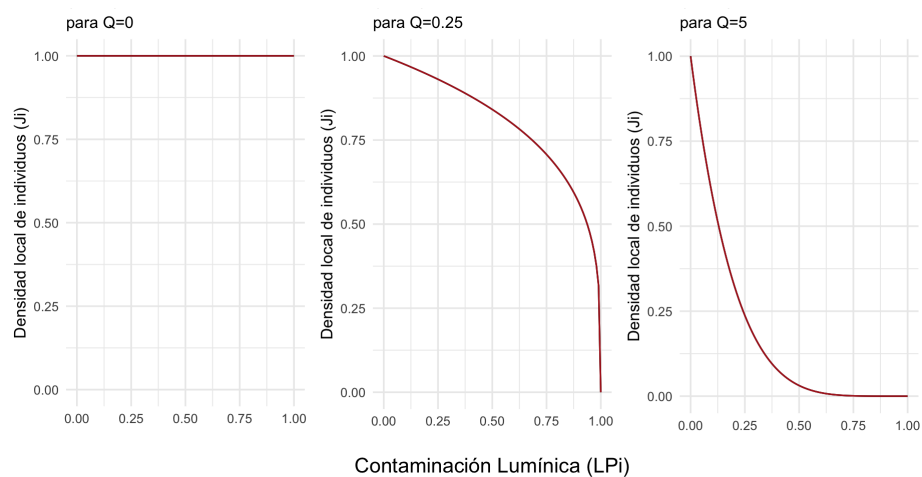


Figura 3. Relaciones funcionales del impacto de la luz en la capacidad de carga de las comunidades locales que se han explorado hasta el momento. Eje x: nivel de contaminación lumínica local (LP_i). Eje y: densidad local de organismos con impacto de contaminación lumínica (J_i cuando $Q=0$, J_i' cuando $Q=0.25$ y $Q=5$). De izquierda a derecha: escenario con impacto nulo ($Q=0$), no lineal menos drástico ($Q=0.25$) y más drástico ($Q=5$).

Una vez obtenidos los valores de J_i para cada celda, en los paisajes sin impacto de la contaminación lumínica (cuando $Q=0$) y con impactos ($Q=0.25$ y $Q=5$), se mapean los resultados para las 51 ecorregiones estudiadas. Nótese que J_i' es igual a J_i cuando $Q=0$.

4.4 Impacto de la contaminación lumínica en la conectividad (Metodología Objetivo Específico 4)

Para cada una de las 51 ecorregiones de América del Sur se representó el paisaje de agua dulce y el paisaje terrestre como grafos dirigidos y pesados (Abell et al., 2008). Cada celda representa un nodo del grafo. Las conexiones entre nodos fueron ponderadas utilizando la función de incidencia propuesta por Hanski (Hanski, 1999) definida como:

$$m_{ij} = J_i \cdot \exp^{-b \cdot d_{ij}}$$

donde m_{ij} representa la migración potencial de individuos desde la celda i a la celda j para una distancia geográfica d_{ij} entre ellas; J_i es el número de individuos en la celda fuente definido previamente; b es un parámetro de caída en la tasa de dispersión de los organismos con la distancia, definido por $b = \log(0.5) / d_{50}$, donde d_{50} es la distancia geográfica a la que la probabilidad de dispersión cae a la mitad del valor máximo posible (Figura 4). En este caso, se definió un d_{50} de 4 km para capturar esencialmente el efecto de migración entre celdas vecinas, siguiendo a Worm y Tittensor (Worm & Tittensor, 2018) y a Cunillera-Montcusí et al. (2023).

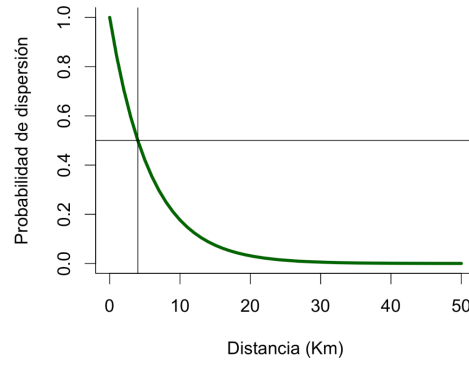


Figura 4. Gráfico de caída de la probabilidad de dispersión con la distancia geográfica para un d_{50} de 4 kilómetros (línea vertical).

Sobre los grafos que representan los paisajes de agua dulce y terrestre, y para cada ecoregión, se calcularon tres métricas de centralidad de conectividad para cada uno de los nodos (celdas): grado de salida (out-degree), grado de entrada (in-degree) e intermediación (abreviado BC por “betweenness centrality” en inglés) (Newman, 2018; Wasserman & Faust, 1994). Estas métricas han sido relacionadas con los procesos metacomunitarios que determinan la biodiversidad regional, y permiten identificar regiones del mapa conocidos como puntos calientes de conectividad (Cunillera-Montcusí et al., 2023). El grado de salida del nodo i es estimado como la suma de los pesos de cada enlace que sale de la celda i y representa el potencial que tiene una comunidad local para servir de fuente de organismos para otras comunidades en el paisaje (promueve un efecto de masa, y se denominan comunidades fuentes). El grado de entrada del nodo i se calcula sumando el peso de los enlaces que llegan a la celda i , y permite identificar áreas sumidero en el paisaje. La intermediación del nodo i mide cuántas veces una celda está incluida en la vía más corta que une todos los pares de celdas posibles (efecto corredor) e indica la importancia de una celda en la conectividad del paisaje, al servir de corredor biológico entre comunidades distantes (Cunillera-Montcusí et al., 2023).

De igual forma, se calcularon las tres métricas de centralidad para los paisajes impactados por contaminación lumínica, incorporando en la función de incidencia de Hanski (1999) la reducción en J_i debido a la contaminación lumínica (objetivo específico 4.3). Esto es, en la ponderación de los enlaces:

$$m_{ij}' = J_i' \cdot \exp^{-b \cdot d_{ij}}$$

Las métricas de centralidad estimadas con y sin efecto de la contaminación lumínica fueron comparadas para evaluar el potencial efecto de la luz nocturna artificial en la dispersión de especies en el paisaje de agua dulce y en el paisaje terrestre. Para esto, se calculó el porcentaje de pérdida de centralidad entre las métricas de grado de entrada y grado de salida y su log-ratio (logaritmo de la razón) entre la métrica de intermediación de los paisajes sin impacto por contaminación lumínica (cuando $Q=0$) y con impacto ($Q=0.25$ y $Q=5$). Los resultados fueron mapeados para las 51 ecorregiones estudiadas.

4.5 Impacto de la contaminación lumínica en la capacidad de carga (Metodología Objetivo Específico 5)

Para evaluar el impacto de la contaminación lumínica en la capacidad de carga del paisaje para cada ecorregión se calculó la capacidad de carga metapoblacional (λ) de Hanski y Ovaskainen (Hanski & Ovaskainen, 2000). Esta métrica se presenta como un resumen funcional de los impactos de la contaminación lumínica en las densidades locales y en la conectividad analizados previamente. Dado que los cambios en conectividad de una ecorregión pueden compensarse, la métrica permite evaluar si hay una reordenación de rutas sin pérdida o una degradación del sistema. Se define por el autovalor principal (λ) de la matriz de migración (M) correspondiente a cada ecorregión. Esta matriz M se compone de elementos ij que dan cuenta de la migración entre una celda i y una celda j del paisaje (m_{ij}), con la correspondiente atenuación asociada a los distintos niveles de contaminación lumínica (m_{ij}^Q). Tal como se detalla para los Objetivos Específicos 3 y 4, la matriz M se define como:

$$m_{ij} = J_i \cdot (1 - LP_i)^Q \cdot \exp^{-b \cdot d_{ij}}$$

donde b representa el parámetro de caída de dispersión y J_i da cuenta del tamaño de la comunidad en la celda i , LP_i es el nivel de contaminación lumínica en la celda i , y Q ajusta la forma en que el número de individuos de la comunidad local se reduce al aumentar la contaminación lumínica (ver Objetivo Específico 4.3).

Finalmente, los valores de λ obtenidos bajo escenarios con y sin contaminación lumínica fueron comparados, calculándose la variación porcentual en la capacidad de carga metapoblacional para el paisaje de agua dulce y terrestre de América del Sur. Los resultados fueron mapeados para analizar los patrones espaciales de afectación a escala continental.

5 - RESULTADOS

5.1 Paisaje de agua dulce y paisaje terrestre en América del Sur

Tras el análisis de los datos disponibles en Global Surface Water (Pekel et al., 2016) y la ecorregionalización de acuerdo a Abell et al. (2008) se mapeó el paisaje de agua dulce y el paisaje terrestre (Figura 5). Se obtuvieron un total de 190.797 celdas de 10 x 10 kilómetros, agrupadas en 51 ecorregiones. Más del 99% de las celdas contienen tierra en alguna medida y un 20% de las celdas tienen una fracción de las mismas con agua dulce permanente.

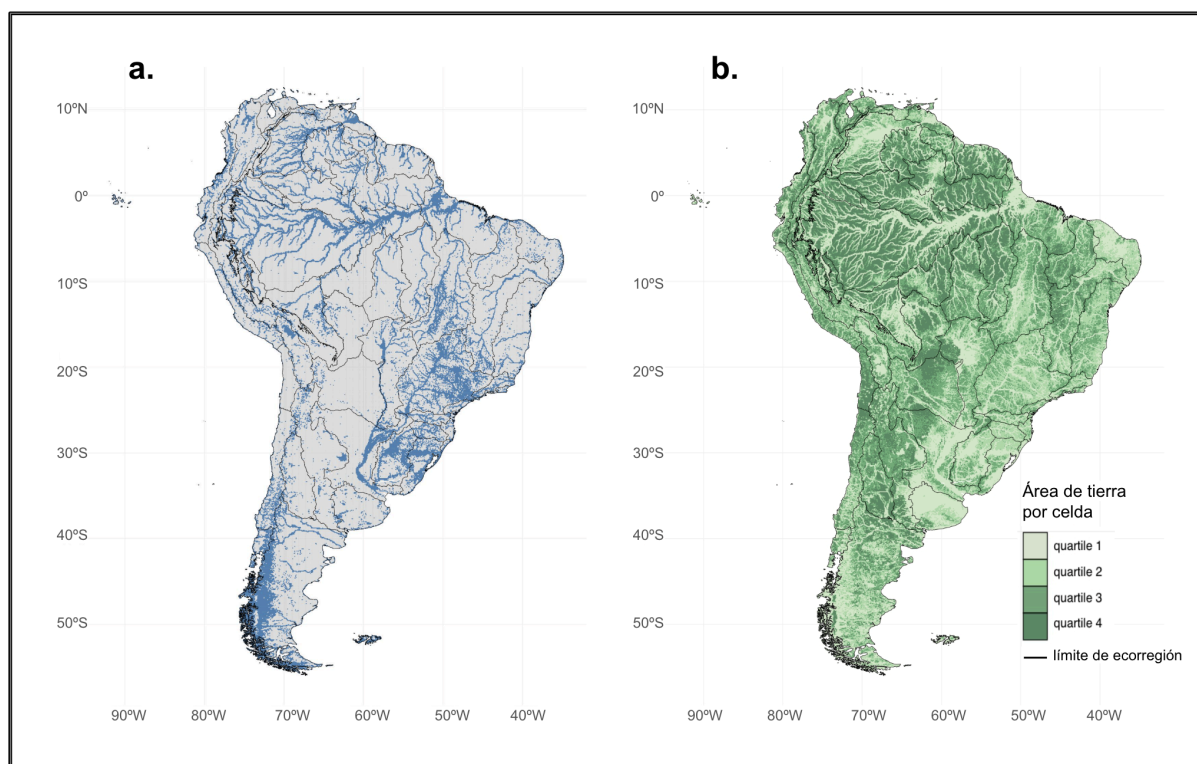


Figura 5. Mapa-grilla del paisaje de agua dulce y terrestre en América del Sur. **a.** Área de agua dulce permanente por celda. El 20% de las celdas contienen agua dulce y se indican en azul. **b.** Área de tierra por celda. Más del 99% de las celdas contienen tierra, las celdas fueron coloreadas acorde al cuartil de proporción terrestre en cada una de ellas.

5.2 Mapa de contaminación lumínica para América del Sur

La distribución de los datos normalizados de contaminación lumínica muestra que la mayoría del continente aún presenta niveles bajos de contaminación lumínica (Figura 6). El 75% de las celdas registra valores promedio inferiores a $0.0850 \text{ nWatts.cm}^{-2}.\text{sr}^{-1}$ y en 10 celdas se registran valores extremos, superiores a $100 \text{ nWatts.cm}^{-2}.\text{sr}^{-1}$, con un valor máximo de $375.8705 \text{ nWatts.cm}^{-2}.\text{sr}^{-1}$. Estas 10 celdas con valores extremos se topearon en $100 \text{ nWatts.cm}^{-2}.\text{sr}^{-1}$ para evitar la gran asimetría en la distribución dominada por pocas observaciones extremas, lo cual opacaba las visualizaciones y las potenciales relaciones impacto-contaminación. Estos valores extremos se deben a la alta sensibilidad del satélite a las emisiones en el espectro infrarrojo que emiten las fuentes de combustión localizadas en esos puntos o a ciudades con emisiones de luz artificial extremas. Los datos topeados corresponden a zonas de quemados de gas en Maturín y en el Complejo Industrial Petroquímico y Petrolero José Antonio Anzoátegui, ambos en Venezuela. Las celdas correspondientes a ciudades con emisiones extremas se ubican en Lima, San Pablo, Santiago de Chile y Neuquén. Una vez topeados estos valores extremos, se estandarizaron los datos y se estableció un umbral máximo de $5 \text{ nWatts.cm}^{-2}.\text{sr}^{-1}$ para el análisis de conectividad del paisaje. Esta decisión afecta a 2201 celdas, que significan el 1.15% del total de las celdas del continente y permitió focalizar el análisis en la variabilidad de los niveles de contaminación lumínica observados a lo largo del paisaje.

