

# Restauración de redes ecológicas: Escalas espacial y temporal, estabilidad y cambio global

D. Montoya <sup>1,\*</sup>

(1) Centre for Biodiversity Theory and Modelling, Theoretical and Experimental Ecology Station, CNRS, 2 route du CNRS, 09200 Moulis, France.

\* Autor de correspondencia: D. Montoya [[daniel.montoya@sete.cnrs.fr](mailto:daniel.montoya@sete.cnrs.fr)]

> Recibido el 26 de marzo de 2019 - Aceptado el 19 de junio de 2019

**Montoya, D. 2019. Restauración de redes ecológicas: Escalas espacial y temporal, estabilidad y cambio global. *Ecosistemas* 28(2): 11-19. Doi.: 10.7818/ECOS.1706**

Los ecosistemas de todo el mundo están experimentando las consecuencias del cambio global, incluidas las relacionadas con el calentamiento climático y la destrucción y fragmentación de los hábitats naturales. Estos factores erosionan la biodiversidad y producen cambios en las comunidades y los procesos biológicos que son en última instancia responsables de las funciones y servicios ecosistémicos que la naturaleza proporciona. Predecir y mitigar estos efectos es el desafío ambiental de nuestro tiempo. La investigación científica ha mejorado nuestro conocimiento de los impactos del cambio global en los ecosistemas. Comparativamente, sin embargo, no queda claro cómo se recuperan los ecosistemas después de las perturbaciones, y carecemos de una teoría general de las dinámicas de recuperación de los ecosistemas. En este artículo, expongo que las interacciones ecológicas entre especies y las redes que forman son componentes esenciales para comprender la restauración y el funcionamiento de los ecosistemas en proceso de recuperación. Las redes de interacción nos permiten entender cuáles son las escalas espacial y temporal apropiadas para una restauración eficiente de ecosistemas multifuncionales. La restauración ecológica, asimismo, debe tener como objetivo la recuperación de ecosistemas estables en un escenario donde los cambios en el clima y la fragmentación de los hábitats naturales van a ser dominantes. Solamente así seremos capaces de cumplir los objetivos consensuados internacionalmente sobre la restauración de ecosistemas.

**Palabras clave:** cambio climático; dinámicas de recuperación; ecosistemas; fragmentación de hábitat; función ecosistémica; interacciones

**Montoya, D. 2019. The restoration of ecological networks: Spatial and temporal scales, stability and global change. *Ecosistemas* 28(2):11-19. Doi.: 10.7818/ECOS.1706**

Ecosystems worldwide are experiencing the consequences of global change, including those related to climatic warming and the destruction and fragmentation of natural habitats. These factors erode biodiversity and change biological communities and ecosystem processes that are ultimately responsible for the ecosystem services that nature provides to humans. To forecast and mitigate these effects is the environmental challenge of our age. Scientific research has advanced our knowledge of the impacts of global change on ecosystems. Comparatively, however, it remains unclear how ecosystems recover after perturbations, and we lack a general theory of the ecosystem recovery dynamics. In this article, I argue that the ecological interactions between species and the networks they form are essential components to understand the restoration and functioning of recovering ecosystems. Interaction networks allow us to understand the appropriate spatial and temporal scales for an efficient restoration of multifunctional ecosystems. Ecological restoration must also aim to recover stable ecosystems in a scenario where climate change and the fragmentation of natural habitats will be pervasive. Together, these factors will allow us to meet the international objectives on ecosystem restoration.

**Key words:** climate change; ecosystems; ecosystem functioning; habitat fragmentation; recovery dynamics; species interactions

## Introducción

El impacto de las actividades humanas sobre los ecosistemas ha provocado pérdidas a gran escala tanto de la biodiversidad como de las funciones y servicios del ecosistema. La restauración ecológica se utiliza para revertir este proceso. En las últimas décadas ha habido un avance sustancial en el número de estudios de restauración, y cada vez disponemos de más datos sobre la recuperación de la biodiversidad y las funciones ecosistémicas. No obstante, la mayoría de los estudios de restauración tienen un contexto muy específico y son de naturaleza muy práctica, y carecemos de una teoría predictiva general de la recuperación de los ecosistemas.

Una teoría general de la dinámica de recuperación de los ecosistemas es relevante por varias razones. Primero, la restauración proporciona información importante sobre la manera en que se ensamblan y funcionan los ecosistemas (Allen et al. 1997; Montoya et al. 2012). En segundo lugar, los ecosistemas proporcionan servicios fundamentales para la humanidad. Por ejemplo, en toda Europa, la polinización de cultivos por insectos se valora en  $14.6 \pm 3.3$  billones de euros anuales (Leonhardt et al. 2013) (globalmente 153 billones de euros; Gallai et al. 2009), que resulta de las interacciones entre plantas y animales. Igualmente, el control de plagas, valorado en 11.5 millones de euros solamente en EEUU (Losey y Vaughan 2006), es la consecuencia de las interacciones entre her-

bívoros y sus enemigos naturales. En tercer lugar, existe un consenso internacional sobre la necesidad de restaurar ecosistemas. Por ejemplo, el Convenio sobre la Diversidad Biológica declaró que “la restauración de los ecosistemas terrestres, de aguas continentales y marinas será necesaria para restablecer el funcionamiento de los ecosistemas y la provisión de valiosos servicios de los ecosistemas” (el 15% de los ecosistemas degradados del mundo deben ser restaurados; Normille 2010). Esto ha sido ratificado por el *Bonn Challenge* (2011) y la *Declaración de Nueva York sobre Bosques* (2014), cuyo objetivo es restaurar 150 millones de hectáreas de ecosistemas forestales en todo el mundo para 2020 y 350 millones de hectáreas para 2030, respectivamente (United Nations 2017). Estos objetivos se alinean con el objetivo de *Aichi* de restaurar al menos el 15% de los ecosistemas degradados para 2020 (Convention on Biological Diversity 2010), adoptado por la Unión Europea (European Commission 2011). A pesar de este consenso, los mecanismos detrás de la recuperación de ecosistemas son todavía poco conocidos. Por lo tanto, es fundamental identificar estos mecanismos, comprender qué es realmente la recuperación del ecosistema, cómo evoluciona a lo largo del tiempo, y cómo medirlo.

En este artículo, expongo el papel de las interacciones ecológicas entre especies y las redes que forman como componente clave para comprender la restauración y funcionamiento de los ecosistemas restaurados. En primer lugar, presento brevemente tres razones ecológicas para justificar la cuantificación de las redes de interacción en los programas de restauración ecológica. A continuación, discuto las escalas espaciales y temporales de la restauración ecológica. Por último, introduzco dos aspectos que habitualmente pasan desapercibidos sobre la restauración ecológica: la búsqueda de la estabilidad de los ecosistemas restaurados y la restauración ecológica dentro del marco ineludible del cambio global.

## ¿Por qué restaurar interacciones ecológicas?

Las interacciones ecológicas, así como las redes que forman estas interacciones, son un componente clave de la biodiversidad de los ecosistemas. Existen al menos tres razones ecológicas fundamentales para incluir interacciones en los programas de restauración.

