

Restaurando la funcionalidad de los ecosistemas: la importancia de las interacciones entre especies

M. Sobral^{1,*}, A. Magrach²

(1) Departamento de Zooloxía, Xenética e Antropoloxía Física. Universidade de Santiago de Compostela, USC, España.

(2) Basque Centre for Climate Change, BC3, España

* Autor de correspondencia: M. Sobral [sobral.bernal.mar@gmail.com]

> Recibido el 17 de abril de 2019 - Aceptado el 21 de junio de 2019

Sobral, M., Magrach, A. 2019. Restaurando la funcionalidad de los ecosistemas: la importancia de las interacciones entre especies. *Ecosistemas* 28(2): 4-10. Doi.: 10.7818/ECOS.1737

La restauración de los ecosistemas naturales se ha centrado tradicionalmente en recuperar la riqueza específica, en un intento por recobrar la funcionalidad ecosistémica. Sin embargo, las especies que conforman la comunidad de un ecosistema natural no viven de manera aislada, sino que interactúan con otras, formando redes ecológicas complejas. Sabemos que las actividades humanas (p. ej., la tala selectiva o la expansión de la agricultura) modifican la estructura de dichas redes de interacción, con importantes efectos sobre la funcionalidad de los ecosistemas naturales. A pesar de esto, aún no sabemos si las técnicas de restauración que usamos hoy en día son capaces de restablecer la estructura de estas redes y, por lo tanto, la funcionalidad relacionada. En este artículo, exponemos las razones por las cuales creemos que la restauración ha de tener en cuenta la estructura de las redes de interacciones entre especies. Revisamos cómo afectan a esta estructura los diferentes tipos de perturbaciones y proponemos posibles vías para el estudio y la aplicación de estas ideas. Esperamos que esta perspectiva contribuya a mejorar el manejo y la gestión del medio natural ante la necesidad de acometer acciones de restauración en respuesta al cambio global.

Palabras clave: biodiversidad; función ecosistémica; redes de Interacción; restauración; servicio ecosistémico

Sobral, M., Magrach, A. 2019. Restoration of ecosystem functionality: the value of species interactions. *Ecosistemas* 28(2): 4-10. Doi.: 10.7818/ECOS.1737

Restoration of natural ecosystems has traditionally focused on recovering specific richness to recover ecosystem functionality. However, species within a natural ecosystem are not isolated, they interact with others forming complex ecological networks. We know that human activities (such as selective logging or agriculture expansion) modify the structure of these interaction networks, with important effects on the functionality of ecosystems. Despite this, we still do not know whether techniques implemented today are able to restore the structure of these networks and their related functionality. In this article, we expose the reasons why we believe that restoration should consider the structure of the networks of species interactions. We review how the different types of disturbances affect this structure and we propose possible avenues for the study and application of these ideas. We hope that this perspective will help improve the management of the natural environment in response to global change.

Key words: biodiversity; ecosystem function; ecosystem service; interaction network; restoration

Las actividades humanas están acelerando la pérdida de la biodiversidad y la funcionalidad ecosistémica a un ritmo sin precedentes (Dirzo et al. 2014). Las acciones de restauración desarrolladas para reducir esta pérdida en ecosistemas que ya han sido degradados intentan recrear la estructura y la funcionalidad previos al impacto. La restauración ecológica es por tanto una prioridad global promovida por la Convención sobre Diversidad Biológica (CBD), la Convención sobre Cambio Climático (UNFCC), la Convención Marco para la Desertificación de Naciones Unidas (UNCCD) y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN; Aronson y Alexander 2013). Sin embargo, el éxito de la restauración ecológica a día de hoy es limitado (Moreno-Mateos et al. 2012; Moreno-Mateos et al. 2017).