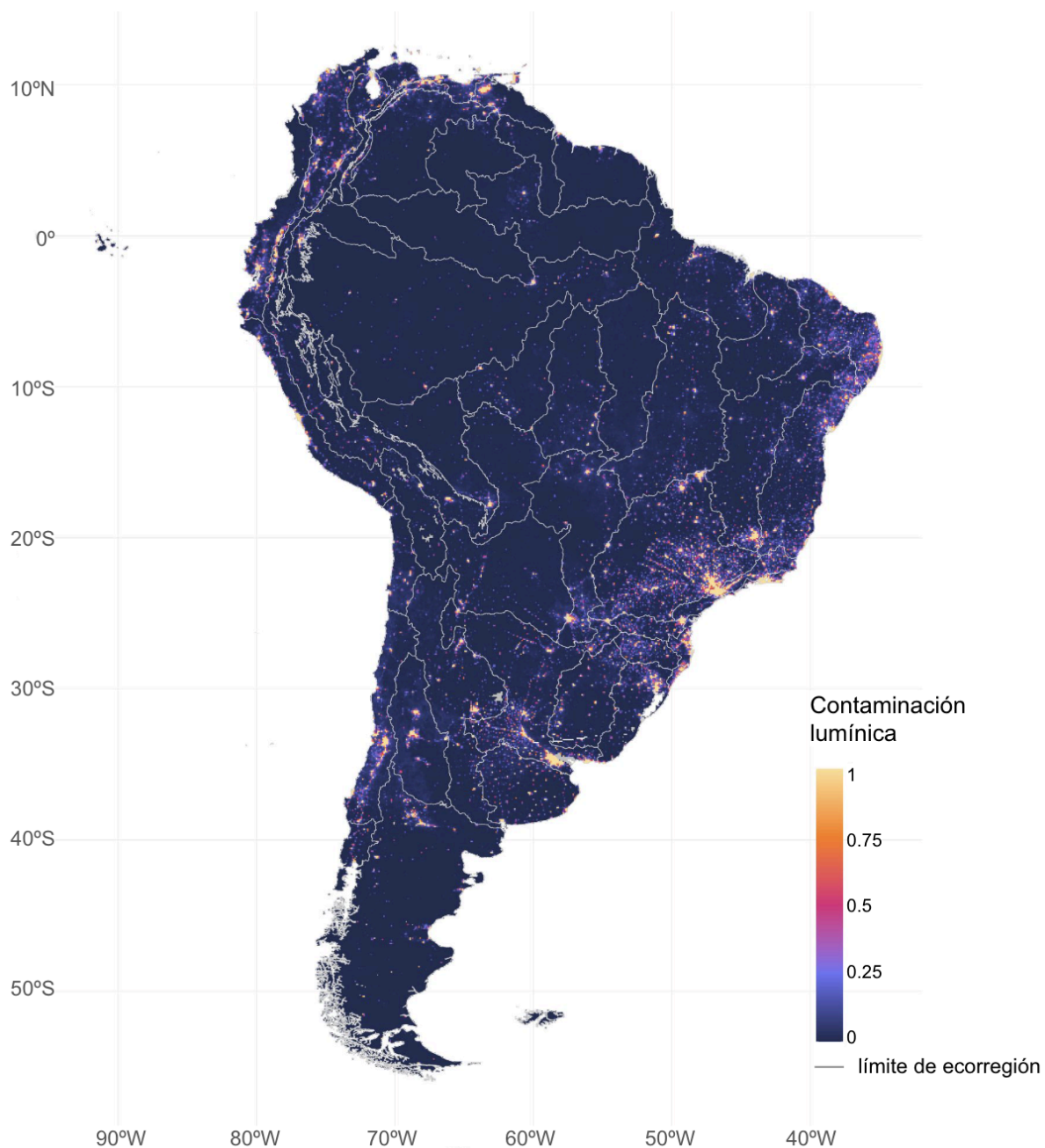
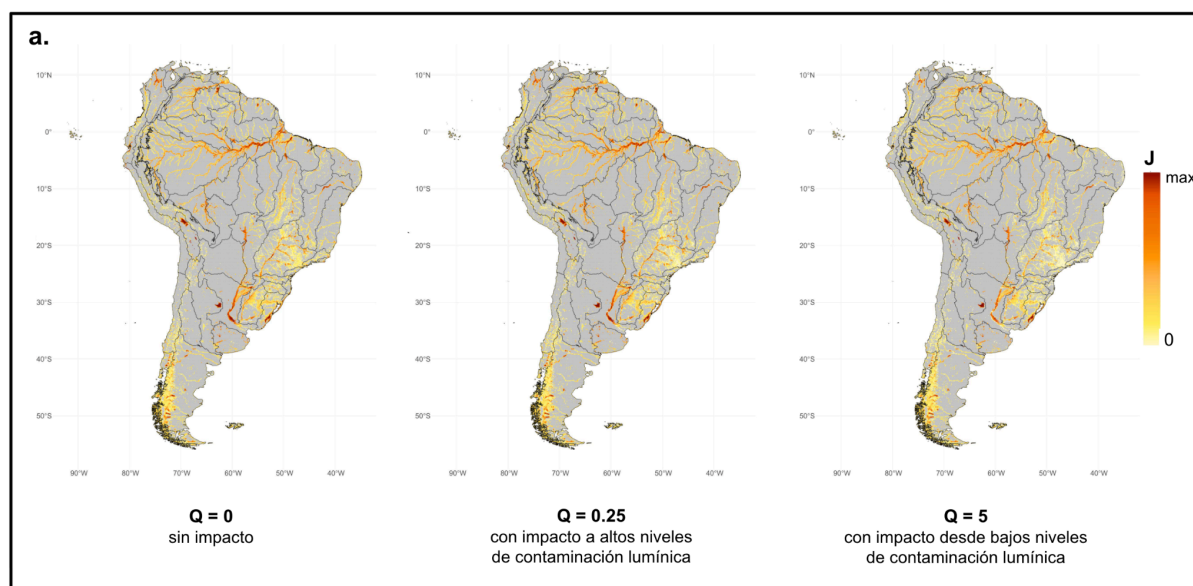


Figura 6. Mapa de contaminación lumínica para América del Sur, de acuerdo a los valores medios de radiancia registrados por el satélite VIIRS (NASA-NOAA) durante marzo de 2024, normalizados entre 0 y 1. En violeta oscuro se indican niveles bajos de contaminación lumínica y en anaranjado y amarillo los valores más elevados. En gris se muestran los límites de las ecorregiones consideradas en este trabajo.

5.3 Impacto de la contaminación lumínica en la densidad local

La representación espacial del impacto de la contaminación lumínica evidencia una estructura difusa de la caída del número de individuos a nivel local (celda), que propaga el impacto de la contaminación lumínica en el paisaje a zonas no contaminadas. Dependiendo del tipo de relación funcional impacto-contaminación considerada, el patrón espacial de impacto en el paisaje de agua dulce permanece prácticamente incambiado (Figura 7, a), mientras que en el paisaje terrestre cambia notoriamente, tanto en las zonas profundamente afectadas por contaminación lumínica como en las zonas de bajo impacto (Figura 7, b).

En un escenario de impacto atenuado a niveles bajos pero magnificado a niveles altos de contaminación lumínica ($Q=0.25$) (ej. especies tolerantes a niveles bajos de contaminación lumínica) se mantienen altas densidades en extensas regiones del paisaje. Contrariamente, en escenarios de alta sensibilidad a niveles bajos de contaminación lumínica ($Q=5$) se observa una reducción en el número de individuos a lo largo de amplias regiones.



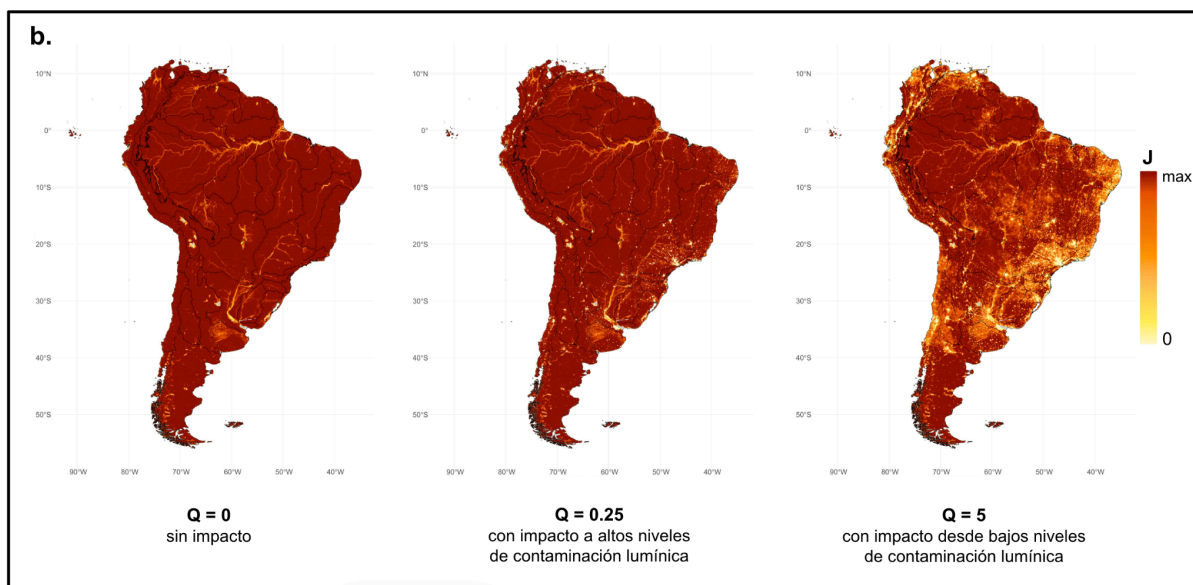


Figura 7. Densidades relativas de individuos en América del Sur. **a.** en el paisaje de agua dulce. **b.** en el paisaje terrestre. **De izquierda a derecha:** escenario sin impacto de la contaminación lumínica ($Q=0$), con impacto magnificado a niveles altos de contaminación lumínica ($Q=0.25$) y con impacto magnificado desde niveles bajos de contaminación lumínica ($Q=5$). Para el paisaje de agua dulce, las celdas grises indican que no hay agua. Para este caso $J_{\max}=400$. En amarillo se muestran las celdas con valores bajos, en naranjas y rojos las celdas con valores altos. Las líneas negras dentro del mapa indican los límites de las ecorregiones consideradas en este trabajo.

En el escenario con impacto magnificado a niveles altos de contaminación lumínica (escenario de contaminación menos drástico, $Q=0.25$), las comunidades más afectadas se localizan en las proximidades de grandes ciudades o corredores logísticos (por ejemplo, rutas y carreteras). En cambio, cuando se consideran impactos magnificados desde niveles bajos de emisión (escenario de contaminación más drástico, $Q=5$), se observa una expansión del área afectada, que incluso alcanza áreas oscuras. En los paisajes terrestres, la pérdida en densidad local (J_i) se manifiesta de forma dual. En ciertos sitios se observa una pérdida agregada clara en torno a los centros urbanos, rutas y carreteras, como ocurre en Alto Paraná (Figura 8, a), mientras que en otros sitios, la pérdida es difusa y está distribuida en el paisaje, como en las Cuencas Bonaerenses (Figura 8, b). Si bien la magnitud absoluta de la pérdida varía entre los escenarios analizados, la distribución geográfica del impacto es consistente. Dentro de cada ecorregión, las zonas más y menos afectadas se mantienen, lo que indica una estructura espacial estable en la vulnerabilidad al impacto. Además, se evidencia una mayor afectación general sobre los sistemas acuáticos en comparación con los terrestres.

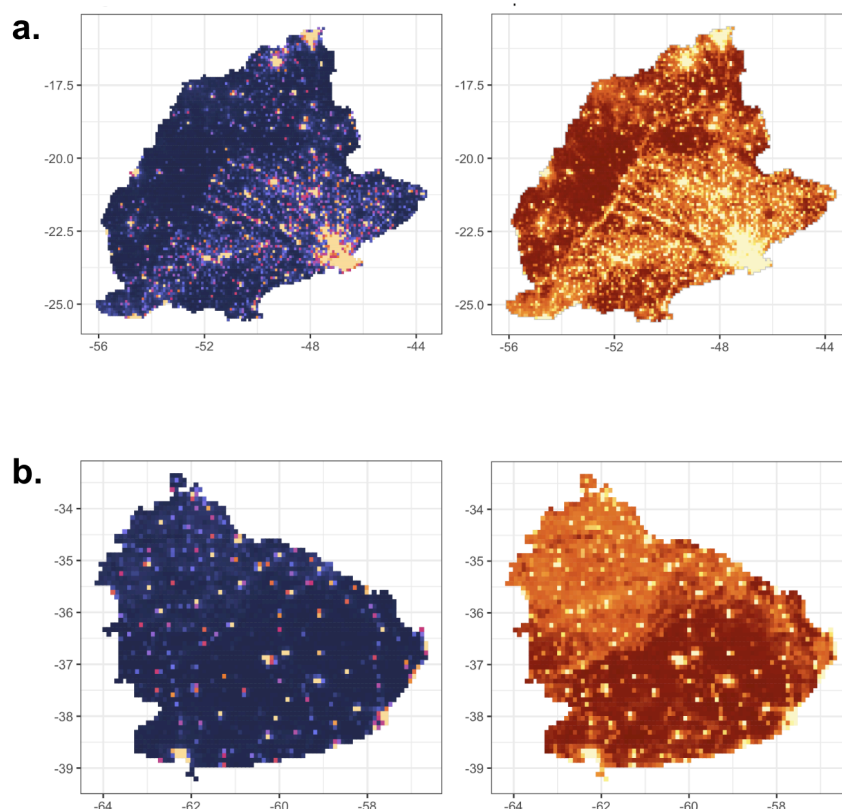


Figura 8. Propagación espacial de efectos de la contaminación lumínica sobre la densidad local de organismos. Izquierda: mapas de contaminación lumínica. En violeta oscuro se indican niveles bajos de contaminación lumínica y en anaranjado y amarillo los valores más elevados. Derecha: mapas de densidad local en el paisaje terrestre en el escenario de impacto magnificado (J_i' para $Q=5$). En amarillo se muestran las celdas con valores bajos, en naranjas y rojos las celdas con valores altos de J_i' . **a.** Para la ecorregión Alto Paraná. Se ve una pérdida agregada en torno a los centros urbanos, rutas y carreteras, y poca pérdida en sitios oscuros. **b.** Para la ecorregión de Cuenca Bonaerenses, se ven, además, pérdidas difusas y distribuidas en el paisaje.