### Las interacciones proporcionan información más allá del número de especies

La pérdida y/o ganancia de especies e interacciones no están necesariamente acopladas (Wardle et al. 2011), de tal modo que las perturbaciones pueden disminuir la abundancia de especies hasta un umbral por debajo del cual las interacciones entre especies ya no se mantienen. Janzen se refirió a esta situación en su “hipótesis de bosque vacío” (Janzen 1974): además de las extinciones de especies, las perturbaciones (en este caso, la pérdida de hábitat) conducen a la extinción de las interacciones ecológicas. Esto también se conoce como el “componente perdido de la pérdida de biodiversidad” que acompaña o precede a las extinciones de especies (Valiente-Banuet et al. 2015). Este patrón es típico de ecosistemas donde muchas interacciones débiles son mantenidas por un fuerte grupo central de especies mutualistas o especies súper-generalistas (por ejemplo, interacciones de polinización y dispersión; Aizen et al. 2012). La cuestión clave es que la extinción de estas interacciones puede afectar las funciones y servicios ecosistémicos más rápido que la propia extinción de especies (Valiente-Banuet et al. 2015).

Durante la restauración ecológica, el patrón es el inverso, ya que regenerar interacciones lleva más tiempo que recuperar especies (Morriën et al. 2017). Esto se debe a que el establecimiento de interacciones requiere, además de la coexistencia espacial y temporal de los individuos de cada especie, rasgos funcionales (morfología, fisiología) compatibles y unas abundancias suficientemente altas para elevar la probabilidad de interactuar (Morales-Castilla et al. 2015). En consecuencia, la pérdida o ganancia de

interacciones es un indicador más preciso de la degradación y recuperación de los ecosistemas que la composición específica y la abundancia de especies.

### Interacciones y funcionamiento de los ecosistemas

Las redes de interacción entre especies nos informan no sólo acerca de cómo se estructura la biodiversidad – i.e. qué especies interactúan con qué otras, y con qué frecuencia –, sino del funcionamiento de los ecosistemas (Tylianakis et al. 2008). Los estudios muestran que la pérdida de interacciones planta-animal amenaza funciones de los ecosistemas, como la dispersión de semillas (Pérez-Méndez et al. 2016), y la consecuente regeneración de la masa arbórea. Estos factores reducen la capacidad de almacenamiento de carbono, por ejemplo, en bosques tropicales (Bello et al. 2015; Sobral et al. 2017; Holdo et al. 2009) y otros ecosistemas (Wilmers et al. 2012). El análisis de redes proporciona un marco conceptual que relaciona las funciones ecosistémicas con la estructura de las comunidades. Por ejemplo, un estudio reciente sobre múltiples tipos de interacción en ecosistemas de marisma revela que la diversidad de grupos funcionales de especies está asociada a la modularidad de la red global de interacciones (métrica que cuantifica si las interacciones se organizan en compartimentos o módulos; Montoya et al. 2015). Las redes de interacción también nos permiten investigar cómo las funciones interactúan entre sí y forman *trade-offs* y/o sinergias, elemento clave para la restauración de ecosistemas multifuncionales (Bennett et al. 2009; Allan et al. 2015; Montoya et al. 2019). Por ejemplo, el estudio de la red de interacciones tras la introducción de depredadores revela incrementos paralelos en las tasas de depredación y producción de biomasa vegetal (sinergia) a expensas de una reducción en la herbivoría (*trade-off*).

### Componente clave para comprender el éxito (y fracaso) de la restauración

El hecho de que las redes de interacción entre especies proporcionen información sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas más allá del número de especies hace que las interacciones sean un componente clave para comprender el éxito (y el fracaso) de la restauración. Un ejemplo de esto lo proporciona el análisis del papel de la depredación en los ecosistemas. La pérdida de depredadores genera impactos a través de la red de interacciones que pueden reducir la biomasa vegetal tanto como la transformación de una comunidad diversa de plantas en un monocultivo (Cardinale et al. 2011). A la inversa, muchos cambios en la biodiversidad y el funcionamiento de ecosistemas restaurados solo pueden entenderse como una cascada de interacciones que comienza con la reintroducción de una especie depredadora en el nivel trófico más alto. Por ejemplo, la reintroducción de los lobos en Yellowstone a mediados de la década de 1990 recuperó una gran parte de la biodiversidad perdida. Los lobos provocaron cambios en el comportamiento de las poblaciones de ciervos, que migraron de los valles a lugares más inaccesibles, lo que condujo a un aumento de la biomasa de plantas en los valles que atrajo a los castores; a través de su ‘ingeniería ecológica’, los castores modificaron el paisaje a pequeña escala y atrajeron otras especies, incluyendo peces, nutrias, etc (Ripple y Beschta 2012). Asimismo, la reintroducción de nutrias marinas ha logrado recuperar la biodiversidad y la producción de biomasa de los bosques de kelp en el Pacífico norte mediante sus efectos sobre los erizos de mar (Terborgh y Estes 2013). Ambos ejemplos muestran programas de restauración exitosos que solamente pueden explicarse a través de la perspectiva que nos dan las redes de interacción ecológicas.

### Restauración de redes ecológicas y escala espacial

¿Cuál es la escala espacial óptima de la restauración ecológica? Tradicionalmente, las prácticas de restauración se han asociado a lugares concretos y/o hábitats individuales. No obstante, la restauración de hábitats individuales podría ser inapropiada dadas

las diferencias en la distribución espacial entre los consumidores y los recursos (Brose et al. 2004), y la dependencia de algunas especies en un mosaico de hábitats diferentes que proporcionan recursos diferentes (por ejemplo, un ave puede necesitar hábitats de anidación y alimentación). Las prácticas actuales de conservación y restauración han comenzado a adoptar escalas espaciales mayores, moviendo el foco de especies a nivel de hábitat hacia un nivel más amplio de paisaje (Mace 2014), combinado con el objetivo de preservar la función ecológica (Kremen 2005). Sin embargo, existe un desajuste entre dichas prácticas y los datos empíricos a partir de los cuales se toman las decisiones, hecho que afecta de manera especial a las redes ecológicas, cuyos datos generalmente provienen, por razones prácticas, de hábitats individuales (Albrecht et al. 2014; Montoya et al. 2015). No obstante, las redes ecológicas en diferentes hábitats pueden vincularse dinámicamente (Frost et al. 2016) y su yuxtaposición puede generar arquitecturas nuevas en los bordes de hábitat (Peralta et al. 2017). El análisis de redes ecológicas a escala de paisaje ayudaría a conseguir una restauración más eficiente. Sin embargo, actualmente carecemos de reglas generales para identificar las especies que impulsan los vínculos entre hábitats y de una buena comprensión de cómo se combinan el generalismo trófico y de hábitat de las especies para influir en la arquitectura de la red.