La mayor parte de las evaluaciones de las acciones de restauración de un ecosistema consisten en medidas simples de la diversidad de especies y de su abundancia, sin tener en cuenta las interacciones entre especies (ver por ejemplo referencias en Moreno-Mateos et al. 2012). Sin embargo, las especies no viven de

manera aislada en las comunidades naturales, sino que interactúan con otras especies a través de relaciones de muy diversa índole que forman complejas redes de interacciones (Bascompte y Jordano 2007): (i) mutualistas, interacciones en las que ambos interactuantes se benefician (por ejemplo, dispersante de semillas-planta o planta-polinizador; Fig. 1); (ii) antagonistas, relaciones negativas para uno de los interactuantes (por ejemplo, redes tróficas depredador-presa, herbívoro-planta) o (iii) comensalistas, relaciones beneficiosas para uno de los interactuantes y neutras para el otro (por ejemplo, planta-epífita), entre otras. Existen otro tipo de interacciones que no son alimentarias como el amensalismo y la competencia que no se tratan aquí.

Las relaciones tróficas entre organismos implican la transferencia de biomasa entre individuos, taxones y elementos abióticos del ecosistema, relacionando la composición específica con los ciclos biogeoquímicos. Por ejemplo, un incremento de las interacciones de frugivoría y carnivoría en el Amazonas está relacionado con un incremento en la acumulación de carbono en suelo, a través de las

deposiciones orgánicas (Sobral et al. 2017). Es decir, las redes de interacción entre especies consisten en flujos de materia y energía que vinculan la composición específica de las comunidades con la funcionalidad ecosistémica (Thompson et al. 2012; Tylianakis y Morris 2017).

La restauración tiene como objetivos recuperar la estructura y la funcionalidad de los ecosistemas después de una perturbación. Sin embargo, la referencia a esta estructura ecosistémica sólo comprende, en la práctica, la composición específica de las comunidades sin tener en cuenta su estructura, íntimamente ligada con su funcionalidad (Thompson et al. 2012). Por ello, las medidas de restauración que se implementan en la actualidad sólo son capaces de recuperar parcialmente la biodiversidad y las funciones ecosistémicas, incluso después de muchas décadas. Así, un meta-análisis basado en datos extraídos de 621 estudios, determinó que los valores de biodiversidad y funcionamiento biogeoquímico (como por ejemplo, la acumulación de carbono), permanecen un 26% y 23 % respectivamente por debajo de los observados en ecosistemas previos al impacto hasta 100 años después de la implementación de la acción de restauración (Moreno-Mateos et al. 2012). Esta limitación en la recuperación puede deberse a la necesidad de la recuperación de las interacciones entre especies para lograr la recuperación funcional (Moreno-Mateos et al. 2017).

Dado que la estructura de las redes determina el funcionamiento global del sistema (al relacionar la composición de las comunidades con los roles de las especies y los flujos de materia y energía; Gómez et al. 2011), la restauración debería tener como objetivo la recuperación de tal estructura para recuperar la función ecosistémica con mayor eficiencia (Fig. 2, como ya indicaron Montoya et al. 2012). Algunos trabajos han explorado este enfoque a partir de gradientes naturales o modelos teóricos (Devoto et al. 2012; Pocock et al. 2012; LaBar et al. 2014), aunque la práctica de la restauración ecológica aún no lo implementa de forma generalizada. El propósito de nuestro trabajo es exponer estas ideas de una manera potencialmente aplicable por legisladores, gestores y restauradores. Describimos en primer lugar las propiedades de las redes de interacción, para a continuación revisar el efecto que tienen los distintos tipos de perturbación (pérdida de hábitat, cambio climático, invasiones y extinciones) sobre las estructuras de esas redes y, por último, indicamos posibles vías para implementar este conocimiento y mejorar la recuperación de la estructura original de las redes de interacción y, por ende, la función ecosistémica.

Estructura de las redes de interacción

Las redes de interacción son representaciones de las relaciones entre las especies de un ecosistema (Fig. 1). Existen diferentes tipos de redes, dependiendo de los tipos de relación a la que nos refiramos. Las más estudiadas son las redes mutualistas y las redes tróficas, y se ha podido comprobar que sus estructuras se caracterizan por una serie de propiedades emergentes típicas.