5.4 Impacto de la contaminación lumínica en la conectividad del paisaje

5.4.1 Efecto de masa (grado de entrada y grado de salida)

El mapeo de las métricas de centralidad de grado de entrada y grado de salida evidencian que, pese a que la contaminación lumínica generalmente se encuentra distribuida de manera agregada en el territorio, los cambios en conectividad que induce, propagan su efecto a extensas regiones del paisaje. En todos los casos se presenta el porcentaje de cambio en la métrica de conectividad correspondiente (conectividad impactada en la celda i) $\times 100 /$ (conectividad sin impacto en la celda i). Tanto para el paisaje de agua dulce (Figura

9) como para el paisaje terrestre (Figura 10), en torno al 75% de las celdas pierden capacidad de operar como fuentes de individuos (cambio en el grado de salida), y prácticamente todas las celdas pierden en su capacidad de recibir organismos desde celdas vecinas (cambio en el grado de entrada). Se afectarían así las condiciones para que operen los procesos de efecto de masa y efecto corredor que determinan la biodiversidad a nivel del paisaje.

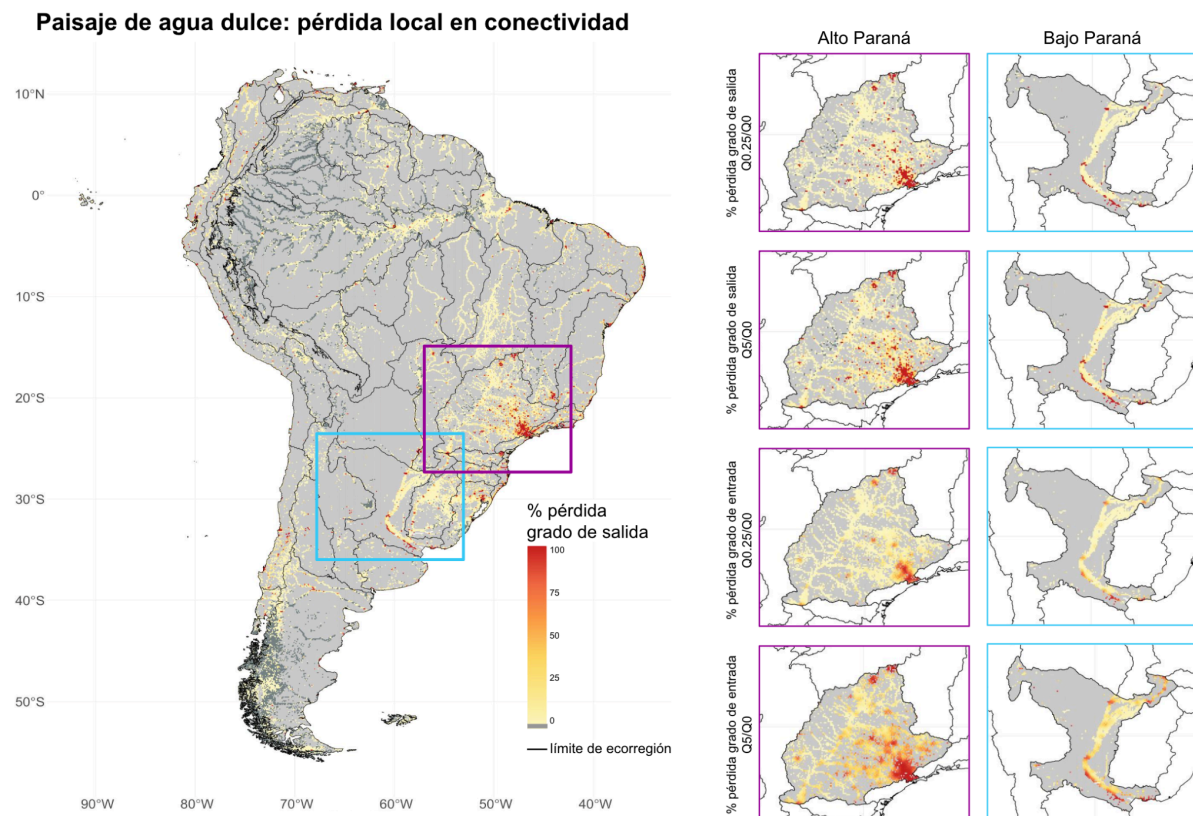


Figura 9. a. Porcentaje de variación en el grado de salida en el paisaje de agua dulce debido al impacto de la contaminación lumínica con efectos magnificados desde niveles bajos de contaminación. **b-i:** porcentaje de cambio en el grado de salida (b-e) y grado de entrada (f-g) para efectos magnificados a niveles altos ($Q=0.25$) (b, c, f, g) y magnificados desde niveles bajos ($Q=5$) (d, e, h, i) de contaminación lumínica para las ecorregiones del Alto Paraná y Bajo Paraná. El color gris oscuro marca las celdas en las que no hay cambios en el grado de salida, desde el amarillo al rojo se indica un gradiente en el porcentaje de pérdida. El porcentaje es estimado como: $(\text{conectividad impactada en la celda } i) \times 100 / (\text{conectividad sin impacto en la celda } i)$. En negro se muestran los límites de las ecorregiones.

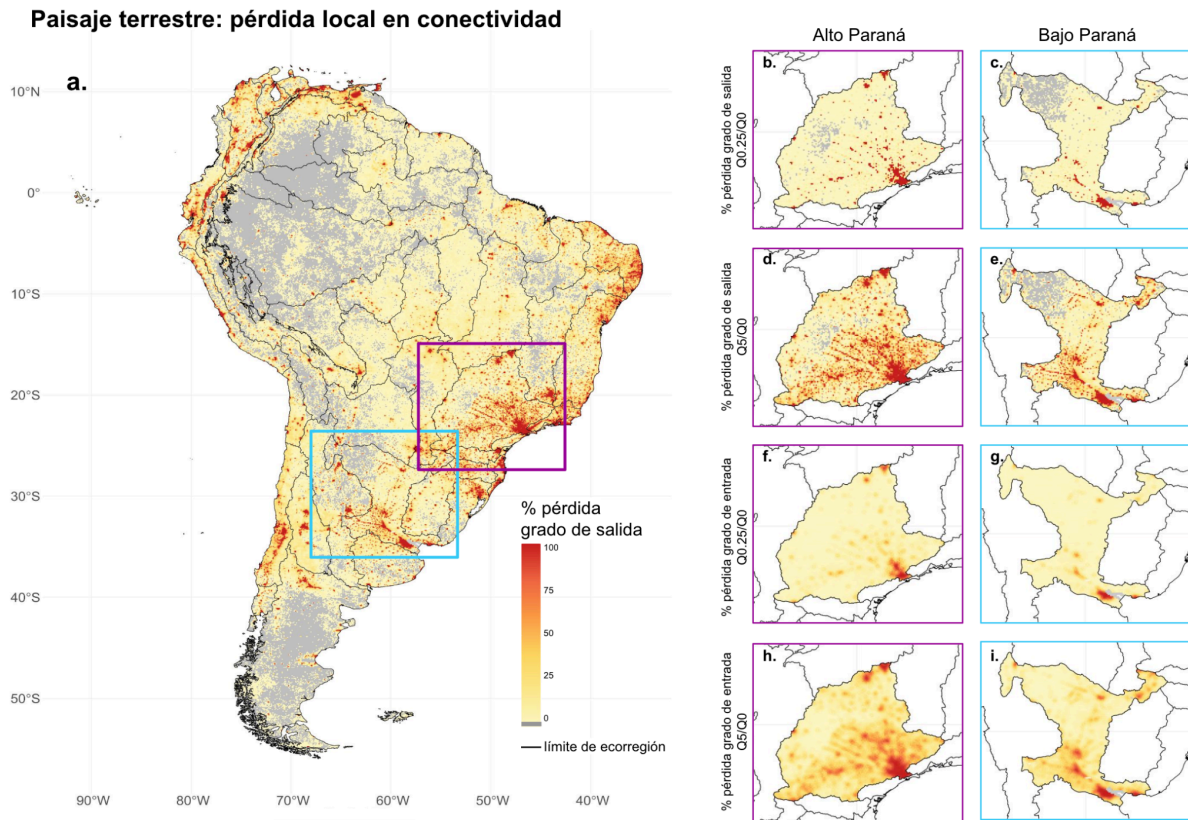


Figura 10. a. porcentaje de variación en el grado de salida en el paisaje terrestre debido al impacto de la contaminación lumínica con efectos magnificados desde niveles bajos de contaminación. b-i: porcentaje de cambio en el grado de salida (b-e) y grado de entrada (f-g) para efectos magnificados a niveles altos (b, c, f, g) y magnificados desde niveles bajos (d, e, h, i) del Alto Paraná y Bajo Paraná. El color gris oscuro marca las celdas en las que no hay cambios en el grado de salida, desde el amarillo al rojo se indica un gradiente en el porcentaje de pérdida. El porcentaje es estimado como: $(\text{conectividad impactada en la celda } i) \times 100 / (\text{conectividad sin impacto en la celda } i)$. En negro se muestran los límites de las ecorregiones.

La contaminación lumínica impacta espacialmente de forma diferenciada para las métricas grado de entrada y grado de salida. Para todo el continente, la pérdida de capacidad de operar como fuente de organismos al sistema (grado de salida) se muestra de forma localizada y se concentra en sitios puntuales, en los que existe contaminación lumínica (Figura 11, a). En tanto, la pérdida de capacidad de recepción de organismos (grado de entrada) se manifiesta de forma difusa en el paisaje, evidenciando una propagación del impacto (Figura 11, b). Estas diferencias en los patrones de impacto sobre la conectividad (puntual o difuso) se pueden ver en todas las ecorregiones, para las distintas respuestas funcionales analizadas ($Q=0.25$ y $Q=5$).

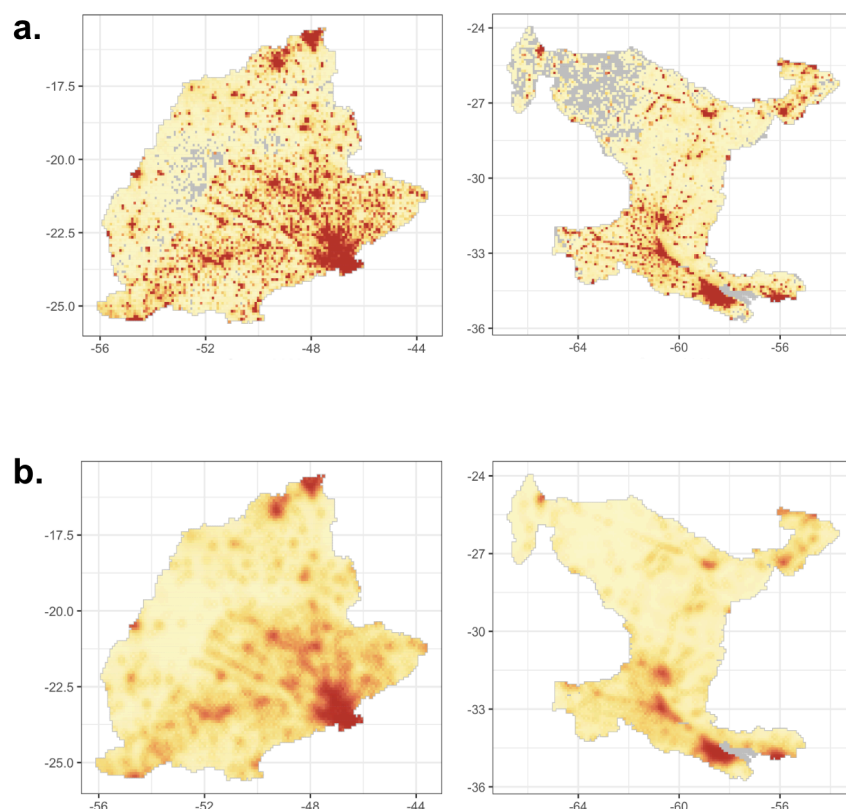


Figura 11. Patrones de impacto en efecto de masa. **Izquierda:** ecorregión Alto Paraná. **Derecha:** ecorregión Bajo Paraná. **a.** Porcentaje de variación en la centralidad grado de salida en el paisaje terrestre debido al impacto de la contaminación lumínica, con efectos magnificados desde niveles bajos de contaminación. Las pérdidas se muestran de forma localizada. **b.** Porcentaje de variación en la centralidad grado de entrada en el paisaje terrestre debido al impacto de la contaminación lumínica, con efectos magnificados desde niveles bajos de contaminación. Las pérdidas se extienden en el paisaje de forma difusa. El color gris oscuro marca las celdas en las que no hay cambios en el grado de salida, desde el amarillo al rojo se indica un gradiente en el porcentaje de pérdida.

Este abordaje a escala continental permite también identificar agregaciones de impactos en el efecto de masa en el continente. Destaca el caso del eje Santiago de Chile - Buenos Aires - Montevideo, donde emerge una barrera a la dispersión longitudinal de especies (Figura 12). Este patrón responde a la agregación de infraestructura vial y urbana, en el que las fuentes de contaminación lumínica son intensas y se extienden en el paisaje.

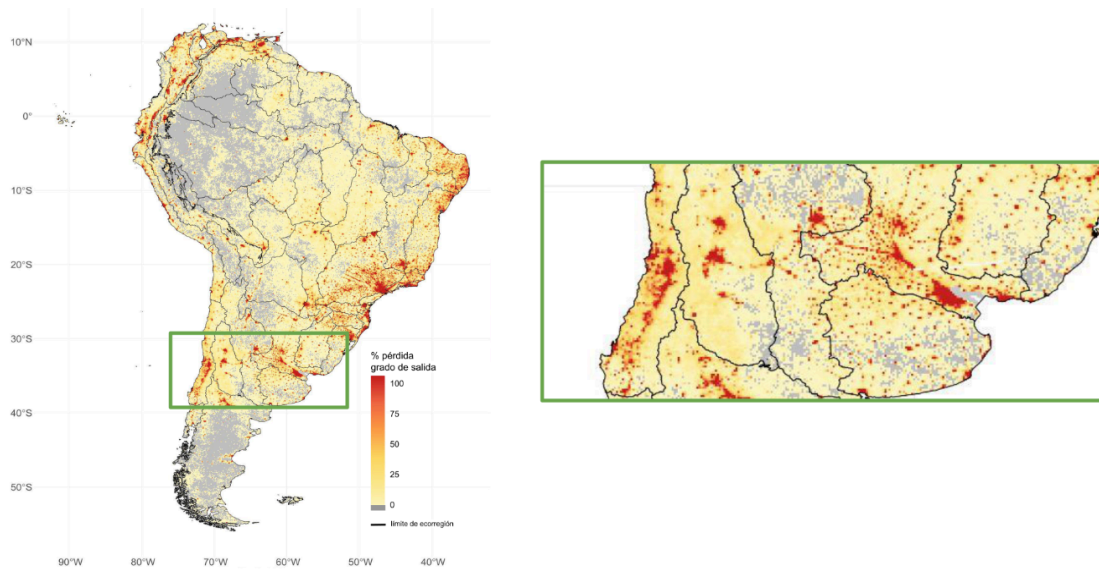


Figura 12. Agregación de impacto en el efecto de masa a escala continental. Porcentaje de variación en la centralidad grado de salida en el paisaje terrestre debido al impacto de la contaminación lumínica, con efectos magnificados desde niveles bajos de contaminación. En amarillo se muestran las celdas con pérdidas bajas, en naranjas y rojos las celdas con pérdidas. En torno a los 35° de latitud sur, emerge un cinturón de impacto en la zona de Santiago de Chile - Buenos Aires - Montevideo.