La teoría de meta-comunidades (y por extensión, de meta-ecosistemas) proporciona el marco ideal para desvelar la estructura de la biodiversidad (especies e interacciones) y el funcionamiento de los ecosistemas a diversas escalas espaciales (Leibold y Chase 2018; Loreau 2010). La mayoría de comunidades biológicas forman meta-comunidades cuyas dinámicas determinan la diversidad, abundancia y composición de especies. Estos factores a su vez influyen indirectamente sobre la estructura de las redes de interacción de especies, así como sobre la naturaleza y la frecuencia de dichas interacciones (Fig. 1). Existen estudios teóricos que muestran que la estructura y algunas propiedades de la red, como la conectividad y el número de niveles tróficos, puede cambiar al aumentar la escala espacial (Brose et al 2004; Pillai et al. 2011; Galiana et al. 2018). Si las relaciones entre el tamaño del hábitat y la restauración de las propiedades de la red no son lineales (por ejemplo, debido a las restricciones de dispersión de organismos; Montoya et al. 2008), la restauración a escala local puede no traducirse en restauración a escala del paisaje. Además, puede haber diferencias en el modo en que distintas propiedades de la red varían con el área. Si la saturación del número de interacciones entre especies requiere más área que la recuperación de la propia riqueza de especies, es posible que no todas las propiedades de la red se recuperen por igual espacialmente, lo que podría afectar al funcionamiento de la red. Aunque no hay mucha literatura empírica al respecto, esta diferencia en la saturación del número de especies y de interacciones puede surgir como resultado de que las especies estén presentes en un área determinada, pero con abundancias no lo suficientemente altas para favorecer la interacción entre dos especies. En este caso, al aumentar el área se aumentaría la abundancia de dichas especies, incrementando también la probabilidad de encuentro e interacción entre ellas.

Los estudios de meta-comunidades también muestran que los organismos móviles, como polinizadores, depredadores y dispersores de semillas, se mueven activamente entre fragmentos de hábitat (Fig. 1), conectan funcionalmente los hábitats en el espacio (Lundberg y Moberg 2003; Staddon et al. 2010), y contribuyen enormemente a importantes servicios ecosistémicos (Kremen et al. 2007). Estas especies pueden ser generalistas en el rango de hábitat y en los patrones de interacción y, por lo tanto, pueden ser particularmente importantes para la recuperación de los ecosistemas a escalas de paisaje, así como para la estabilidad de la meta-comunidad (Rooney et al. 2008). El tamaño sí importa cuando consideramos hábitats individuales; sin embargo, ¿qué es mejor: restaurar un fragmento grande de hábitat único o varios fragmentos más pequeños de diferentes hábitats adyacentes? Aunque la primera opción es probablemente mejor para recuperar especies es-

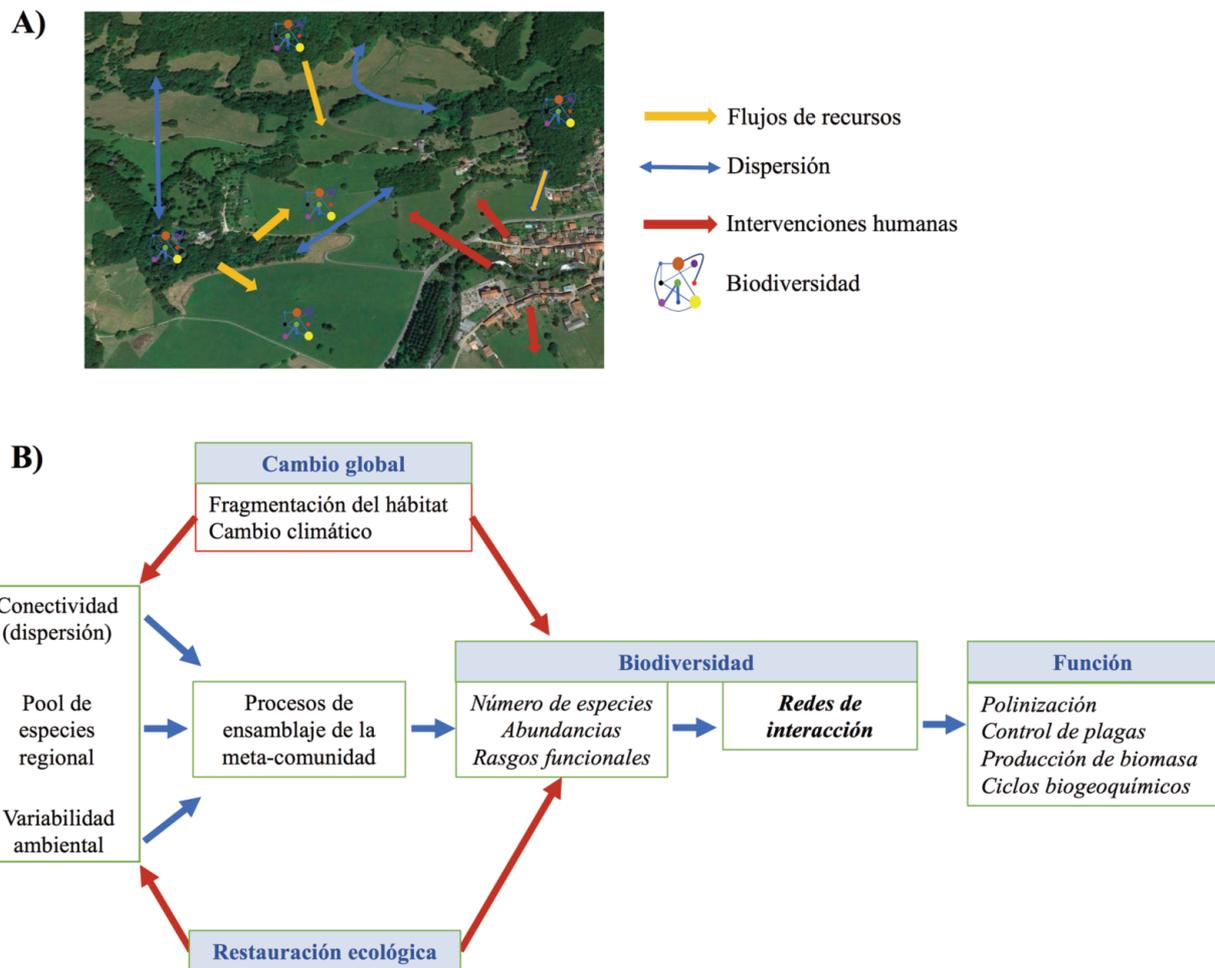
pecialistas de hábitat, la respuesta no es tan clara si queremos restaurar funciones o servicios ecosistémicos. De hecho, pueden existir situaciones en las que la restauración de dos hábitats adyacentes proporcione beneficios adicionales para ambos en términos de estabilidad o prestación de servicios ecosistémicos (Montoya et al. 2012).

Comprender la permeabilidad de diferentes hábitats a las especies e interacciones, junto con el grado de solapamiento en el suministro de funciones ecosistémicas entre especies en diferentes hábitats, es importante para que la restauración sea perdurable. Dada la naturaleza local de la mayoría de los datos empíricos, esta información no está fácilmente disponible. La teoría de redes proporciona herramientas para determinar la importancia funcional de las especies por su posición dentro de la red, identificando especies *hub* o centrales (especies muy generalistas dentro de las redes, no restringidas a un único hábitat) y conectores (unen grupos de especies dentro de un mismo hábitat; González et al. 2010). Las especies centrales forman el núcleo de las redes ecológicas, interactuando de manera consistente con múltiples especies en múltiples hábitats, y los conectores aseguran la cohesión de la red, normalmente dentro de un mismo hábitat (Tscharntke et al. 2005; Olesen et al. 2007). Estos dos tipos de especies o roles espaciales dentro de la red de interacciones asegura la permanencia y la función de las comunidades ecológicas (Hackett et al. 2019), y la identificación de estas especies, así como saber si son o no abundantes, es fundamental para la restauración de los ecosistemas.