Las interacciones mutualistas (como las formadas por las interacciones entre plantas y sus polinizadores, Fig. 1) son típicamente generalistas, donde muchas especies interactúan con un gran número de otras especies. Al mismo tiempo, las especies especialistas interactúan solo con las generalistas, mientras que las generalistas interactúan tanto con generalistas como con especialistas, dando lugar a estructuras *anidadas* o *encajadas* (Bascompte et al. 2003). Como consecuencia de esta estructura, las especies especialistas dependen fuertemente de las generalistas, las cuales no sufren esta dependencia, produciéndose así una asimetría en el grado de dependencia entre especies (Vázquez y Aizen 2004). Las especies mutualistas muestran también una gran plasticidad de interacción, pudiendo interactuar con especies diferentes si la composición de la comunidad cambia (Petanidou et al. 2008; Timoteo et al. 2016). Estas características (el anidamiento, la especialización asimétrica y la plasticidad de interacción), contribuyen a la estabilidad de dichas redes al promover una gran diversidad de especies (Bastolla et al. 2009), así como una mayor resiliencia frente

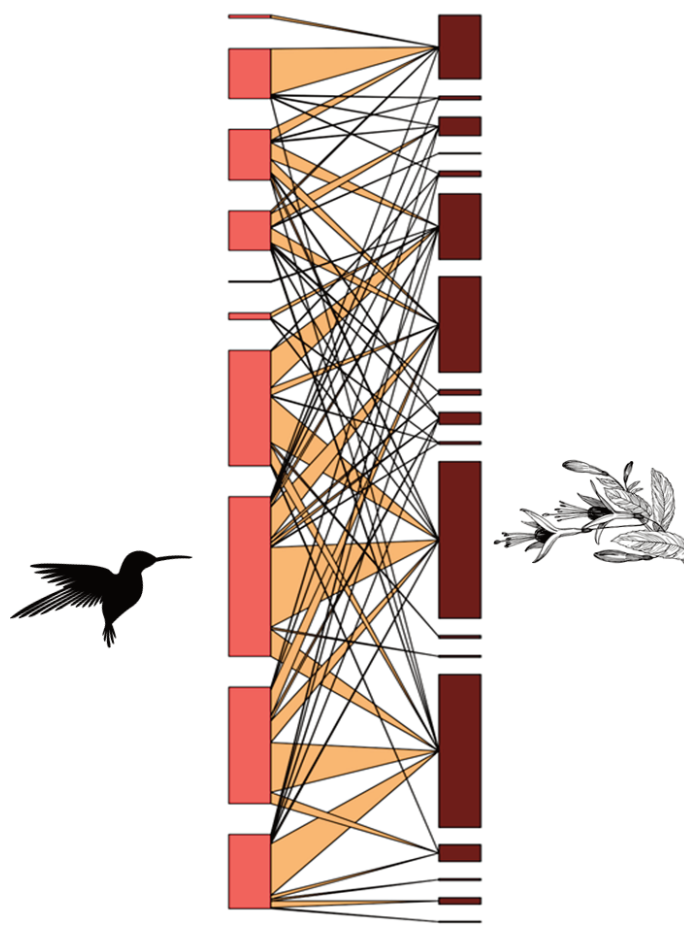


Figura 1. Visualización de una red de interacción entre colibríes y plantas en un bosque subtropical de México. Esta es una red bipartita de dos niveles tróficos, como mencionamos en el texto, estas redes forman parte de redes más complejas o multicapa. Los rectángulos de la izquierda representan las distintas especies de colibríes y los de la derecha las distintas especies de plantas, mientras que las líneas representan cada una de las observaciones de interacción entre cada especie de planta y colibrí. Esta es una red cuantitativa por lo que el grosor de las líneas es un indicativo de la frecuencia con que se produce la interacción entre dos pares de especies.