En algunos casos, los impactos sobre el efecto de masa se asocian únicamente a centros urbanos o corredores logísticos intensamente iluminados, como en la Patagonia (Figura 13, a). En otros, se genera una pérdida difusa y extendida a toda la ecorregión, como en Xingú (Figura 13, b). Este tipo de variaciones también se observa en el paisaje de agua dulce, donde se ven pérdidas localizadas en el grado de salida y caídas difusas en el grado de entrada. Esta variabilidad emerge gracias al análisis de múltiples dimensiones (estructural y funcional) y atributos (mediante métricas) de la conectividad para interpretar los efectos de una misma perturbación en diferentes contextos (Barnett & Belote, 2021; Cunillera-Montcusí et al., 2023).

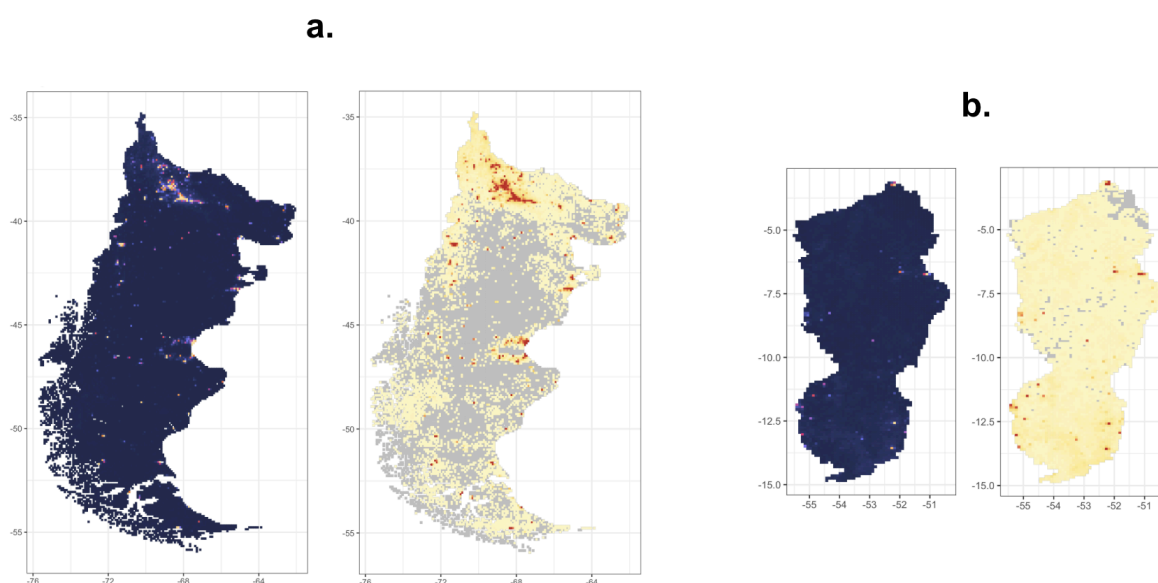


Figura 13. Diferencias en patrones de impacto de la contaminación lumínica sobre el efecto de masa. **a.** Para la ecorregión de la Patagonia. **b.** Para la ecorregión de Xingú. **Izquierda:** mapas de contaminación lumínica. En violeta oscuro se indican niveles bajos de contaminación lumínica y en anaranjado y amarillo los valores más elevados. **Derecha:** porcentaje de variación en la centralidad grado de salida en el paisaje terrestre debido al impacto de la contaminación lumínica, con efectos magnificados desde niveles bajos de contaminación. En amarillo se muestran las celdas con pérdidas bajas, en naranjas y rojos las celdas con pérdidas. En la Patagonia se pueden ver impactos asociados a centros urbanos y rutas, mientras que en Xingú, se observan pérdidas difusas en toda la ecorregión.

5.4.2 Efecto corredor (intermediación)

Los resultados del análisis de la métrica de intermediación, asociadas al efecto corredor de cada celda, evidencian impactos más localizados pero funcionalmente relevantes. En este caso, el cambio en la métrica de centralidad de intermediación (abreviado BC por “betweenness centrality” en inglés) se expresa como el logaritmo de la razón (log-ratio) entre los valores correspondientes al paisaje impactado y al no impactado. Un valor de 0 indica ausencia de cambio, valores positivos representan una ganancia en conectividad de intermediación, y valores negativos, una pérdida. El 86% de las celdas con agua dulce (Figura 14) y el 51% de las celdas con tierra (Figura 15) permanecen sin cambios. Debe destacarse que las métricas de intermediación, por su definición, típicamente alcanzan valores altos en pocas celdas del paisaje, por lo que las fracciones afectadas pueden implicar grandes

cambios en la distribución espacial de los principales corredores. De hecho, en regiones con baja contaminación lumínica, como la Amazonia, hay importantes cambios en el papel de las celdas en la centralidad de intermediación del paisaje, especialmente en ambientes terrestres. La estructura espacial del paisaje amazónico y también el de las praderas pampeanas, que están caracterizados por matrices continuas y homogéneas, se transforman en configuraciones más segmentadas, donde las vías de paso se concentran en corredores específicos. El efecto de la contaminación lumínica es en estos casos el corrimiento espacial de estas vías; fomentando un nuevo patrón de dispersión. Para el paisaje de agua dulce por ejemplo, en la región del Bajo Paraná se detecta una reubicación de los corredores hacia las márgenes menos contaminadas y en el paisaje terrestre de las ecorregiones de Vertientes del Pacífico Sur Andino y Alto Paraná se redistribuyen hacia las periferias de las ciudades.

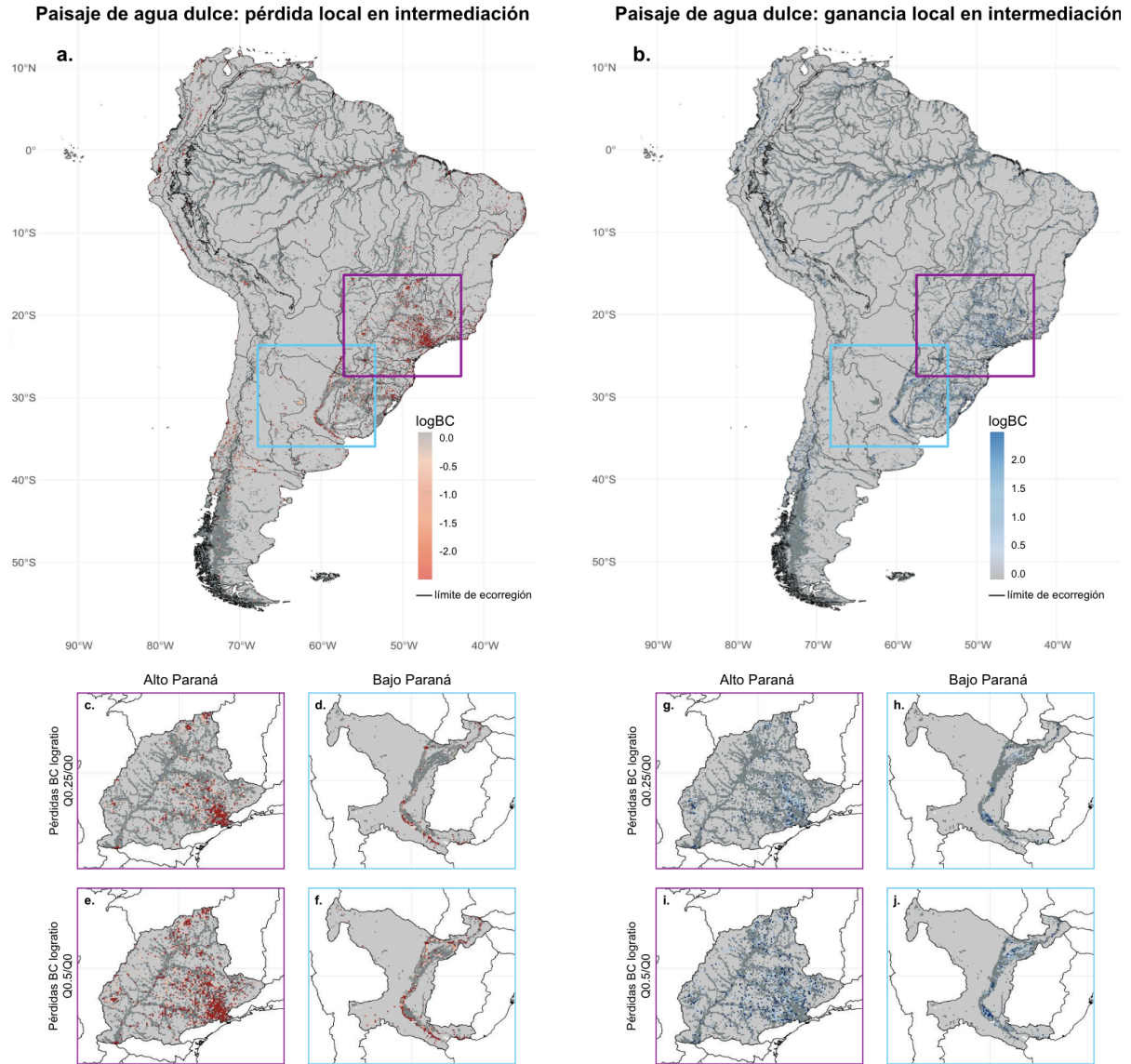


Figura 14. Cambios en los potenciales corredores de dispersión asociados al paisaje de agua dulce. Distribución espacial del cambio en el papel de la intermediación (logBC, BC por “betweenness centrality” en inglés) de cada celda (efecto corredor) para el paisaje de agua dulce de América del Sur en un escenario de alta sensibilidad a la contaminación lumínica. El cambio en intermediación es estimado como logaritmo de la razón de cambio entre la intermediación del paisaje impactado y el no impactado. **a.** mapa de pérdida local de intermediación entre un escenario sin impacto y un escenario con impactos magnificados desde niveles bajos de contaminación lumínica. **b.** mapa de ganancia local de intermediación entre un escenario sin impacto y un escenario con impactos magnificados desde niveles bajos de contaminación lumínica. **c-f:** pérdida local de intermediación en escenarios de efectos magnificados a niveles altos (c, d) y magnificados desde niveles bajos contaminación lumínica (e, f) para Alto Paraná y Bajo Paraná. **g-j:** ganancia local de intermediación en escenarios de efectos magnificados a niveles altos (g, h) y magnificados desde niveles bajos contaminación lumínica (i, j) para Alto Paraná y Bajo Paraná. El color gris indica que no hay cambios en la métrica entre los distintos escenarios. En negro se muestran los límites de las ecorregiones consideradas en este trabajo.

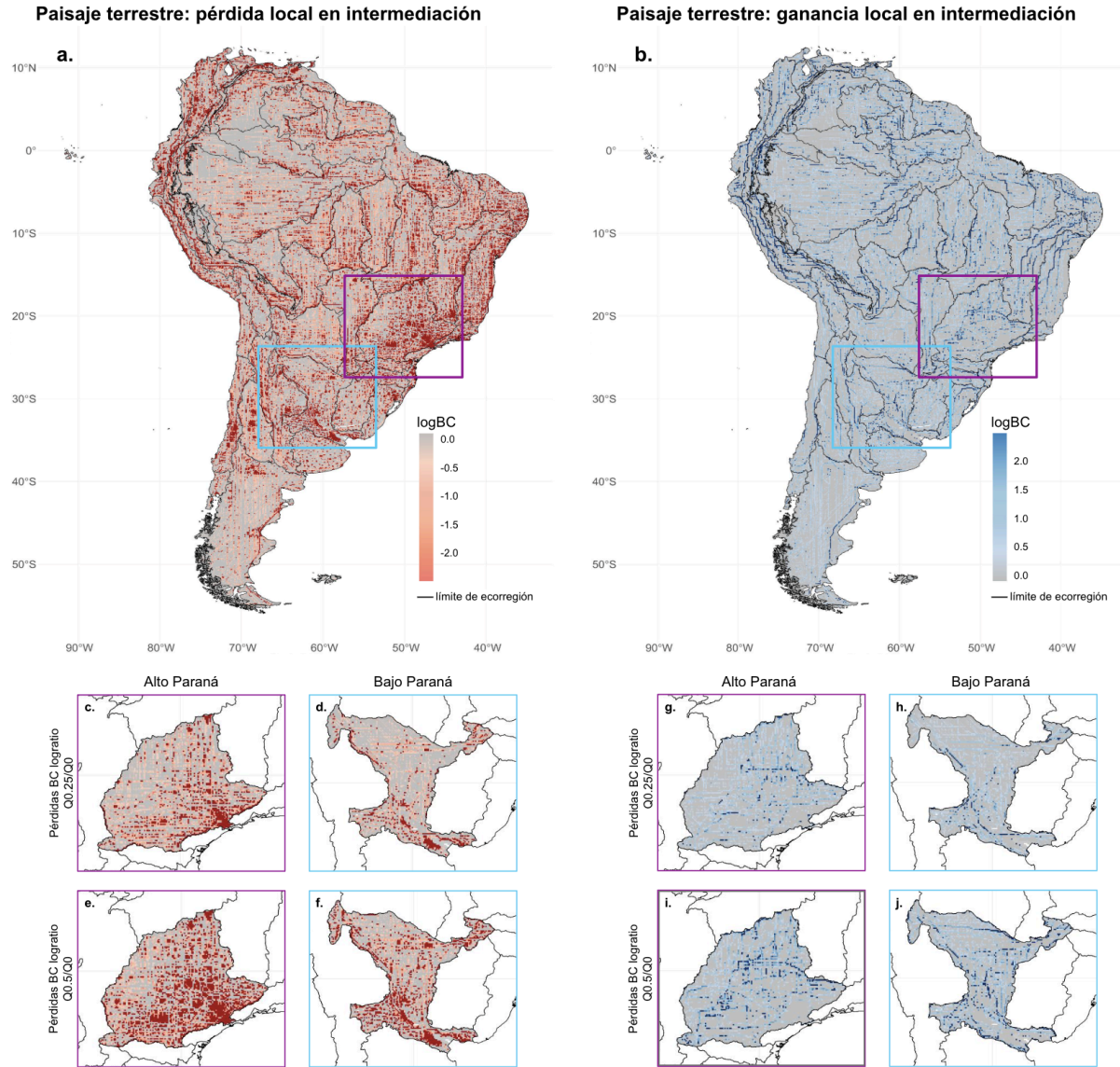


Figura 15. Cambios en los potenciales corredores de dispersión asociados al paisaje terrestre. Logaritmo de la razón de cambio en el papel de intermediación (logBC, BC por “betweenness centrality” en inglés) de cada celda (efecto corredor) para el paisaje terrestre de América del Sur en un escenario de alta sensibilidad a la contaminación lumínica. **a.** mapa de pérdida local de intermediación entre un escenario sin impacto ($Q=0$) y un escenario con impactos magnificados desde niveles bajos de contaminación lumínica ($Q=5$). **b.** mapa de ganancia local de intermediación entre un escenario sin impacto ($Q=0$) y un escenario con impactos magnificados desde niveles bajos de contaminación lumínica ($Q=5$). **c-f.** porcentaje de pérdida local de intermediación en escenarios de efectos magnificados a niveles altos (c, d) y magnificados desde niveles bajos contaminación lumínica (e, f) para Alto Paraná y Bajo Paraná. **g-j.** porcentaje de ganancia local de intermediación en escenarios de efectos magnificados a niveles altos (g, h) y magnificados desde niveles bajos contaminación lumínica (i, j) para Alto Paraná y Bajo Paraná. El color gris indica que no hay cambios en la métrica entre los distintos escenarios. En negro se muestran los límites de las ecorregiones consideradas en este trabajo.