En definitiva, una mejor comprensión de qué configuraciones espaciales del paisaje favorecen las especies funcionalmente importantes podría ser importante en la restauración ecológica. Esto también podría fomentar servicios ecosistémicos, como el control de plagas y la polinización, y ofrecer una imagen más realista de cómo se estructuran las redes ecológicas en paisajes con múltiples hábitats interconectados. Tomemos como ejemplo las ampliamente estudiadas redes planta-polinizador y asumamos que los polinizadores representan una gran proporción de conectores de hábitat, lo que significa que estas especies se alimentan en múltiples hábitats. La gestión del paisaje, en particular para los polinizadores, a menudo se centra en preservar la conectividad entre fragmentos de hábitat similar (Grass et al. 2018), pero los polinizadores que conectan varios tipos de hábitat indican la dependencia de las especies de múltiples hábitats (Mandelik et al. 2012). Evitar la discontinuidad en el suministro de recursos es un requisito importante para la recuperación de los organismos y los servicios ecosistémicos relacionados con ellos (Schellhorn et al. 2015). La gestión de las redes ecológicas a escala del paisaje proporciona un método para alcanzar este objetivo, ya que identifica los hábitats clave que necesitan las especies.

## Escalas temporales en la restauración de redes ecológicas

Los proyectos científicos generalmente se financian a corto plazo (3-5 años), incluso menos en el caso de la restauración, y con frecuencia no pueden explicar la variación temporal en las interacciones de las especies (por ejemplo, cambios ontogenéticos, fenológicos y variación estacional en la disponibilidad de recursos), las dinámicas de colonización-extinción y la articulación de las funciones ecosistémicas. Sin embargo, esta información es clave. Por ejemplo, Doherty et al. (2011) revelaron cambios temporales en las relaciones entre la diversidad de plantas y la función (biomasa, entre otras) en un experimento de restauración de marismas durante 12 años que no se hubieran detectado si el experimento hubiera abarcado solo unos pocos años. Estudios sobre diversas redes de interacción indican que las comunidades restauradas pueden estar mejor conectadas que las degradadas (Kaiser-Bunbury et al. 2017), pero ser menos robustas frente a la extinción de especies (Forup et al. 2008; Henson et al. 2009; Ribeiro et al. 2015). En algunos de estos casos, los resultados han sido reunidos décadas después del inicio de la restauración (Ribeiro et al. 2015). Además,



**Figura 1. A)** Dinámicas espaciales en (meta)ecosistemas (Loreau 2010). Los flujos de dispersión y recursos conectan diferentes tipos de hábitats en el paisaje, produciendo dinámicas a escala regional y local. Las intervenciones humanas (por ejemplo, la agricultura y la restauración de ecosistemas) influyen en estos flujos. Estas dinámicas influyen sobre factores y conceptos ecológicos que determinan la estructura y función de los ecosistemas, presentados en el panel B. **B)** Representación esquemática de conceptos ecológicos generales de importancia para la restauración de interacciones y función ecosistémica. Múltiples factores (conectividad, variabilidad ambiental, biodiversidad regional) afectan diferentes componentes de la biodiversidad local (especies, interacciones, distribución de rasgos funcionales) que a su vez determinan el funcionamiento de los ecosistemas. Los factores de cambio global y la intervención humana, incluyendo la restauración activa, afectan componentes similares del ecosistema, tanto abióticos (por ejemplo, conectividad del hábitat) como bióticos (por ejemplo, el número de especies y sus interacciones), que influyen en última instancia en la red de interacciones y la función ecológica.

**Figura 1. A)** Spatial dynamics in (meta)ecosystems (Loreau 2010). Flows of resources and dispersal of organisms connect different types of habitats across the landscape, producing regional and local dynamics. Human interventions (e.g., agriculture and ecosystem restoration) influence these flows. Such dynamics influence the ecological factors and concepts that determine the structure and function of ecosystems, introduced in panel B. **B)** Schematic representation of ecological concepts relevant for the restoration of interactions and ecosystem functioning. Multiple factors (connectivity, environmental variability, regional biodiversity) affect different components of local biodiversity (species, interactions, distribution of functional traits) that in turn determine the functioning of ecosystems. Global change factors and human interventions, including active restoration, affect similar ecosystem components, both abiotic (e.g., habitat connectivity) and biotic (e.g., the number of species and their interactions), which ultimately determine the network of species interactions and the functioning of ecosystems.

meta-análisis de resultados de restauración sugieren que las escalas temporales de recuperación pueden abarcar décadas e incluso siglos, dependiendo de la variable observada y el tipo de perturbación inicial (Moreno-Mateos et al. 2012; Cole et al. 2014). La conclusión es clara: la evaluación de la restauración a corto plazo no informa adecuadamente sobre comunidades funcionales a medio y largo plazo.

Salvo las excepciones ya citadas, la mayoría de estudios de restauración no incluyen información sobre interacciones ecológicas. Los datos disponibles, además, raramente contienen una resolución temporal fina – múltiples mediciones en el tiempo – y carecen de la replicación suficiente. Esto impide analizar dinámicas temporales en ecosistemas bajo restauración (no-linealidades, umbrales, etc), y evaluar si estas dinámicas difieren mucho de las que observamos en ecosistemas no perturbados o relativamente intactos. El tipo de

sistemas experimentales replicados a gran escala utilizado en áreas como la ecología de especies invasoras (Collinge et al. 2011) y la ecología de comunidades (Pfisterer y Schmid 2002; Scherber et al. 2010) rara vez se aplican en la restauración, principalmente debido a la escasez de este tipo de plataformas experimentales. Sin embargo, el consenso es que se logrará una comprensión más profunda de la dinámica de recuperación de los ecosistemas con modelos y sistemas experimentales orientados a la comunidad y al ecosistema, en vez de a especies concretas (Montoya et al. 2012).

A pesar de que los plazos de restauración pueden ser largos, el análisis de las dinámicas de recuperación a corto-medio plazo es importante para definir la eficiencia del proceso de restauración y para comprender qué elementos de la biodiversidad y qué funciones ecosistémicas se recuperan antes, cuáles después, y cuándo la restauración activa puede tener un efecto más determinante. Además,

el análisis de las dinámicas de recuperación nos permite evaluar la estabilidad de los ecosistemas restaurados (ver sección siguiente). Los enfoques basados en redes de múltiples capas (*multilayered networks*) son muy útiles para estudiar la variabilidad temporal de las comunidades y los ecosistemas en restauración (Pilosof et al. 2017), ya que añaden una dimensión temporal al estudio de las interacciones que podrían proporcionar información importante sobre las relaciones entre la biodiversidad, funcionamiento, y variabilidad a lo largo del proceso de recuperación.