Figure 1. Bipartite interaction network among hummingbirds and plants in a subtropical forest in Mexico. Left pink squares represent different hummingbird species and right brown squares represent different plant species. Links between them represent observed pollination interactions between species. Line width represents the frequency of interaction.

a las perturbaciones (Fortuna y Bascompte 2006). La estabilidad ecológica es multidimensional teniendo por tanto diferentes componentes (e.g. resistencia, resiliencia, robustez, variabilidad, persistencia) que no siempre están correlacionados entre sí, especialmente cuando los ecosistemas están sujetos a perturbaciones (Donohue et al. 2013, 2016). Dada la importancia de restaurar comunidades estables, hay que tener en cuenta que varios elementos de la estructura de las redes están asociados a diferentes componentes de la estabilidad de los ecosistemas.

A diferencia de las redes de interacción mutualistas, las redes tróficas o antagonistas, parecen tener estructuras más compartimentalizadas o *modulares*. Estas redes presentan una baja conectancia, es decir, la proporción de interacciones realizadas de todas las posibles interacciones entre las especies de la comunidad es baja (Thebault y Fontaine 2010). Asimismo, presentan una baja plasticidad de interacción (Barbosa et al. 2017). La modularidad favorece la persistencia de la red, al contener las perturbaciones dentro de cada uno de los módulos y evitar así que se propaguen, la excepción ocurre cuando la extinción se da entre las especies que conectan compartimentos de la red (Stouffer y Bascompte 2011).