Se identifican también situaciones en donde la pérdida en conectividad de intermediación ocurre de forma difusa en el paisaje, pero las ganancias se concentran en potenciales corredores biológicos, sugiriendo una fuerte reorganización de los patrones de dispersión. Tal es el caso, por ejemplo, del paisaje terrestre del Estuario del Amazonas y Cuencas Costeras y del Bajo Paraná (Figura 16). De acuerdo a la teoría de metacomunidades, este tipo de reconfiguración puede tener consecuencias profundas en la estructura de la biodiversidad regional.

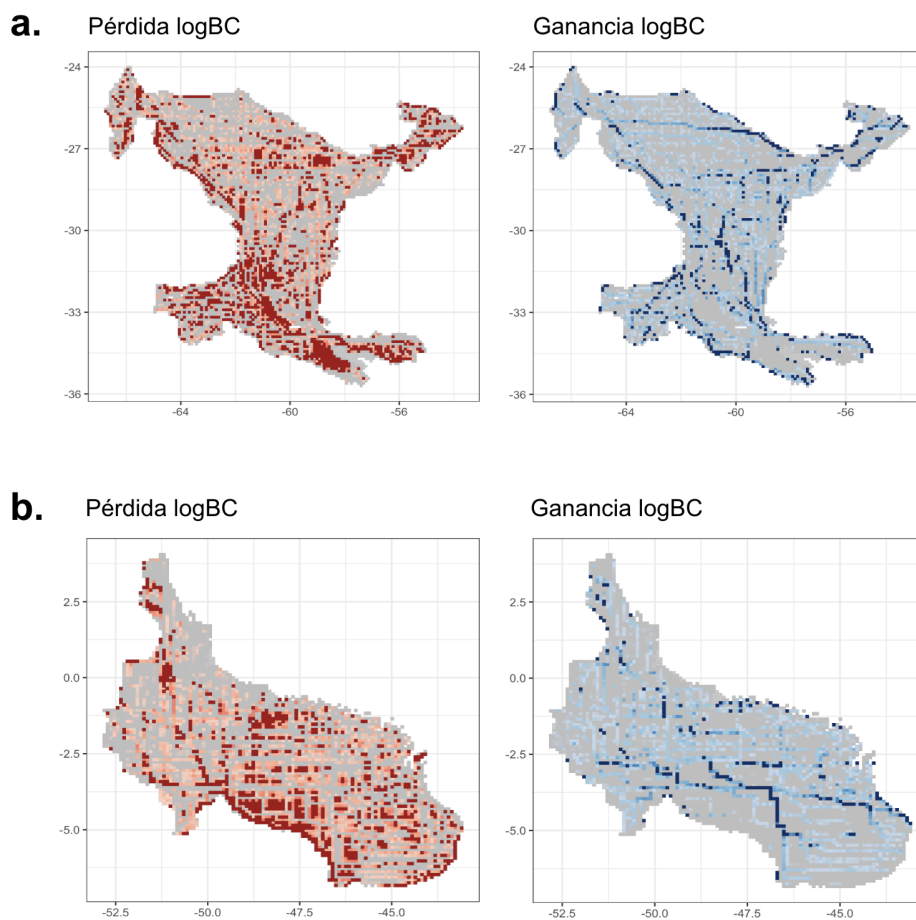


Figura 16. Pérdida de conectividad difusa, ganancias estructuradas en corredores de dispersión en zonas oscuras. Análisis de distribución espacial del cambio en el papel de la intermediación de celda (efecto corredor) en ecorregiones de América del Sur en un escenario de alta sensibilidad a la contaminación. En tonos de rojo se muestran las pérdidas de centralidad de intermediación (BC, por “betweenness centrality” en inglés) y en azul las ganancias locales, que conforman luego corredores de dispersión para los organismos en el paisaje. El color gris indica que no hay cambios en la métrica entre los distintos escenarios. **a.** Para la ecorregión de la Patagonia, se identifica un corrimiento del corredor biológico hacia una zona más oscura en el paisaje terrestre. **b.** Para la ecorregión Vertientes del Pacífico Sur Andino, se reconocen pérdidas de intermediación distribuidas en el paisaje terrestre, y ganancias estructuradas en corredores ubicados en los márgenes de Santiago de Chile. **c.** En Alto Paraná se muestra una pérdida de intermediación en la margen más contaminada por luz artificial y una ganancia hacia la margen opuesta.

Además de estas reorganizaciones con potencial impacto en la diversidad alfa y beta, se identifican casos donde los corredores se desplazan espacialmente, perdiéndose en una región y emergiendo en zonas más oscuras, ubicadas a decenas de kilómetros. Este fenómeno es aquí identificado como cambios positivos (nuevos corredores) y cambios negativos (pérdida de corredores) en la centralidad de intermediación debido a la contaminación lumínica. En el paisaje terrestre, esto se observa en la Patagonia, donde un corredor se traslada hacia el interior del continente (Figura 17, a), y en las Vertientes del Pacífico Sur Andino, donde los corredores se desplazan del centro hacia las periferias de la ecorregión (Figura 17, b). De forma análoga, en el paisaje de agua dulce, la ecorregión del Alto Paraná muestra una pérdida de intermediación sobre la margen occidental del Río Paraná, acompañada de una ganancia hacia la margen opuesta (Figura 17, c). Este desplazamiento espacial de los corredores implica una reconfiguración de las rutas de dispersión, pero que no necesariamente compensa funcionalmente las pérdidas en conectividad.

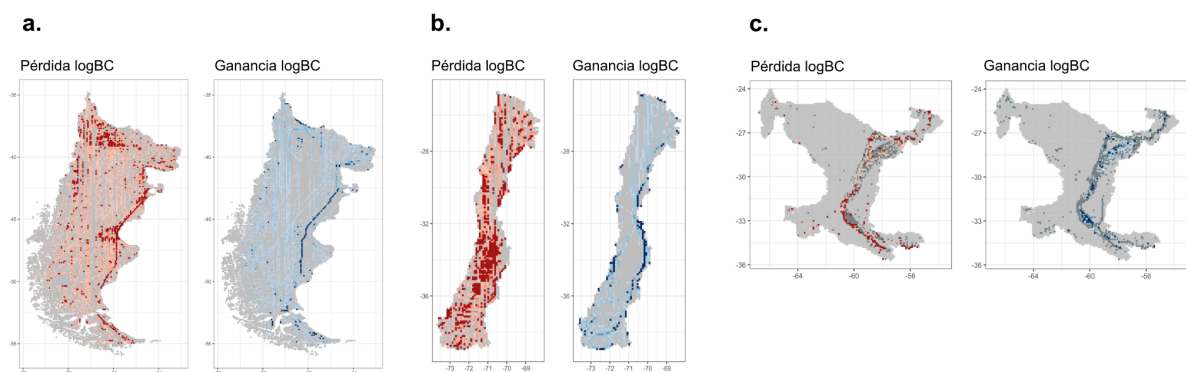


Figura 17. Desplazamiento de corredores de dispersión hacia zonas oscuras. Análisis de distribución espacial del cambio en el papel de la intermediación de celda (efecto corredor) en ecorregiones de América del Sur en un escenario de alta sensibilidad a la contaminación. En tonos de rojo se muestran las pérdidas de centralidad de intermediación y en azul las ganancias locales, que conforman luego corredores de dispersión para los organismos en el paisaje. El color gris indica que no hay cambios en la métrica entre los distintos escenarios. **a.** Para la ecorregión de la Patagonia, se identifica un corrimiento del corredor biológico hacia una zona más oscura en el paisaje terrestre. **b.** Para la ecorregión Vertientes del Pacífico Sur Andino, se reconocen pérdidas de intermediación distribuidas en el paisaje terrestre, y ganancias estructuradas en corredores ubicados en los márgenes de Santiago de Chile. **c.** En Alto Paraná se muestra una pérdida de intermediación en la margen más contaminada por luz artificial y una ganancia hacia la margen opuesta.

5.5 Impacto de la contaminación lumínica sobre la capacidad de carga del paisaje

La capacidad de carga del paisaje a escala continental en los escenarios de alta o baja sensibilidad a la contaminación lumínica ($Q=0.25$ y $Q=5$) muestran una consistente reducción en todas las ecorregiones. Esto sucede tanto en el paisaje de agua dulce (Figura 18, a) como en el paisaje terrestre (Figura 18, b). En términos cuantitativos, la pérdida de capacidad de carga metapoblacional en el paisaje de agua dulce alcanza el 73%, mientras que en el paisaje terrestre alcanza un 31%.

En cuanto al paisaje de agua dulce, vemos impactos muy profundos aún en un escenario de impacto magnificado solo a niveles altos de contaminación lumínica ($Q=0.25$) en las ecorregiones de la costa atlántica, que se profundizan aún más con un impacto magnificado desde niveles bajos de contaminación lumínica ($Q=5$). En este último caso, además, se profundiza la pérdida de capacidad de carga metapoblacional en ecorregiones clave para la biodiversidad acuática del continente, como lo son zonas del Amazonas, del Orinoco y Paraná. En cuanto al paisaje terrestre, los cambios en el escenario de impacto a altos niveles de luz artificial se manifiestan de forma homogénea para gran parte del paisaje, pero al aumentar la respuesta al impacto, se identifican zonas críticas de pérdida de capacidad de carga. El impacto se profundiza especialmente en las costas del continente y en el cinturón a los 35°S ya identificado.

Las caídas en capacidad de carga en todas las ecorregiones indican que las reconfiguraciones en las rutas de dispersión no compensan las pérdidas en conectividad determinando una reducción neta en capacidad de sustentar biodiversidad de las ecorregiones. Esto sugiere que la contaminación lumínica, y sus efectos antrópicos correlacionados, cuando determina una reducción en el número de individuos de una comunidad local, no solo altera la estructura espacial de la conectividad, sino que también podría modificar el tiempo de permanencia de los organismos en todo el paisaje, incluso cuando los organismos persisten en la región.

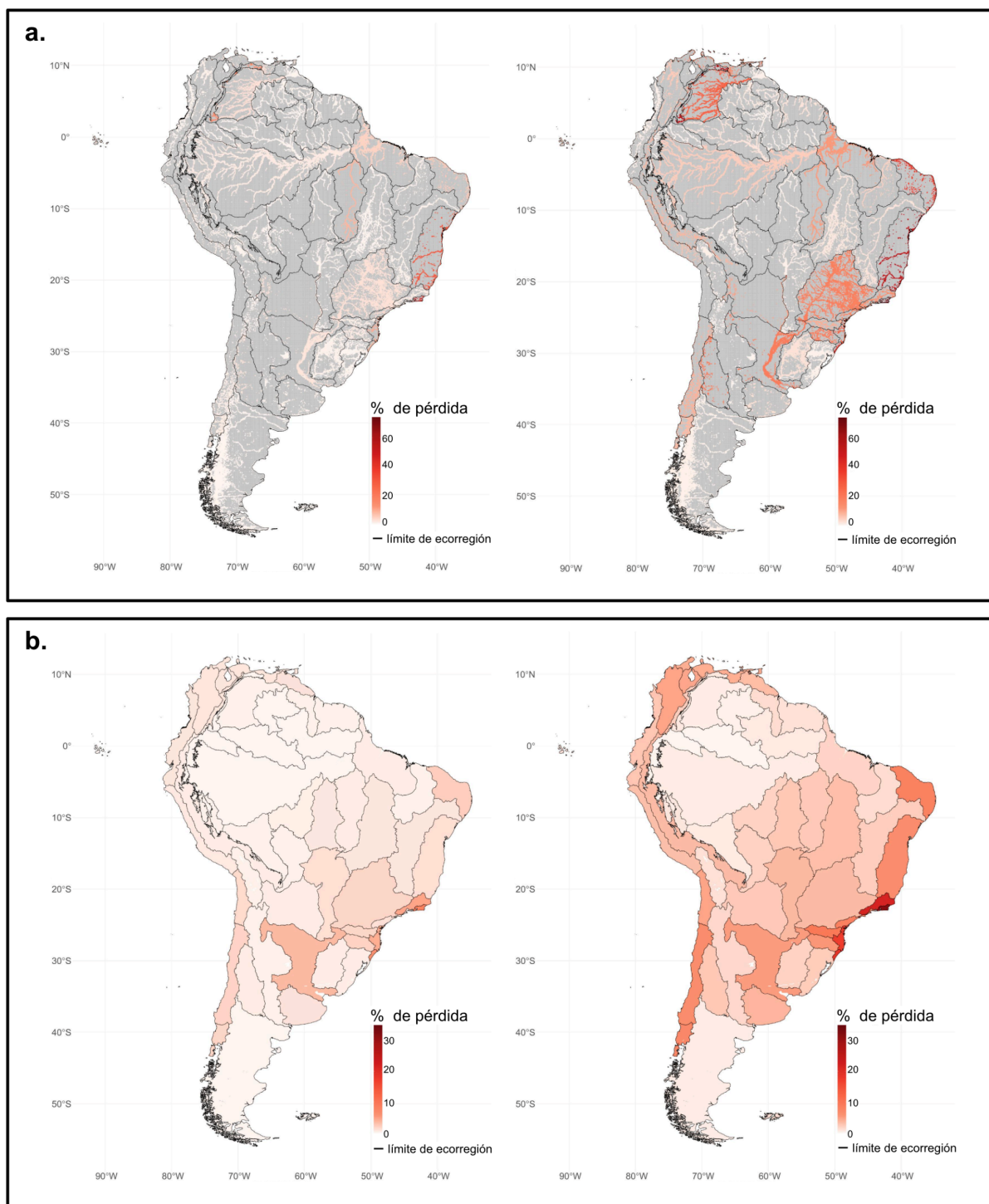


Figura 18. Cambio proporcional de la capacidad de carga metapoblacional (λ) por ecorregión. **a.** En el paisaje de agua dulce. **b.** En el paisaje terrestre. Izquierda: pérdidas porcentuales en el escenario con impacto magnificado desde niveles bajos de contaminación lumínica ($Q = 0.25$) respecto al escenario sin impacto ($Q=0$). Derecha: pérdidas porcentuales en el escenario con impacto magnificado desde niveles altos de contaminación lumínica ($Q = 5$) respecto al escenario sin impacto. En blanco se muestra la ausencia de cambio y tonos rojos las pérdidas mayores. El porcentaje de pérdida definido como: $\% \text{ pérdida}_{ecoregión} = (\lambda_{0.25/5} - \lambda_0) * 100 / \lambda_0$ En negro se muestran los límites de las ecorregiones.