## Restauración de la estabilidad de redes

La estabilidad ecológica es uno de los conceptos más influyentes en ecología y biología del cambio global. Sin embargo, rara vez se aplica a la ecología de la restauración. La estabilidad ecológica tiene múltiples componentes, incluida la resiliencia, la resistencia, la variabilidad, la robustez y la persistencia (Pimm 1984; Donohue et al. 2016). Existen estudios de redes de interacción que muestran que la mayoría de estos componentes están fuertemente correlacionados en comunidades no perturbadas, pero las perturbaciones (ej. desaparición de depredadores o de productores primarios) pueden alterar y llegar a desacoplar tales correlaciones (Donohue et al. 2013). Las implicaciones de estos patrones, revelados mediante el uso de una perspectiva de redes de interacción, para la restauración de ecosistemas son profundas. Por ejemplo, la restauración es un proceso sucesional que implica cambios en el número y composición de las especies, en las interacciones entre especies y en las condiciones ambientales, y la restauración activa agrega a este proceso perturbaciones inducidas por el hombre para acelerar la recuperación. Considerando los patrones de de-correlación observados empíricamente, podría esperarse que tanto las dinámicas de sucesión como la restauración activa, ya sea individualmente o en conjunto, desacoplasen las dependencias entre los componentes de la estabilidad. Además, la correlación entre componentes de estabilidad puede depender del tipo de perturbación (Radchuk et al. 2019). Por tanto, las comunidades en proceso de recuperación se encuentran entre los sistemas más interesantes y relevantes para analizar la fuerza de las correlaciones entre los componentes de la estabilidad ecológica. Desconocemos si las métricas de estabilidad se desacoplan durante la restauración ecológica; si así fuera, las interpretaciones generales de la estabilidad de las comunidades en proceso de recuperación dependerían de la métrica de estabilidad utilizada (Donohue et al. 2013; Hillebrand et al. 2018). El seguimiento de la restauración debería entonces considerar múltiples formas de estabilidad. El problema es similar al de hacer conclusiones generales sobre los efectos de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas: la respuesta depende de la función y cambia a medida que aumenta el número de funciones.

La cuestión que se plantea es: ¿Cómo medir varios componentes de estabilidad con un presupuesto limitado? En tales casos, la evaluación de la restauración debería al menos cuantificar los valores medios de las variables ecológicas asociadas a la estructura (ej. conectancia, modularidad) y funcionamiento de la red (ej. tasas de polinización, producción de biomasa, ciclos de nutrientes) y su variabilidad a lo largo del tiempo. Dicho concepto está encapsulado por el coeficiente de variación temporal, una métrica ampliamente utilizada por los estudios empíricos (Tilman et al. 2006; Hector et al. 2010), ya que la variabilidad temporal es una propiedad de la estabilidad que es integradora y mucho más fácil de medir empíricamente en comparación con otras (por ejemplo, la estabilidad asintótica local o resiliencia; May 1973). De nuevo, el monitoreo de ecosistemas en proceso de recuperación y la utilización de sistemas experimentales replicados a gran escala serían extremadamente útiles para medir variabilidad temporal en las redes de interacción de ecosistemas restaurados.

Estudios recientes demuestran que la magnitud y la estabilidad – cuantificada como variabilidad temporal – de las funciones y servicios ecosistémicos no están necesariamente asociadas, ej. la polinización de cultivos agrícolas o el control de plagas (McFadyen et

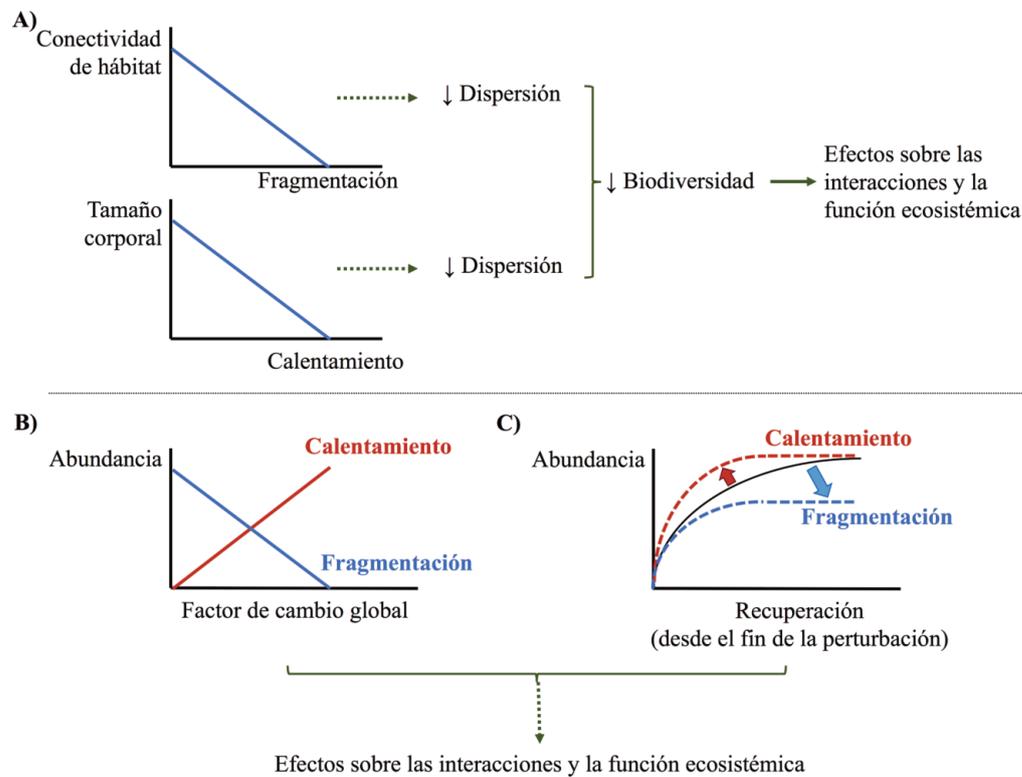
al. 2011; Gagic et al. 2012; Montoya et al. 2019). Esto tiene implicaciones profundas para la restauración. Como discutimos anteriormente, las interacciones ecológicas están detrás de la mayoría de las funciones y servicios de los ecosistemas. Por tanto, mediante la consideración de las redes de interacción entre especies, el seguimiento temporal de la restauración podría, por un lado, revelar el proceso de articulación o construcción de funciones ecosistémicas y la magnitud de las mismas; por otro, permitiría acumular series temporales de dichas funciones. El análisis de estos dos tipos de datos permitiría evaluar simultáneamente los patrones de recuperación de las redes de interacción y de las funciones y servicios ecosistémicos, de establecer relaciones entre ambas y de inferir la estabilidad (variabilidad temporal) de la restauración ecológica.

## Restauración y cambio global

El cambio global es un fenómeno generalizado y, por lo tanto, los factores del cambio global van a determinar las dinámicas de recuperación de los ecosistemas. Existe cierto consenso en que los estados de los ecosistemas anteriores a perturbaciones ofrecen una referencia sesgada sobre la recuperación de los mismos (Harris et al. 2006). Esto se debe a que el cambio global altera las fenologías y la distribución de rasgos funcionales (por ejemplo, el tamaño corporal) (Travis et al. 2013). Ésto influye sobre el conjunto de especies regional para la restauración, lo que a su vez determina la presencia y abundancia de las especies y sus interacciones.