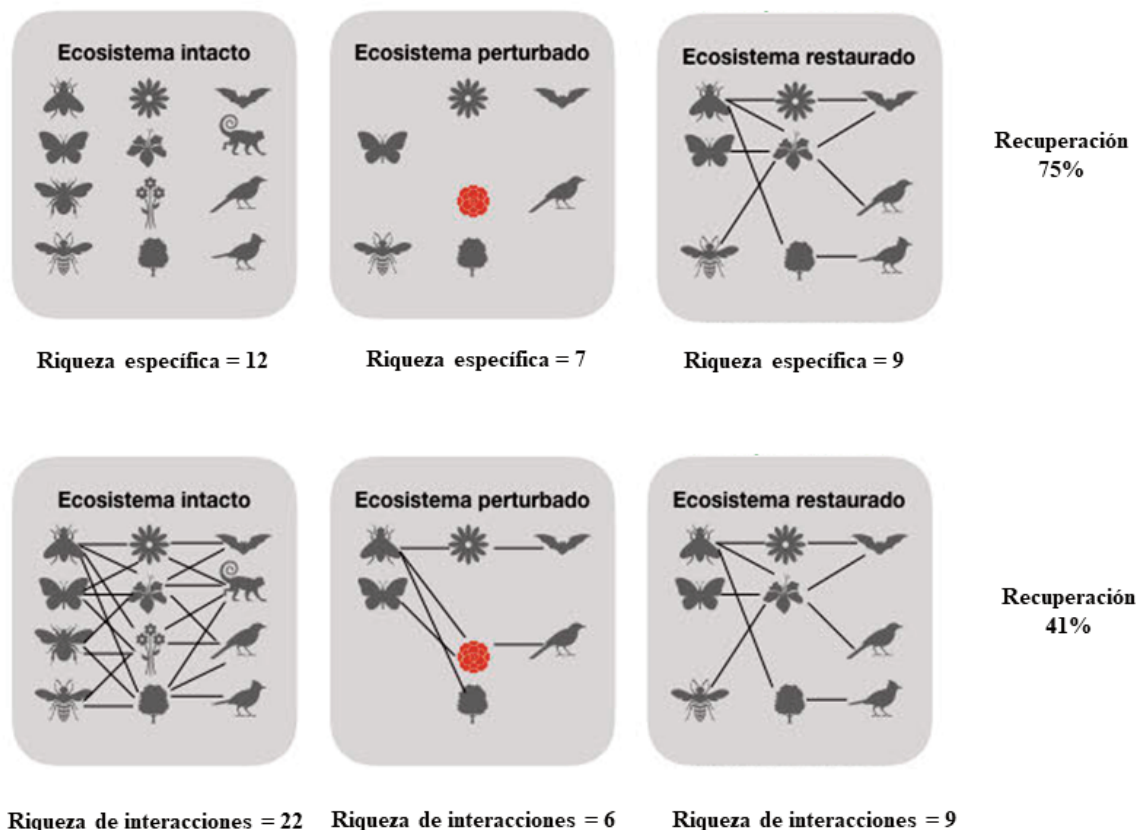


Figura 2. Mostramos la diferencia entre la evaluación de la restauración basada en la composición específica (arriba) y la evaluación de la restauración basada en las redes de interacciones (debajo). La misma situación nos llevaría a evaluar el éxito de la recuperación en un 75% en el caso de la composición específica (arriba) aunque la estructura de las redes y por tanto la funcionalidad ecosistémica sólo se verían recuperados en un 41% (debajo).

Figura 2. Theoretical diagram representing differences in the evaluation based in species composition (above) and the evaluation based in interaction networks (below). The same situation would bring us to two different conclusions. We would say that 75 % of success is achieved if we only think about specific composition (above) whereas only 41% of restoration success is achieved if we evaluate the restoration of the interaction network.

En el caso de las redes comensalistas existen muchos menos estudios, aunque algunos centrados en las interacciones entre árboles y plantas epifitas sugieren que estas redes presentan estructuras anidadas con altos niveles de conectancia (Piazzone et al. 2011).

Efecto de las perturbaciones sobre la estructura de las redes

Debido a que las redes antagonistas y mutualistas tienen estructuras diferentes, ambos tipos de redes responden de manera diferente a las perturbaciones (Morris et al. 2014). Por supuesto, las redes de interacción que medimos de manera independiente (redes de mutualismos, redes tróficas...), en realidad representan subconjuntos de las comunidades completas, o red de redes (Pocock et al. 2012; Kivela et al. 2014). Por lo tanto, las perturbaciones se propagan de unas redes a otras dentro de la misma comunidad. Hay estudios teóricos que consideran diferentes tipos de interacción y redes con varios niveles tróficos (Lurgi et al. 2016; Sauve et al. 2014). Asimismo, existen muchos trabajos empíricos que miden varios tipos de interacción (Pocock et al. 2012; Montoya et al. 2015). La mayoría de estos estudios no investigan el efecto de perturbaciones en la red multicapa y no existen estudios suficientes para que podamos revisar cómo se propagan estas perturbaciones.

Aquí revisamos los principales impactos que tienen los tipos de perturbación más comunes sobre la estructura de distintas redes de interacción. A continuación, indicamos maneras en que la restauración puede intentar revertir estos impactos para los distintos tipos de redes. Revisamos en concreto los impactos de la pérdida de hábitat, el calentamiento global, las invasiones de especies, y las extinciones y reducción de la abundancia de especies sobre la estructura de las redes.

Pérdida de hábitat

En algunos casos, las perturbaciones, ya sean naturales o antropicas, pueden dar lugar a una pérdida, degradación o fragmentación de los hábitats. Esta pérdida de hábitat puede afectar, entre otras, a la probabilidad de encuentro entre especies. Así, la pérdida de hábitat lleva en muchos casos a que el número de interacciones sea menor al que existía previamente (Tylianakis y Morris 2017). Los efectos sobre la probabilidad de encuentro pueden provocar que se extingan las interacciones incluso antes que las especies interactuantes (Janzen 1974; Valiente-Banuet et al. 2015).