6 - DISCUSIÓN

América del Sur ha experimentado un proceso de antropización a lo largo de todo su territorio. Se trata de un fenómeno complejo con múltiples dimensiones que interactúan entre sí determinando impactos en la diversidad y funcionamiento de los ecosistemas (Elmqvist et al., 2013; Grimm et al., 2008; Seto et al., 2012). A grandes escalas geográficas, capturar las potenciales presiones ejercidas por la interacción entre todos estos procesos es un desafío particularmente difícil. La contaminación lumínica que afecta directa e indirectamente a los organismos, también tiene el potencial de resumir la compleja interacción entre distintos forzantes antrópicos sobre la biodiversidad, al estar asociada a ellos (Chen & Nordhaus, 2011; Elvidge et al., 1997; Mokhtari et al., 2025).

Si bien el 75% del territorio de América del Sur presenta aún bajos niveles de contaminación lumínica, este trabajo muestra que los efectos de la luz artificial nocturna no se limitan a las zonas iluminadas. Se identifican patrones de fragmentación funcional comunes a muchas ecorregiones, pero también emergen particularidades al considerar la agregación de impactos a escala continental, reforzando el valor de un abordaje espacialmente explícito y a gran escala.

Propagación espacial de efectos locales

Los impactos locales (densidad de individuos, J_i) de la contaminación escalan a nivel regional a través de mecanismos no lineales ni intuitivos que alteran la estructura del paisaje (Downes et al., 2017; Heino et al., 2017; Patrick et al., 2021). Los patrones de propagación de impacto que resultan de este trabajo no responden solamente a la magnitud de contaminación lumínica en un punto dado, sino que emergen de la interacción entre la estructura del paisaje y relación funcional del impacto de la luz en la densidad de individuos de las comunidades locales. La presencia simultánea de pérdidas agregadas en zonas urbanas y pérdidas difusas en regiones menos impactadas refleja dinámicas propias de metacomunidades, donde la fragmentación genera pérdidas tanto en áreas directamente

afectadas como en aquellas que dependían funcionalmente de su conexión con zonas mejor conservadas (Leibold et al., 2004; Loreau et al., 2003).

Conectividad e impacto antrópico

Este trabajo evidencia patrones de fragmentación del paisaje que son comunes a muchas de las ecorregiones analizadas, y al mismo tiempo, particularidades en la magnitud y distribución del impacto entre las ecorregiones. La contaminación lumínica compromete tanto el efecto de masa como el efecto corredor, componentes claves en los patrones de biodiversidad, aún cuando las condiciones locales no se han modificado ampliamente.

Analizar de forma conjunta los paisajes terrestre y de agua dulce dentro de una misma ecorregión permitió evidenciar que la conectividad funcional depende fuertemente de la estructura del paisaje. Esta comparación entre paisajes complementarios refuerza que la pérdida de conectividad no solo responde a la magnitud del impacto, sino a cómo se configura el paisaje (Thompson et al., 2017) . En este sentido, los resultados señalan la importancia de avanzar hacia análisis que integren explícitamente la heterogeneidad de la cobertura vegetal, la productividad primaria y los gradientes de urbanización, determinantes en la densidad local de organismos (Worm & Tittensor, 2018).

Independientemente de las particularidades de cada ecorregión, la contaminación lumínica genera una pérdida de conectividad funcional, al dificultar o impedir el movimiento de los organismos entre comunidades. De acuerdo a la teoría de metacomunidades, las reconfiguraciones de los corredores biológicos que se evidencian en esta tesis pueden tener consecuencias profundas en la estructura de la biodiversidad regional (Leibold & Chase, 2018). En las comunidades locales que reducen su nivel de intermediación en el paisaje, puede favorecer la pérdida de diversidad alfa, quedando aisladas funcionalmente. Al mismo tiempo, la aparición de nuevos corredores que permiten el flujo entre comunidades vecinas, promueve la homogeneización entre ellas, lo que puede disminuir la diversidad beta (Leibold et al., 2004; Loreau et al., 2003). Este tipo de fragmentación funcional puede acelerar la pérdida de diversidad local y regional (Cunillera-Montcusí et al., 2025; Leibold et

al., 2004; Loreau et al., 2003; Worm & Tittensor, 2018) incluso en ausencia de degradación física del hábitat (Brodie et al., 2025), reduciendo el tiempo medio hasta la extinción de especies locales (Halley & Iwasa, 2011). Asimismo, el aumento o disminución en la dispersión que experimenta un área afectará la importancia del efecto de masa en el ensamblaje comunitario (Leibold & Chase, 2018). Por otro lado, ha sido bien reportado que la estructura de la red de dispersión de organismos implica importantes cambios en los patrones geográficos de biodiversidad, incluso en escenarios neutrales (Borthagaray et al., 2023; Economo & Keitt, 2010; Suzuki & Economo, 2024). Es decir, el componente estocástico en los ensambles regionales de biodiversidad y su distribución espacial son impactados por la estructura de la red de dispersión entre comunidades (Arim et al., 2023). Por último, los procesos de especiación están fuertemente afectados por el nivel de flujo de individuos entre parches (Mallet, 2005). Consecuentemente, los cambios en los patrones de conectividad reportados en esta tesis para todas las ecorregiones implican cambios en las cuatro fuerzas que afectan los patrones de biodiversidad, a saber: selección, deriva, dispersión y especiación. Esto implica la potencial existencia de grandes cambios en los mecanismos que generan y sustentan la diversidad biológica a nivel de todo el continente. Este mensaje es robusto a los patrones que efectivamente estén operando, a los cuales, esta tesis busca aproximarse, sin cuantificarlos de forma perfecta o precisa.

Capacidad de carga del paisaje, impactos y deuda de extinción

La capacidad de carga metapoblacional es una métrica incorporada en estudios teóricos, y respaldada por estudios empíricos como un indicador confiable de la capacidad máxima del paisaje de sostener metapoblaciones viables, y de la proporción efectiva del paisaje que logran ocupar las especies (Hanski & Ovaskainen, 2000; Wang et al., 2021). Consecuentemente, los cambios observados en la capacidad de carga de las ecorregiones de América del Sur alertan sobre una importante afectación de la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico como consecuencia directa e indirecta de la antropización.

Debido a la contaminación lumínica, la capacidad de carga metapoblacional disminuye drásticamente en múltiples ecorregiones, indicando una degradación neta del paisaje tanto

terrestre como de agua dulce, en todos los escenarios de impacto analizados. Se registran caídas abruptas en zonas de la costa atlántica, en el corredor andino y en el Paraná, con impactos cuantitativamente mayores en sistemas acuáticos. Aunque los valores de reducción dependen de los supuestos del modelo, su magnitud sugiere un proceso de degradación severo, que no solo compromete la persistencia actual de especies, sino que también anticipa consecuencias diferidas, ampliamente documentadas bajo el concepto de deuda de extinción (Haddad et al., 2015; Tilman et al., 1994).

La deuda de extinción refiere a un desfase temporal entre la alteración del paisaje y la extinción efectiva de especies, muchas de las cuales se mantienen transitoriamente en hábitats que ya no pueden sostener poblaciones viables. Este proceso puede prolongarse durante décadas, en particular en zonas aisladas o sometidas a presiones persistentes como la contaminación lumínica. En áreas de entre 100 y 100.000 hectáreas (rango que incluye las celdas definidas en este trabajo) se ha estimado que, tras ocurrir una fragmentación en el paisaje, entre el 50% y el 75% de las especies presentes podrían estar sufriendo una deuda de extinción (Halley & Iwasa, 2011). Esto implica que aunque muchas de ellas siguen presentes luego del disturbio, no son viables en el sistema fragmentado y su extinción es inminente. Experimentos de larga duración han documentado pérdidas de biodiversidad superiores al 50% luego de 10 a 20 años de pérdida de conectividad, junto con colapsos funcionales del 30 al 80% en procesos clave como el ciclo de nutrientes, la productividad primaria y la estructura trófica (Haddad et al., 2015; Halley & Iwasa, 2011).

Estrategias de manejo basadas en los resultados

Los resultados alcanzados en esta tesis muestran la importancia de considerar múltiples escalas en el análisis y la gestión de la contaminación lumínica. Las estrategias que preservan zonas oscuras y garantizan la conectividad funcional del paisaje son fundamentales para la conservación y requieren abordajes tanto locales como regionales. En un contexto global de pérdida de biodiversidad, la Convención de Diversidad Biológica (CBD), a través del Marco Global de Biodiversidad de Kunming–Montreal adoptado en 2022, subraya la necesidad de mantener y mejorar la integridad, conectividad y resiliencia de todos los ecosistemas hacia

2050 (UN-CBD 2022). En este marco, se establece la creación de áreas protegidas bien conectadas como estrategia central para conservar la biodiversidad y para sostener las funciones ecosistémicas a escala global. Para esto, resulta necesario incorporar la contaminación lumínica en la planificación de estrategias de gestión, por ser una forma más de fragmentación del paisaje, que continúa en aumento (Kyba et al. 2023; Challéat et al. 2021).

Establecer y proteger corredores oscuros ha sido una estrategia ampliamente recomendada para la mitigación de impactos (Challéat et al., 2021; Sordello et al., 2022). Este trabajo permite identificar una serie de corredores sobre los que centrar la toma de medidas de conservación y gestión. En particular, destacan los corredores que emergen en las ecorregiones de la Patagonia y las Tierras Bajas del Amazonas, con baja urbanización y escasa contaminación lumínica. En tales casos, la toma de medidas permitiría anticiparse a posibles reconfiguraciones del paisaje. Se destaca también la necesidad de conservar corredores oscuros en el cinturón Santiago - Buenos Aires - Montevideo, que funcionen como vías de tránsito latitudinal para América del Sur. Esta franja presenta aún algunos sectores con baja radiancia, especialmente en áreas rurales, que podrían actuar como corredores oscuros si se planifica la no iluminación de esas zonas. Adicionalmente, en un contexto de cambio climático, los corredores adquieren una relevancia mayor, ya que los desplazamientos en los rangos de distribución esperados requerirán paisajes estructurados que mantengan conexiones entre climas actuales y futuros análogos (Brodie et al., 2025; Carroll et al., 2018). La conservación y restauración de la conectividad estructural necesaria para la adaptación al cambio climático deberá ser reforzada con la preservación de la conectividad funcional que podrían brindar los corredores oscuros (Brodie et al., 2025). Esto es particularmente relevante en esta zona, para la que se proyecta una gran expansión urbana en el continente para el horizonte 2030 (Seto et al., 2012), lo que aumentaría aún más la fragmentación en el área. En este contexto, la implementación de medidas de gestión y la planificación del crecimiento urbano podrían también ser claves para mitigar los impactos.

Además de los corredores, se proponen estrategias complementarias con gran potencial para reforzar la conectividad funcional del paisaje. Entre ellas, las iniciativas de restauración

basadas en áreas verdes pequeñas pero distribuidas espacialmente han demostrado ser especialmente efectivas y pueden incluso compensar parte de la pérdida de hábitat derivada de nuevos desarrollos urbanos (Gelmi-Candusso et al., 2025) y estas medidas tienen el potencial de implementarse también como áreas oscuras. De igual forma, estrategias como el control de inmisiones, que propone establecer límites máximos de contaminación lumínica admisibles en áreas sensibles, es otra de las propuestas que permitiría regular las emisiones en zonas cercanas a sitios clave para la conectividad del paisaje oscuro (Bará et al., 2021)

Otro aspecto fundamental para reducir los impactos de la contaminación lumínica a escala de paisaje es la implementación de tecnologías de alumbrado amigables con el ambiente a grandes escalas. La evidencia indica que aumentar la separación entre luminarias (aunque esto implique menor uniformidad), dirigir correctamente el flujo lumínico y optar por luces cálidas puede generar diferencias significativas en la disponibilidad de oscuridad en el paisaje urbano y en rutas (Evans, 2023; Morrell et al., 2024).

Aunque menos del 1% de las áreas prioritarias para la conservación estaban urbanizadas en el 2000, se espera que para el 2030 esta proporción aumente un 1,8% adicional, afectando severamente los hotspots de biodiversidad en América del Sur (Seto et al., 2012). Frente a este escenario de aumento de las presiones antrópicas, se vuelve imprescindible anticiparse a los impactos mediante estrategias de planificación, que incluyan la gestión de la contaminación lumínica dentro de marcos más amplios de conservación. Incorporar enfoques que operen a múltiples escalas (desde la implementación de tecnologías de iluminación hasta la protección de corredores oscuros) permite no solo mitigar los efectos actuales, sino también aumentar la resiliencia frente a perturbaciones futuras. En este sentido, la integración de la conectividad estructural y funcional, la capacidad de carga del paisaje y los marcos metacomunitarios aporta una base conceptual y analítica clave para el diseño y evaluación de estrategias de conservación informadas y efectivas.