Existe amplia evidencia de cambios fenológicos en plantas y animales debidos al reciente cambio climático (Parmesan y Yohe 2003). Sin embargo, las especies no responden de la misma forma (Jensen 2003) o de manera sincronizada en el tiempo. Además, las especies pueden responder no solo al clima, sino también a otros factores ambientales, como cambios estacionales en el fotoperiodo (Edwards y Richardson 2004). Incluso en los casos en que el clima es el factor dominante de la fenología, diferentes especies pueden responder a diferentes variables climáticas (Visser y Holleman 2001). Dicha respuesta diferencial desincroniza la producción primaria de la producción secundaria y terciaria, y, por lo tanto, genera un desajuste entre niveles tróficos sucesivos. Por ejemplo, un estudio comenzado en los años 80 en bosques deciduos del noroeste de Europa (Both et al. 2009) encontró diferencias en los avances fenológicos entre los brotes de árboles (0.17 días/año), y los siguientes dos niveles tróficos; así, los herbívoros (orugas) avanzaron 0.75 días/año y las aves insectívoras (representadas por la eclosión de cuatro especies de paseriformes) avanzaron 0.36-0.50 días/año. Aunque estos números parecen pequeños, son relevantes a medio plazo (ej. décadas) dada la sincronización tan ajustada entre recursos y consumidores, ej. la eclosión de las orugas debe producirse en el momento exacto de la germinación. Los cambios en la fenología de los diferentes niveles tróficos fueron distintos en intensidad, revelando asincronías en el tiempo dentro de la red ecológica. Desajustes similares se han observado en otros tipos de redes de interacción, incluyendo interacciones alga-herbívoro (Winder y Schindler 2004), redes de huésped-parasitode (Hance et al. 2007) y redes mutualistas (Kudo et al. 2004; Gordo y Sanz 2005; Hegland et al. 2009). Los ejemplos anteriores muestran que el clima influye sobre la fenología, que no todos los individuos ni niveles tróficos responden por igual (asincronía) y que estos cambios fenológicos determinan las interacciones entre especies dentro de las redes ecológicas.

Los cambios en los valores medios y la variabilidad de las temperaturas, precipitaciones, velocidad del viento, cubierta de nieve y hielo, concentraciones de CO<sub>2</sub>, etc, afectan a la dispersión de los organismos directa e indirectamente al cambiar el entorno biofísico (calidad del hábitat, disponibilidad de recursos) y el estado de los individuos (tamaño corporal, morfología, tasa de desarrollo) (Fig. 2). Los cambios en el clima también pueden tener un impacto directo en la dispersión de los organismos, ya sea aumentando (Peirson et al. 2008; Kuparinen et al. 2009; Cormont et al. 2011; Monzón-Argüello et al. 2012) o disminuyendo la distancia de dispersión (Geffen et al. 2007; Bullock et al. 2012). Los efectos indirectos del cambio



**Figura 2.** Efectos del cambio global sobre la restauración de redes y ecosistemas. Dos tipos de resultados no aditivos son posibles a partir de las interacciones entre los factores del cambio global: o se combinan de forma sinérgica (el efecto total se amplifica), o se combinan de manera antagónica (se reduce el efecto total). **A)** La fragmentación del hábitat y el calentamiento climático pueden afectar a los ecosistemas en la misma dirección, lo que influye en la biodiversidad, las interacciones entre especies y la función ecosistémica. Ambos factores afectan los diferentes componentes del ecosistema (la fragmentación reduce la conectividad espacial; el calentamiento impacta las distribuciones del tamaño corporal al favorecer el tamaño corporal pequeño), pero la dirección del impacto en el funcionamiento del ecosistema es similar: reducciones en la dispersión. Si tales reducciones en la dispersión son grandes, la biodiversidad (riqueza de especies e interacciones) disminuye (Loreau 2010), lo que finalmente afecta negativamente al funcionamiento del ecosistema. **B)** Efectos antagónicos del calentamiento y la fragmentación también son posibles, y los resultados son más difíciles de predecir. El ejemplo muestra la respuesta de abundancia de las mariposas del Reino Unido (Warren et al. 2001) que hacen que las predicciones sobre el funcionamiento del ecosistema sean más complicadas. **C)** Efectos del calentamiento y fragmentación en la recuperación de la abundancia poblacional. Se asume que la relación es de saturación como ejemplo. La línea negra representa la recuperación sin cambio global. El calentamiento y la fragmentación pueden afectar a la dinámica de recuperación, y esto a su vez influirá en las poblaciones en recuperación, así como en las redes de interacción y el funcionamiento de los ecosistemas restaurados.

**Figure 2.** Effects of global change on ecosystem functioning. Two types of non-additive outcomes are possible from interactions among global change drivers: either they combine in a synergistic fashion (total effect is amplified), or they combine in an antagonistic way (total effect is reduced). **A)** Habitat fragmentation and climate warming can impact ecosystems in the same direction, thus influencing biodiversity, interactions and function. Both drivers affect different ecosystem components (fragmentation reduces spatial connectivity; warming impacts body-size distributions by favoring small body sizes), but the direction of the impact on ecosystem functioning is similar: reductions in dispersal. If such reductions in dispersal are large, biodiversity (species richness and evenness) decreases (Loreau 2010), which ultimately affects ecosystem functioning negatively. **B)** Contrasting effects of warming and fragmentation are also possible, and their results are more difficult to predict. The example shows opposite abundance response of UK butterflies (Warren et al. 2001) that make predictions on ecosystem functioning more complicated. **C)** Effects of warming and fragmentation on the recovery of population abundances. The relationship is assumed to be saturating for illustrative purposes. The black line represents recovery in the absence of global change. Warming and fragmentation may affect recovery dynamics, and this will in turn influence recovering populations, species interactions and functioning in restored ecosystems.

climático sobre la dispersión son asimismo posibles. Por ejemplo, los individuos más pequeños a menudo tienen una capacidad de dispersión reducida, y el deterioro inducido por el clima en la calidad del hábitat o el rápido desarrollo a temperaturas más altas pueden reducir el tamaño corporal de las especies (McCauley y Mabry 2011). Por otro lado, condiciones desfavorables pueden llevar a otras especies a emigrar (Figueroa 2007).

Los factores de cambio global pueden actuar sinérgicamente. Por ejemplo, los cambios en las distancias de dispersión debidos al clima pueden interactuar con otros factores de cambio global, por ejemplo, el grado de fragmentación del hábitat (Fig. 2). Así, un estudio reciente con una especie de mariposa revela que las distancias de dispersión son mayores tanto a temperaturas más bajas en un paisaje fragmentado, como en paisajes continuos y condiciones más cálidas, pero menores en los casos opuestos (Delattre et al. 2013). Estos resultados se explican por el coste de la dispersión en paisajes fragmentados, y muestran que la dispersión es dependiente de la temperatura cuando el paisaje es fragmentado, pero independiente de la misma cuando el hábitat es continuo. Los

efectos de la limitación de la dispersión en los ecosistemas no solamente conducen a la extinción de especies (es probable que una de cada seis especies esté extinguida para fines de siglo; Urban 2015), sino que también hace que los ecosistemas cambien sustancialmente más allá del número de especies, por ejemplo, modificando la estructura de las redes de interacción de especies (Kaartinen y Roslin 2011; Fortuna et al. 2013; Spiesman y Inouye 2013), las frecuencias de interacción entre dichas especies (McWilliams et al. 2019) y la distribución de rasgos funcionales (Flynn et al. 2009; Cadotte et al. 2011; Mouillot et al. 2013).

En conclusión, debido al cambio global, las comunidades restauradas serán diferentes a las de los ecosistemas previos a la restauración. Si los ecosistemas en recuperación cambian sustancialmente en su composición de especies e interacciones, y en consecuencia en su funcionamiento y estabilidad bajo el cambio global, entonces los objetivos de restauración, actualmente basados en la persistencia de las especies principalmente, deberían incluir redes de interacción entre especies y restauración de ecosistemas multifuncionales.