Las perturbaciones que conllevan una disminución en la complejidad estructural del hábitat pueden afectar también a las interacciones. Por ejemplo, la menor complejidad de hábitats agrícolas o urbanos facilitaría la probabilidad de encuentro entre predadores y presas, incrementando la eficiencia de los predadores y causando una presión desproporcionada sobre sus presas (Tylianakis et al. 2007; Rodewald et al. 2015). Esta pérdida de complejidad estructural puede también favorecer la supervivencia de especies generalistas, en detrimento de aquellas especies cuya supervivencia esté asociada a un tipo de hábitat o recurso más específico (Aizen et al. 2012; Peralta et al. 2017). Todo ello indica la necesidad de que las actividades de restauración contemplen la recuperación de las probabilidades de encuentro originales, especialmente cuando la perturbación ha reducido el hábitat o su complejidad.

De hecho, cada vez más trabajos tienen como objetivo investigar las consecuencias de las perturbaciones sobre propiedades de las comunidades relacionadas con la estabilidad y la función ecosistémica, además de la estructura de la red. Por ejemplo, un trabajo reciente utiliza modelos teóricos para estudiar los efectos de la pérdida de hábitat en varios elementos de las comunidades biológicas, in-

cluyendo la estructura y estabilidad de redes con múltiples tipos de interacción y encuentra que la pérdida de hábitat produce diferentes efectos en las comunidades dependiendo si esta pérdida es contingua o aleatoria (McWilliams et al. 2019). Este tipo de enfoques integradores analizando pérdida de hábitat y otras perturbaciones está creciendo en la literatura científica, y van más allá de documentar que las interacciones se pierden más rápido que las especies.

Calentamiento global

El aumento de la temperatura afecta a la fenología de las especies y por tanto al solapamiento fenológico de las especies que interactúan (Tylianakis et al. 2008; Rafferty et al. 2013). Incluso los cambios fenológicos de menor intensidad pueden tener repercusiones importantes sobre las especies interactuantes (Memmott et al. 2007). Por ejemplo, una variación fenológica leve en plantas que dependan de aves migradoras para la dispersión de sus semillas podría, en teoría, provocar la pérdida de la cosecha entera, si fructifican antes o después del paso de estas aves (Renner y Zohner 2018).

El aumento de la temperatura también puede alterar la frecuencia de interacciones a través de efectos en la tasa metabólica de las especies, que a su vez afecta a sus necesidades tróficas (Rall et al. 2012). El incremento de la tasa metabólica intensifica la actividad de los consumidores lo que provoca un efecto en cascada sobre la red trófica (Kratina et al. 2012; Lang et al. 2014; Romero et al. 2016).

Estos aspectos deben tenerse en cuenta en la restauración, bien incluyendo especies que tengan ciclos fenológicos adecuados para recuperar interacciones similares a las pérdidas, bien reforzando la abundancia de aquellas especies sobre las cuales la presión de depredación es demasiado elevada.

Invasiones biológicas

Las especies invasoras suelen ser especies generalistas, de modo que se convierten fácilmente en nodos muy conectados, desplazando a las especies nativas a las zonas periféricas de la red disminuyendo la modularidad (Albrecht et al. 2014) e incrementando el anidamiento (Bartomeus et al. 2008; de M. Santos et al. 2012; Stouffer et al. 2014). La invasión puede afectar a la funcionalidad ecosistémica; se ha observado por ejemplo que la entrada masiva de la abeja melífera en hábitats naturales tiene importantes efectos sobre la estructura de la red, que repercuten así mismo en un menor éxito reproductivo en algunas especies de plantas (Magrach et al. 2017; Valido et al. 2019).