Supuestos y robustez de los abordajes transitados

Como todo estudio de modelización, los análisis de esta tesis son sensibles a los supuestos considerados, que pueden afectar la escala o ubicación precisa de los patrones reportados, aunque probablemente no alteren los mensajes conceptuales y cualitativos que emergen de ellos (Barnett & Belote, 2021; Cunillera-Montcusí et al., 2023). Los principales resultados alcanzados respecto a cambios en la conectividad, desplazamiento de corredores y pérdida de capacidad de carga metacomunitaria del paisaje, evidencian grandes transformaciones cualitativas a escala continental. Las decisiones técnicas pueden modificar levemente la expresión espacial de estos fenómenos, pero no revierten sus conclusiones generales.

En este trabajo, se utilizó una grilla uniforme y un enfoque basado en ecorregiones asociadas a cuencas hidrográficas (Abell et al., 2008), lo que permitió capturar patrones biogeográficos relevantes sin depender de límites administrativos o geopolíticos (Dallimer & Strange, 2015). Asimismo, no se incorporó de forma explícita la heterogeneidad ambiental interna de las celdas ni del paisaje, pese a su rol reconocido en la modulación de la dispersión (Barnett & Belote, 2021; Cunillera-Montcusí et al., 2023). Diferencias en el tipo de cobertura del suelo, en la permeabilidad del hábitat o en el grado de modificación antrópica pueden condicionar fuertemente la conectividad funcional, por lo que su integración representa una línea prioritaria para futuros desarrollos.

El tamaño de las comunidades locales escala mediante un coeficiente que representa un crecimiento no lineal con el área disponible, en línea con observaciones empíricas (Hanski, 1999). Para modelar la dispersión, se empleó un kernel que enfatiza dispersión principalmente entre celdas vecinas, lo cual ha demostrado buen desempeño para análisis a gran escala geográfica (Worm & Tittensor, 2018). Esta formulación asume un proceso de dispersión espacialmente continuo, determinado únicamente por la distancia geográfica y el tamaño relativo de las comunidades fuentes. Los análisis exploratorios indicaron que, a pesar de las simplificaciones, los patrones espaciales de impacto sobre la conectividad fueron robustos frente a variaciones del parámetro de dispersión elegido (aquí $d_{50} = 4$ km). Sin embargo, se reconoce que la relación entre tamaño de comunidad y área, y la capacidad

de dispersión de los organismos pueden variar significativamente entre grupos taxonómicos y funcionales (Hanski et al., 1996; Hanski & Ovaskainen, 2000), lo cual resalta la importancia de ajustar estos parámetros cuando se trabaja con grupos específicos. Dada la falta de información detallada sobre la capacidad de dispersión de muchos organismos (Krosby et al., 2015), se optó por un abordaje generalista.

En cuanto al uso de la luz artificial como proxy de urbanización y presión antrópica, se asumió que la radiancia detectada en las imágenes satelitales refleja de forma adecuada la magnitud del impacto ambiental, independientemente de si proviene de fuentes lineales como carreteras o de núcleos urbanos compactos. Esta simplificación puede no reflejar diferencias relevantes en la forma y tipo de fragmentación generada por distintas configuraciones espaciales de las fuentes de emisión. Aun así, se considera una aproximación válida para estudios a gran escala, aunque sería deseable diferenciar estos patrones en estudios más detallados. Además, se reconoce que los datos de radiancia disponibles (VIIRS-DNB) tienden a subestimar la contaminación lumínica real, especialmente en el espectro de luz azul, característico de tecnologías LED (de Miguel et al., 2021; Levin et al., 2020). A esto se suma que el análisis realizado es temporalmente estático, sin contemplar potenciales cambios futuros en intensidad, espectro o distribución de las fuentes de emisión.

Por último, las funciones luz-impacto utilizadas buscan representar un rango plausible de respuestas ante la contaminación lumínica, aunque la relación entre niveles de luz y efectos en la biodiversidad aún no ha sido empíricamente reportada. Avanzar en este sentido no sólo es deseable, sino necesario para construir marcos teóricos sólidos que respalden la toma de decisiones.

Teniendo en cuenta estas consideraciones, este trabajo propone un abordaje teórico robusto, que perfectamente puede incorporar criterios distintos a los elegidos para abordar problemas a otras escalas geográficas. Los principales resultados alcanzados respecto a cambios en la conectividad, desplazamiento de corredores y pérdida de capacidad de carga metacomunitaria del paisaje, dejan en evidencia grandes transformaciones cualitativas a

escala continental. Las decisiones técnicas pueden modificar la expresión espacial de estos fenómenos, pero no revierten sus conclusiones generales. La magnitud de los cambios reportados no deja dudas sobre la existencia de una fuerte degradación a escala continental, con impactos que, probablemente, recién comienzan a evidenciarse.

7 - CONCLUSIÓN

El enfoque metodológico desarrollado integra paisajes espacialmente explícitos e imágenes satelitales nocturnas con métricas de conectividad, para analizar cómo la contaminación lumínica afecta la conectividad del paisaje en América del Sur. Mediante herramientas de ecología teórica y teoría de grafos se identificaron no sólo las zonas más afectadas, sino también los mecanismos mediante los cuales estos impactos se propagan.

Los principales mensajes que se desprenden de este trabajo son:

- Los impactos locales de la contaminación lumínica no evidencian los impactos reales que esta pueda tener en los patrones geográficos de biodiversidad. El abordaje local tradicional centrado en la fuente de emisión reduce la problemática a una cuestión técnica de iluminación.
- La propagación espacial de los impactos locales sigue patrones no lineales ni intuitivos. El efecto de la contaminación local no se diluye con la distancia a las zonas impactadas.
- El impacto de la contaminación lumínica genera reconfiguraciones a gran escala en los patrones de dispersión, con reducción de la conectividad global y desplazamiento de los corredores biológicos.
- El efecto neto de la reconfiguración de los patrones de conectividad es una reducción en la capacidad de carga de las ecorregiones. Esto implica caídas en la capacidad del paisaje de sustentar biodiversidad, en la ocupación espacial de las especies remanentes y también en la composición funcional de las comunidades.

En síntesis, este trabajo evidencia que la contaminación lumínica constituye un factor más de fragmentación funcional capaz de alterar la conectividad a distintas escalas e inserta la problemática dentro del marco actual de la ecología del paisaje y las metacomunidades. Este estudio aporta nuevas perspectivas sobre la propagación de los efectos de la contaminación lumínica, resaltando la importancia de considerar paisajes espacialmente explícitos en el análisis. En un contexto donde esta forma de perturbación sigue siendo subestimada y escasamente regulada, los resultados de este trabajo refuerzan que la contaminación lumínica no es un problema menor, sino una presión ambiental profunda que exige ser integrada al marco teórico de pérdida de biodiversidad e incorporada con urgencia en las políticas de conservación.

9 - REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S. C., Bussing, W., Stiassny, M. L. J., Skelton, P., Allen, G. R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., ... Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *Bioscience*, 58(5), 403–414. <https://doi.org/10.1641/B580507>
- 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. *The Journal of Ecology*, 111(8), 1641–1655. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14119>
- Barabasi, A.-L. (2016). *Network Science*. Cambridge University Press.
- Bará, S., Falchi, F., Lima, R. C., & Pawley, M. (2021). Keeping light pollution at bay: A red-lines, target values, top-down approach. *Environmental Challenges*, 5. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100212>
- Barnett, K., & Belote, R. T. (2021). Modeling an aspirational connected network of protected areas across North America. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 31(6), e02387. <https://doi.org/10.1002/eap.2387>
- Borthagaray, A. I., Berazategui, M., & Arim, M. (2015). Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos (Copenhagen, Denmark)*, 124(10), 1383–1390. <https://doi.org/10.1111/oik.01317>
- Borthagaray, A. I., Cunillera-Montcusí, D., Bou, J., Biggs, J., & Arim, M. (2023). Pondscape or waterscape? The effect on the diversity of dispersal along different freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 850(15), 3211–3223. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05123-0>
- Borthagaray, A. I., Cunillera-Montcusí, D., Bou, J., Tornero, I., Boix, D., Anton-Pardo, M., Ortiz, E., Mehner, T., Quintana, X. D., Gascón, S., & Arim, M. (2023). Heterogeneity in the isolation of

- patches may be essential for the action of metacommunity mechanisms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1125607>
- Borthagaray, A. I., Illarze, M., Pinelli, V., Reichmann, F., Mai, P., Rodríguez-Tricot, L., & Alfaro, M. B. de la S. Z. del U. (2025). Conectividad y Biodiversidad. In *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*. <https://doi.org/10.26462/34.1.22>
- Borthagaray, A. I., Pinelli, V., Berazategui, M., Rodríguez-Tricot, L., & Arim, M. (2015). Effects of metacommunity networks on local community structures: From theoretical predictions to empirical evaluations. In *Aquatic Functional Biodiversity: An Ecological and Evolutionary Perspective* (pp. 75–111). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417015-5.00004-9>
- Brodie, J. F., Gonzalez, A., Mohd-Azlan, J., Nelson, C. R., Tabor, G., Vasudev, D., Zeller, K. A., & Fletcher, R. J., Jr. (2025). A well-connected Earth: The science and conservation of organismal movement. *Science (New York, N.Y.)*, 388(6745), eadn2225. <https://doi.org/10.1126/science.adn2225>
- Brown, J. H., Gibson, A. C., & Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography* (2nd ed.). Sinauer Associates. <https://experts.esf.edu/esploro/outputs/book/Biogeography/99885909704826>
- Cao, K., Condit, R., Mi, X., Chen, L., Ren, H., Xu, W., Burslem, D. F. R. P., Cai, C., Cao, M., Chang, L. W., Chu, C., Cui, F., Du, H., Ediriweera, S., Gunatilleke, C. S. V., Gunatilleke, I. U. A. N., Hao, Z., Jin, G., Li, J., ... Svenning, J. C. (2021). Species packing and the latitudinal gradient in beta-diversity. *Proceedings. Biological Sciences*, 288(1948). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3045>
- 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. <https://doi.org/10.1111/gcb.14373>
- Cauwels, P., Pestalozzi, N., & Sornette, D. (2014). Dynamics and spatial distribution of global nighttime lights. *EPJ Data Science*, 3(1). <https://doi.org/10.1140/epjds19>
- Challéat, S., Barré, K., Laforge, A., Lapostolle, D., Franchomme, M., Sirami, C., Le Viol, I., Milian, J., & Kerbiriou, C. (2021). Grasping darkness: The dark ecological network as a social-ecological

- framework to limit the impacts of light pollution on biodiversity. *Ecology and Society: A Journal of Integrative Science for Resilience and Sustainability*, 26(1).
<https://doi.org/10.5751/ES-12156-260115>
- Chen, X., & Nordhaus, W. D. (2011). Using luminosity data as a proxy for economic statistics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(21), 8589–8594. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017031108>
- Cox, D. T. C., & Gaston, K. J. (2023). Global erosion of terrestrial environmental space by artificial light at night. *The Science of the Total Environment*, 904(166701), 166701.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166701>
- Cunillera-Montcusí, D., Borthagaray, A. I., Bou, J., & Arim, M. (2025). *Degrading waterscapes decaying diversities: Assessing habitat loss fragmentation consequences simulated diversity patterns across European freshwater ecoregions*. <https://doi.org/10.1111/geb.70103>
- 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 & Distributions*. <https://doi.org/10.1111/ddi.13711>
- Dallimer, M., & Strange, N. (2015). Why socio-political borders and boundaries matter in conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(3), 132–139.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.12.004>
- de Miguel, A. S., Bennie, J., Rosenfeld, E., Dzurjak, S., & Gaston, K. J. (2021). First estimation of global trends in nocturnal power emissions reveals acceleration of light pollution. *Remote Sensing*, 13(16). <https://doi.org/10.3390/rs13163311>
- Ditmer, M. A., Stoner, D. C., & Carter, N. H. (2021). Estimating the loss and fragmentation of dark environments in mammal ranges from light pollution. *Biological Conservation*, 257(September 2020), 109135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109135>
- Downes, B. J., Lancaster, J., Glaister, A., & Bovill, W. D. (2017). A fresh approach reveals how dispersal

- shapes metacommunity structure in a human-altered landscape. *The Journal of Applied Ecology*, 54(2), 588–598. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12759>
- Economo, E. P., & Keitt, T. H. (2010). Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos (Copenhagen, Denmark)*, 119(8), 1355–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18272.x>
- Elmqvist, T., Fragkias, M., Goodness, J., Güneralp, B., Marcotullio, P. J., McDonald, R. I., Parnell, S., Schewenius, M., Sendstad, M., Seto, K. C., & Wilkinson, C. (2013). *Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment*. 755. https://library.oapen.org/bitstream/handle/20.500.12657/28058/1/2013_Book_UrbanizationBiodiversityAndEco.pdf
- Elvidge, C. D., Baugh, K. E., Kihn, E. A., Kroehl, H. W., Davis, E. R., & Davis, C. W. (1997). Relation between satellite observed visible-near infrared emissions, population, economic activity and electric power consumption. *International Journal of Remote Sensing*, 18(6), 1373–1379. <https://doi.org/10.1080/014311697218485>
- Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., Henderson, A., Sloat, L. L., & Savage, V. M. (2015). Scaling from traits to ecosystems: Developing a general Trait Driver Theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. In *arXiv [q-bio.PE]*. arXiv. <http://arxiv.org/abs/1502.06629>
- Estrada, E., & Bodin, O. (2008). Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 18(7), 1810–1825. <https://doi.org/10.1890/07-1419.1>
- Evans, D. M. (2023). Mitigating the impacts of street lighting on biodiversity and ecosystem functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 378(1892), 20220355. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0355>
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C. C. M., Elvidge, C. D., Baugh, K., Portnov, B. A., Rybnikova,