## Conclusión

La restauración de los ecosistemas degradados es una de las medidas principales para frenar la pérdida de biodiversidad y servicios ecosistémicos. La restauración debe abarcar redes de interacción entre especies ya que nos ayudan a conocer la estructura de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas en proceso de recuperación. Además, las redes de interacción nos permiten entender cuáles son las escalas espacial y temporal apropiadas para una restauración eficiente. La restauración ecológica, asimismo, debe recuperar ecosistemas estables en un escenario donde los cambios en el clima y la fragmentación de los hábitats naturales van a ser dominantes; en tales escenarios, es necesaria una perspectiva de redes de interacción entre especies.

## Agradecimientos

Agradezco a David Moreno-Mateos y Susana Rodríguez-Echeverría por su invitación a participar en este número especial. Este estudio fue financiado por el proyecto por la *Agence Nationale de la Recherche* a través de *LabEx TULIP* (ANR-10-LABX-41; ANR-11-IDEX-002-02), por la *Region Midi-Pyrénées* (CNRS 121090), y por la *FRAGCLIM Consolidator Grant*, financiada por el Consejo Europeo de Investigación (ERC) mediante el programa de investigación e innovación *European Union's Horizon 2020 research and innovation programme*. Agradezco los comentarios de Nuria Galiana y un/a revisor/a anónimo/a sobre una versión inicial del manuscrito.

## Referencias

- Aizen, M.A., Sabatino, M., Tylianakis, J.M. 2012. Specialization and Rarity Predict Nonrandom Loss of Interactions from Mutualist Networks. *Science* 335:1486–1489.
- Albrecht, M., Padrón, B., Bartomeus, I., Traveset, A. 2014. Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant-pollinator networks. *Proceedings of the Royal Society of London B* 281: 20140773.
- Allan, E., Menning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., et al. 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters* 18:1–10.
- Allen E.B., Covington, W., Falk, D.A. 1997. Developing the conceptual basis for restoration ecology. *Restoration Ecology* 5:275–276.
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Magnano, L.F.S., Rocha, M.F., Limea, R.A.F., et al. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Scientific Advances* 1:e1501105.
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters* 12:1394–1404.
- Both, C., van Asch, M., Bijlsma, R.G., van den Burg, A.B., Visser, M.E. 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology* 78:73–83.
- Brose, U., Ostling A., Harrison, K., Martinez, N.D. 2004. Unified spatial scaling of species and their trophic interactions. *Nature* 428:167–171.
- Bullock, J.M., White, S.M., Prudhomme, C., Tansey, C., Perea, R., Hoofman, D.A.P. 2012. Modelling spread of British wind-dispersed plants under future wind speeds in a changing climate. *Journal of Ecology* 100:104–115.
- Cadotte M.W., Carscadden, K., Mirotnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079–1087.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I., Gonzalez, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572–592.
- Cole, L.E.S., Bhagwat, S.A., Willis, K.J. 2014. Recovery and resilience of tropical forests after disturbance. *Nature Communications* 5:3906.
- Collinge, S.K., Ray, C., Gerhardt, F. 2011. Long-term dynamics of biotic and abiotic resistance to exotic species invasion in restored vernal pool plant communities. *Ecology* 21:2105–2118.
- Convention on Biological Diversity 2010. *Strategic Plan for Biodiversity 2011–2020, including Aichi Targets*. Montreal, Quebec, Canada. Disponible en: <https://www.cbd.int/sp/>
- Cormont, A., Malinowska, A.H., Kostenko, O., Radchuk, V., Hemerik, L., Wallis De Vries, M.F. 2011. Effect of local weather on butterfly flight behavior, movement and colonization: significance for dispersal under climate change. *Biodiversity Conservation* 20:483–503.
- Delattre, T., Baguette, M., Burel, F., Stevens, V.M., Quénol, H., Vernon, P. 2013. Interactive effects of landscape and weather on dispersal. *Oikos* 122:1576–1585.
- Doherty, J.M., Callaway, J.C., Zedler, J.B. 2011. Diversity-function relationships changed in a long-term experiment. *Ecology* 21:2143–2155.
- Donohue, I., Petchey, O.L., Montoya, J.M., Jackson, A.L., McNally, L., Viana, M., et al. 2013. On the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters* 16:421–9.
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J.M., Petchey, O.L., Pimm, S.L., Fowler, M.S., et al. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters* 19:1172–1185.
- Edwards, M., Richardson, A. J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430:881–884.
- European Commission 2011. *Our life insurance, our natural capital: an EU biodiversity strategy to 2020*. Disponible en: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:52011DC0244&from=EN>
- Figuerola, J. 2007. Climate and dispersal: black-winged stilts disperse further in dry springs. *PLOS ONE* 2:e539.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., et al. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12:22–33.
- Fortuna, M.A., Krishna, A., Bascompte, J. 2013. Habitat loss and the disassembly of mutualistic networks. *Oikos* 122: 938–942.
- Forup, M.L., Henson, K.S.E., Craze, P.G., Memmott, J. 2008. The restoration of ecological interactions: Plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology* 45, 742–752.
- Frost, C.M., Peralta, G., Rand, T.A., Didham, R.K., Varsani, A., Tylianakis, J.M. 2016. Apparent competition drives community-wide parasitism rates and changes in host abundance across ecosystem boundaries. *Nature Communications* 7: 12644.
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž, Tscharnkte, T. 2012. Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia* 170:1099–1109.
- Galiana, N., Lurgi, M., Claramunt-López, B., Fortin, M.-J., Leroux, S., Cazelles, K., et al. 2018. The spatial scaling of species interaction networks. *Nature Ecology and Evolution* 2:782–790.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E. 2009. Economic evaluation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68:810–821.
- Geffen, E., Waidyaratne, S., Dalén, L., Angerbjörn, A., Vila, C., Hersteinsson, P., et al. 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox. *Molecular Ecology* 16:4241–4255.
- González, A.M.M., Dalsgaard, B., Olesen, J.M. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7:36–43.
- Gordo, O., Sanz, J.J. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146:484–495.
- Grass, I., Jauker, B., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., Jauker, F. 2018. Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant-pollinator and host-parasitoid networks. *Nature Ecology and Evolution* 2:1408.
- Hackett, T., Sauve, A., Davies, N., Montoya, D., Tylianakis, J., Memmott, J. 2019. Reshaping our understanding of species' roles in landscape-scale networks. *Ecology Letters*, doi: 10.1111/ele.13292.
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., Boivin, G. 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology* 52:107–126.
- Harris, J.A., Hobbs, R.J., Aronson, J. 2006. Ecological Restoration and Global Climate Change. *Restoration Ecology* 14:170–176.
- Hector, A., Hautier, Y., Saner, P., Wacker, L., Bagchi, R., Joshi, J., et al. 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91:2213–2220.

- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L., Totland, O. 2009. How does climate warming affect plant – pollinator interactions? *Ecology Letters* 12:184 – 195.
- Henson, K.S.E., Craze, P.G., Memmott, J. 2009. The restoration of parasites, parasitoids, and pathogens to heathland communities. *Ecology* 90:1840–1851.
- Hillebrand, H., Langenheder, S., Lebret, K., Lindström, E., Östman, Ö, Striebel, M. 2018. Decomposing multiple dimensions of stability in global change experiments. *Ecology Letters* 21:21–30.
- Holdo, R.M., Sinclair, A.R.E., Dobson, A.P., Metzger, K.L., Bolker, B.M., Ritchie, M.E., Holt, R.D. 2009. A disease-mediated trophic cascade in the Serengeti and its implications for ecosystem C. *PLoS Biology* 7:e1000210.
- Janzen, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83:49–53.
- Jensen, M.N. 2003. Consensus on ecological impacts remains elusive. *Science* 299:38.
- Kaartinen, R., Roslin, T. 2011. Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs. *Journal of Animal Ecology* 80:622–631.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Mougai, J., Whittington, A.E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J.M., et al. 2017. Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature* 542:223–227.
- Kremen, C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8:468–479.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., et al. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10:229–314.
- Kudo, G., Hishikawa, Y., Kasagi, T., Kosuge, S. 2004. Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early? *Ecological Restoration* 19:255–259.
- Kuparinen, A., Katul, G., Nathan, R., Schurr, F.M. 2009. Increases in air temperature can promote wind-driven dispersal and spread of plants. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276:3081–3087.
- Leibold, M.A., Chase, J.M. 2018. *Metacommunity Ecology*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Leonhardt, S.D., Gallai, N., Garibaldi, L.A., Kuhlmann, M., Klein, A. 2013. Economic gain, stability of pollination and bee diversity decrease from southern to northern Europe. *Basic and Applied Ecology* 14:461–471.
- Losey, J.E., Vaughan, M. 2006. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *Bioscience* 56:311–323.
- Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems. Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Lundberg, J., Moberg, F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6:87–98.
- Mace, G.M. 2014. Whose conservation? *Science* 345:1558–1560.
- MacFadyen, S., Craze, P.G., Polaszek, A., van Achterberg, K., Memmott, J. 2011. Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proceedings of the Royal Society of London* 278:3387–3394.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., Kremen, C. 2012. Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications* 22:1535–1546.
- May, R.M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- McCauley, S.J., Mabry, K.E. 2011. Climate change, body size, and phenotype dependent dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 26:554–555.
- McWilliams, C., Lurgi, M., Montoya, J.M., Sauve, A., Montoya, D. 2019. The stability of multitrophic communities under habitat loss. *Nature Communications* 10: 2322.
- Montoya, D., Zavala, M.A., Rodriguez, M.A., Purves D.W. 2008. Animal versus wind dispersal and the robustness of tree species to deforestation. *Science* 320:1502–1504.
- Montoya D., Rogers, L., Memmott, J. 2012. Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 27, 666–672.
- Montoya, D., Yallop, M.L., Memmott, J. 2015. Functional group diversity increases with modularity in complex food webs. *Nature Communications* 6:9.
- Montoya D., Haegeman B., Gaba S., De Mazancourt C., Bretagnolle V., Loreau M. 2019. Trade-offs in provisioning and stability of ecosystem services in agroecosystems. *Ecological Applications* 29(2): e01853.
- Monzón-Argüello, C., Dell'Amico, F., Morinière, P., Marco, A., López-Jurado, L.F., Hays, G.C., et al. 2012. Lost at sea: genetic, oceanographic and meteorological evidence for storm-forced dispersal. *Journal of the Royal Society Interface* 9:1725–1732.
- Morales-Castilla, I., Matias, M.G., Gravel, D., Araújo, M.B. 2015. Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology and Evolution* 30:347–356.
- Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comin, F.A., Yockteng, R. 2012. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS Biology* 10: e1001247.
- Morriën, E., Hannula, S.E., Snoek, L.B., Helmsing, N.R., Zweers, H., de Hollander, M., et al. 2017. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications* 14349.
- Moullot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28:167–177.
- Normile, D. 2010. UN Biodiversity Summit yields welcome and unexpected progress. *Nature* 330:742–743.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:19891–19896.
- Parmesan, C., Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42.
- Peirson, G., Bolland, J.D., Cowx, I. 2008. Lateral dispersal and displacement of fish during flood events in lowland river systems in the UK—implications for sustainable floodplain management. *Ecology and Hydrobiology* 8:363–373.
- Peralta, G., Frost, C.M., Didham, R.K., Rand, T.A., Tylianakis, J.M. 2017. Non-random food-web assembly at habitat edges increases connectivity and functional redundancy. *Ecology* 98:995–1005.
- Perez-Mendez, N., Jordano, P., Garcia, C., Valido, A. 2016. The signatures of Anthropocene defaunation: cascading effects of the seed dispersal collapse. *Scientific Reports* 6:24820.
- Pfisterer, A.B., Schmid, B. 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416:84–86.
- Pillai, P., Gonzalez, A., Loreau, M. 2011. Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108:19293–19298.
- Pilosof, S., Porter, M.A., Pascual, M., Kéfi, S. 2017. The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology and Evolution* 1:0101.
- Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307:321–326.
- Radchuk, V., De Laender, F., Cabral, J.S., Boulangeat, I., Crawford, M., Bohn, F., et al. 2019. The dimensionality of stability depends on disturbance type. *Ecology Letters* 22(4): 674–684.
- Ribeiro, F., Montoya, D., Furtado, R., Memmott, J., Pizo, M.A., Rodrigues, R.R. 2015. The restoration of tropical seed dispersal networks. In press in *Restoration Ecology*. *Restoration Ecology* 23:852–860.
- Ripple, W.J., Beschta, R.L. 2012. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 145:205–213.
- Rooney, N., McCann, K.S., Moore, J.C. 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters* 11:867–881.
- Schellhorn, N.A., Gagic, V., Bommarco, R. 2015. Time will tell: resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 30:524–530.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., et al. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553–556.
- Sobral M., Silviu, K.M., Overman, H., Oliviera, L.F.B., Raab, T.K., Fragoso, J.M.V. 2017. Mammal diversity influences the carbon cycle through trophic interactions in the Amazon. *Nature Ecology and Evolution* 1:1670–1676.
- Spiesman, B.J., Inouye, B.D. 2013. Habitat loss alters the architecture of plant—pollinator interaction networks. *Ecology* 94:2688–2696.
- Staddon, P., Lindo, Z., Crittenden, P.D., Gilbert, F. Gonzalez, A. 2010. Connectivity, non-random extinction and ecosystem function in experimental metacommunities. *Ecology Letters* 13:543–552.

- Terborgh, J., Estes, J.A. 2013. *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Island Press, Washington, Estados Unidos.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629–632.
- Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Barton, K., Bonte, D., et al. 2013. Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* 122:1532-1540
- Tscharntke, T., Rand, T.A., Bianchi, F.J. 2005. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42: 421- 432.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.
- Urban, M.C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348:571-573.
- United Nations 2017. *New York Declaration on Forests 2014*. United Nations Climate Summit, New York 2014. Disponible en: <https://unfccc.int/documents/23232>.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.Q. Alcántara, J., Arroyo, J., Cocucci, A., Galletti, M., et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29:299-307.
- Visser, M.E., Holleman, J.M. 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268:289–294.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., et al. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414:65-69.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Callaway, R.M., Expansion, R. 2011. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science* 332:1273–1278.
- Wilmers, C.C., Estes, J.A., Edwards, M., Laidre, K.L., Konar, B. 2012. Do trophic cascades affect the storage and flux of atmospheric carbon? An analysis of sea otters and kelp forests. *Frontiers in Ecology and Environment* 10:409–415.
- Winder, M., Schindler, D.E. 2004. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology* 85:2100–2106.