- N. A., & Furgoni, R. (2016). The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science Advances*, 2(6), 1–26. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600377>
- Game, E. T., Lipsett-moore, G., Saxon, E., Peterson, N., & Sheppard, S. (2011). Incorporating climate change adaptation into national conservation assessments: ADAPTATION IN NATIONAL CONSERVATION ASSESSMENTS. *Global Change Biology*, 17(10), 3150–3160. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02457.x>
- Gaston, K. J. (2000). *Global patterns in biodiversity*.
- Gaston, K. J. (2019). Nighttime ecology: The “nocturnal problem” revisited. *The American Naturalist*, 193(4), 481–502. <https://doi.org/10.1086/702250>
- Gaston, K. J., Bennie, J., Davies, T. W., & Hopkins, J. (2013). The ecological impacts of nighttime light pollution: A mechanistic appraisal. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(4), 912–927. <https://doi.org/10.1111/brv.12036>
- Gelmi-Candusso, T. A., Chin, A. T. M., Ruppert, J. L. W., & Fortin, M. -J. (2025). Urban planning for wildlife connectivity: A multispecies assessment of urban sprawl and SLOSS renaturalization strategies. *The Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.70007>
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, 319(5864), 756–760.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. *Science Advances*, 1(2), 1–10. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Haddad, N. M., Holt, R. D., Fletcher, R. J., Jr, Loreau, M., & Clobert, J. (2017). Connecting models, data, and concepts to understand fragmentation’s ecosystem-wide effects. *Ecography*, 40(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/ecog.02974>

- Halley, J. M., & Iwasa, Y. (2011). Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(6), 2316–2321. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011217108>
- Hall, M. H. P., & Balogh, S. B. (Eds.). (2019). *Understanding urban ecology: An interdisciplinary systems approach* (2019th ed.) [PDF]. Springer Nature.
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-11259-2>
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*.
[https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=jsk4Nt_8X8sC&oi=fnd&pg=PA14&dq=Hanski,+I.+ \(1999\).+Metapopulation+ecology.+Oxford+University+Press.&ots=gE_g6rFT8F&sig=6Nx3gSVAEmyc3-NuMlVjDxaQ0hM](https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=jsk4Nt_8X8sC&oi=fnd&pg=PA14&dq=Hanski,+I.+ (1999).+Metapopulation+ecology.+Oxford+University+Press.&ots=gE_g6rFT8F&sig=6Nx3gSVAEmyc3-NuMlVjDxaQ0hM)
- Hanski, I., Moilanen, A., Pakkala, T., & Kuussaari, M. (1996). The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 10(2), 578–590.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10020578.x>
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404(6779), 755–758. <https://doi.org/10.1038/35008063>
- Harvey, E., Gounand, I., Ward, C. L., & Altermatt, F. (2017). Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *The Journal of Applied Ecology*, 54(2), 371–379.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12769>
- Heino, J., Alahuhta, J., Ala-Hulkko, T., Antikainen, H., Bini, L. M., Bonada, N., Datry, T., Erős, T., Hjort, J., Kotavaara, O., Melo, A. S., & Soininen, J. (2017). Integrating dispersal proxies in ecological and environmental research in the freshwater realm. *Environmental Reviews*, 25(3), 334–349.
<https://doi.org/10.1139/er-2016-0110>
- Hölker, F., Wolter, C., Perkin, E. K., & Tockner, K. (2010). Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(12), 681–682. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.007>

- Jägerbrand, A. K., & Spoelstra, K. (2023). *Effects of anthropogenic light on species and ecosystems*. 1–7. <https://doi.org/10.1126/science.adg3173>
- Keitt, T. H., Urban, D. L., & Milne, B. T. (1997). *Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes*. <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art4/>
- Khattar, G., & Peres-Neto, P. R. (2025). Quantifying community keystone-ness in metacommunities under disturbance. *Oikos (Copenhagen, Denmark)*, 2025(9). <https://doi.org/10.1002/oik.11163>
- Kowarik, I. (2008). On the role of alien species in urban flora and vegetation. In *Urban Ecology* (pp. 321–338). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-0-387-73412-5_20
- Krosby, M., Wilsey, C. B., McGuire, J. L., Duggan, J. M., Nogeire, T. M., Heinrichs, J. A., Tewksbury, J. J., & Lawler, J. J. (2015). Climate-induced range overlap among closely related species. *Nature Climate Change*, 5(9), 883–886. <https://doi.org/10.1038/nclimate2699>
- Kunc, H. P., & Schmidt, R. (2021). Species sensitivities to a global pollutant: A meta-analysis on acoustic signals in response to anthropogenic noise. *Global Change Biology*, 27(3), 675–688. <https://doi.org/10.1111/gcb.15428>
- Kyba, C. C. M., Altıntaş, Y. Ö., Walker, C. E., & Newhouse, M. (2023). Citizen scientists report global rapid reductions in the visibility of stars from 2011 to 2022. *Science (New York, N.Y.)*, 379(6629), 265–268. <https://doi.org/10.1126/science.abq7781>
- Kyba, C. C. M., Kuester, T., De Miguel, A. S., Baugh, K., Jechow, A., Hölker, F., Bennie, J., Elvidge, C. D., Gaston, K. J., & Guanter, L. (2017). Artificially lit surface of Earth at night increasing in radiance and extent. *Science Advances*, 3(11), 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701528>
- Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2018). *Metacommunity Ecology, Volume 59*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400889068>
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613.

<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

- Le Tallec, T., Hozer, C., Perret, M., & Théry, M. (2024). Light pollution and habitat fragmentation in the grey mouse lemur. *Scientific Reports*, 14(1), 1662. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-51853-7>
- Levin, N., Kyba, C. C. M., Zhang, Q., Sánchez de Miguel, A., Román, M. O., Li, X., Portnov, B. A., Molthan, A. L., Jechow, A., Miller, S. D., Wang, Z., Shrestha, R. M., & Elvidge, C. D. (2020). Remote sensing of night lights: A review and an outlook for the future. *Remote Sensing of Environment*, 237(October 2018). <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111443>
- Linares Arroyo, H., Abascal, A., Degen, T., Aubé, M., Espey, B. R., Gyuk, G., Hölker, F., Jechow, A., Kuffer, M., Sánchez de Miguel, A., Simoneau, A., Walczak, K., & Kyba, C. C. M. (2024). Monitoring, trends and impacts of light pollution. *Nature Reviews. Earth & Environment*, 5(6), 417–430. <https://doi.org/10.1038/s43017-024-00555-9>
- Lockwood, J. L. (2006). Life in a double-hotspot: The transformation of Hawaiian passerine bird diversity following invasion and extinction. *Biological Invasions*, 8(3), 449–457. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-6415-z>
- Loreau, M., Mouquet, N., & Holt, R. D. (2003). Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6(8), 673–679. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x>
- Mallet, J. (2005). Speciation in the 21st century. *Heredity*, 95(1), 105–109. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800686>
- Mellander, C., Lobo, J., Stolarick, K., & Matheson, Z. (2015). Night-time light data: A good proxy measure for economic activity? *PloS One*, 10(10), e0139779. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139779>
- Mokhtari, Z., Bergantino, A. S., Intini, M., Elia, M., Buongiorno, A., Giannico, V., Sanesi, G., & Laforteza, R. (2025). Nighttime light extent and intensity explain the dynamics of human activity in coastal zones. *Scientific Reports*, 15(1), 1663.

<https://doi.org/10.1038/s41598-025-85917-z>

Molle, F. (2009). River-basin planning and management: The social life of a concept. *Geoforum; Journal of Physical, Human, and Regional Geosciences*, 40(3), 484–494.

<https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2009.03.004>

Morrell, S., Hatchell, J., Wordingham, F., Bennie, J., Inston, M. J., & Gaston, K. J. (2024). Changing streetlighting schemes and the ecological availability of darkness. *Journal of the Royal Society, Interface*, 21(211), 20230555. <https://doi.org/10.1098/rsif.2023.0555>

Mu, H., Li, X., Du, X., Huang, J., Su, W., Hu, T., Wen, Y., Yin, P., Han, Y., & Xue, F. (2021). Evaluation of light pollution in global protected areas from 1992 to 2018. *Remote Sensing*, 13(9), 1849.

<https://doi.org/10.3390/rs13091849>

Newman, M. (2018). *Networks*. Oxford University Press.

<https://doi.org/10.1093/oso/9780198805090.001.0001>

OpenAI. (2025). *ChatGPT (Large language model)*. <https://chat.openai.com/>.

Patrick, C. J., Anderson, K. E., Brown, B. L., Hawkins, C. P., Metcalfe, A., Saffarinia, P., Siqueira, T., Swan, C. M., Tonkin, J. D., & Yuan, L. L. (2021). The application of metacommunity theory to the management of riverine ecosystems. *WIREs. Water*, 8(6), 1–21.

<https://doi.org/10.1002/wat2.1557>

Pekel, J. F., Cottam, A., Gorelick, N., & Belward, A. S. (2016). High-resolution mapping of global surface water and its long-term changes. *Nature*, 540(7633), 418–422.

<https://doi.org/10.1038/nature20584>

Ritchie, M. E. (2010). *Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities*.

Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400831685>

Rohde, K. (1992). *Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause* (Vol. 65, pp. 514–527). <https://about.jstor.org/terms>

Román, M. O., Wang, Z., Sun, Q., Kalb, V., Miller, S. D., Molthan, A., Schultz, L., Bell, J., Stokes, E. C.,

- Pandey, B., Seto, K. C., Hall, D., Oda, T., Wolfe, R. E., Lin, G., Golpayegani, N., Devadiga, S., Davidson, C., Sarkar, S., ... Masuoka, E. J. (2018). NASA's Black Marble nighttime lights product suite. *Remote Sensing of Environment*, 210, 113–143. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.03.017>
- Sanders, D., Frago, E., Kehoe, R., Patterson, C., & Gaston, K. J. (2021). A meta-analysis of biological impacts of artificial light at night. *Nature Ecology & Evolution*, 5(1), 74–81. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01322-x>
- Sanders, D., Hirt, M. R., Brose, U., Evans, D. M., Gaston, K. J., Gauzens, B., & Ryser, R. (2023). How artificial light at night may rewire ecological networks: concepts and models. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 378(1892), 20220368. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0368>
- Savary, P., Lessard, J. P., & Peres-Neto, P. (2023). Heterogeneous dispersal networks to improve biodiversity science. *Trends in Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.10.002>
- Schumm, M., Edie, S. M., Collins, K. S., Gómez-Bahamón, V., Supriya, K., White, A. E., Price, T. D., & Jablonski, D. (2019). Common latitudinal gradients in functional richness and functional evenness across marine and terrestrial systems. *Proceedings. Biological Sciences*, 286(1908). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0745>
- Seto, K. C., Güneralp, B., & Hutyrá, L. R. (2012). Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(40), 16083–16088. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211658109>
- Shipley, B. (2010). Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos (Copenhagen, Denmark)*, 119(4), 604–609. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17770.x>
- Small, C., & Nicholls, R. (2003). A global analysis of human settlement in coastal zones. *Journal of Coastal Research*, 19, 584–599. <https://www.jstor.org/stable/pdf/4299200.pdf?refreqid=fastly-default%3A74926b95a70e6985b>

b4b063e66a13ec6&ab_segments=&initiator=&acceptTC=1

- Sordello, R., Busson, S., Cornuau, J. H., Deverchère, P., Faure, B., Guetté, A., Hölker, F., Kerbiriou, C., Lengagne, T., Le Viol, I., Longcore, T., Moeschler, P., Ranzoni, J., Ray, N., Reyjol, Y., Roulet, Y., Schroer, S., Secondi, J., Valet, N., ... Vauclair, S. (2022). A plea for a worldwide development of dark infrastructure for biodiversity – Practical examples and ways to go forward. *Landscape and Urban Planning*, 219(vember 2021). <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104332>
- Strokal, M., Bai, Z., Franssen, W., Hofstra, N., Koelmans, A. A., Ludwig, F., Ma, L., van Puijenbroek, P., Spanier, J. E., Vermeulen, L. C., van Vliet, M. T. H., van Wijnen, J., & Kroeze, C. (2021). Urbanization: an increasing source of multiple pollutants to rivers in the 21st century. *Npj Urban Sustainability*, 1(1). <https://doi.org/10.1038/s42949-021-00026-w>
- Suzuki, Y., & Economo, E. P. (2024). The stability of competitive metacommunities is insensitive to dispersal connectivity in a fluctuating environment. *The American Naturalist*, 203(6), 668–680. <https://doi.org/10.1086/729601>
- Thompson, P. L., Guzman, L. M., De Meester, L., Horváth, Z., Ptacnik, R., Vanschoenwinkel, B., Viana, D. S., & Chase, J. M. (2020). A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters*, 23(9), 1314–1329. <https://doi.org/10.1111/ele.13568>
- Thompson, P. L., Rayfield, B., & Gonzalez, A. (2017). Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, 40(1), 98–108. <https://doi.org/10.1111/ecog.02558>
- Tilman, D., May, R., & Lehman C. L. & Nowak M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- United Nations Convention on Biological Diversity (UN-CBD). (2022). *Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework, Fifteenth Meeting of the Conference of the Parties, Montreal, Canada*.
- United Nations Economic Commission for Europe. (1979). *Convención sobre la contaminación*

atmosférica transfronteriza a larga distancia.

- Urban, D., & Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205–1218. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1205:LCAGTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1205:LCAGTP]2.0.CO;2)
- Usinowicz, J., Chang-Yang, C. H., Chen, Y. Y., Clark, J. S., Fletcher, C., Garwood, N. C., Hao, Z., Johnstone, J., Lin, Y., Metz, M. R., Masaki, T., Nakashizuka, T., Sun, I. F., Valencia, R., Wang, Y., Zimmerman, J. K., Ives, A. R., & Wright, S. J. (2017). Temporal coexistence mechanisms contribute to the latitudinal gradient in forest diversity. *Nature*, 550(7674), 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature24038>
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Vellend, M., Dornelas, M., Baeten, L., Beauséjour, R., Brown, C. D., De Frenne, P., Elmendorf, S. C., Gotelli, N. J., Moyes, F., Myers-Smith, I. H., Magurran, A. E., McGill, B. J., Shimadzu, H., & Sievers, C. (2017). Estimates of local biodiversity change over time stand up to scrutiny. *Ecology*, 98(2), 583–590. <https://doi.org/10.1002/ecy.1660>
- Wang, F., & Gao, C. (2020). Settlement–river relationship and locality of river-related built environment. *Indoor + Built Environment: The Journal of the International Society of the Built Environment*, 29(10), 1331–1335. <https://doi.org/10.1177/1420326x20976500>
- Wang, S., Brose, U., van Nouhuys, S., Holt, R. D., & Loreau, M. (2021). Metapopulation capacity determines food chain length in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(34). <https://doi.org/10.1073/pnas.2102733118>
- Wasserman, S., & Faust, K. (1994). Social network analysis in the social and behavioral sciences. In *Social Network Analysis* (pp. 3–27). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511815478.002>
- Worm, B., & Tittensor, D. P. (2018). *A theory of global biodiversity (MPB-60)*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.23943/9781400890231>