Cuando la perturbación es causada por especies de plantas que invaden redes mutualistas, por ejemplo, se ha observado que la eliminación de estas especies invasoras tiene importantes efectos positivos sobre las comunidades de plantas y polinizadoras nativas, aumentando la diversidad de interacciones y su generalización, y favoreciendo así un mayor éxito reproductivo de las plantas nativas (Kaiser-Bunbury et al. 2017). Por ello, desde el punto de vista de la funcionalidad ecosistémica también sería recomendable la eliminación de las especies invasoras, especialmente cuando se trata de especies muy generalistas. Sin embargo, su erradicación debería ir precedida de un análisis de su rol e impacto sobre la comunidad nativa, así como de un monitoreo constante durante el proceso de eliminación para evaluar posibles efectos colaterales.

A pesar de que las especies invasoras son un factor importante de pérdida de biodiversidad, en términos de función ecosistémica, las especies nativas y no nativas pueden tener roles similares si éstas últimas sustituyen funcionalmente a especies nativas que se hayan extinguido. De hecho, la introducción de especies no nativas se ha utilizado en ocasiones como medida de restauración exitosa (Griffiths et al. 2011). Las especies invasoras pueden llegar a ser nodos centrales de la red y alterar su estructura mediante la disminución de las fuerzas de interacción de la red y el desarrollo de interacciones asimétricas (Tylianakis 2008), propiedades que caracterizan a las comunidades persistentes en el tiempo. Asimismo,

las especies invasoras pueden reducir servicios ecosistémicos considerablemente, como la polinización y la dispersión de semillas. Por tanto, adoptar una perspectiva de redes y una perspectiva funcional es clave para entender el impacto de las especies invasoras y las estrategias de restauración.

Pérdida de especies o disminución de abundancia

La extinción o disminución de la abundancia de especies y por tanto de sus interacciones no ocurren de forma aleatoria. La extinción de especies de mayor tamaño, raras o especialistas, que son las más vulnerables, deriva en subconjuntos de las redes originales (Aizen et al. 2012; Valladares et al. 2012), con mayor conectancia (Banasek-Richter et al. 2009) y mayor redundancia en el uso de recursos (Tylianakis y Morris 2017).

En primer lugar, sabemos que las especies e interacciones raras contribuyen de manera excepcional a la estructura de las redes (Zavaleta y Hulvey 2004; Bracken y Low 2012), por lo que su recuperación es importante para restaurar la funcionalidad completa del ecosistema. Sin embargo, todo depende del papel funcional de la especie rara o de mayor tamaño corporal (si el objetivo es recuperar la función, Dee et al. 2019). En segundo lugar, las redes ecológicas son más sensibles a las extinciones de plantas que a las extinciones de animales, ya que estas provocan la extinción en cascada tanto de plantas como de animales (Tylianakis y Morris 2017). Por último, los animales de gran tamaño corporal son más susceptibles a las perturbaciones y a los procesos de extinción (Dirzo et al. 2014) y la defaunación puede potencialmente destruir niveles tróficos enteros (O'Connor et al. 2009; Yvon-Durocher et al. 2011). Debido a todo esto las actividades de restauración deberían priorizar a las especies raras, a los productores o fotosintetizadores (plantas) y a los animales de mayor tamaño (consumidores de elevado nivel trófico).

Restaurando las dinámicas evolutivas

Al restaurar la estructura de las redes de interacción estamos también restaurando la dinámica evolutiva de una comunidad. Todas las perturbaciones que modifiquen la estructura de la red afectarán a las dinámicas evolutivas entre las especies (Raimundo et al. 2018). Esto es así debido a la estrecha relación entre las interacciones entre especies y la evolución de las mismas. Las interacciones relacionan los rasgos fenotípicos con el éxito reproductivo y la supervivencia causando presiones de selección y afectando a la evolución de las poblaciones de diferentes especies dentro de una comunidad, que es afectada así mismo por las condiciones abióticas. Por tanto, la eliminación o generación de interacciones, así como los cambios en su intensidad, modificarán los procesos de evolución en las redes (Tylianakis y Morris 2017; Raimundo et al. 2018). Por ejemplo, la variación en el color de las flores de *Gentiana lutea* entre poblaciones de la península ibérica, está relacionada directamente con sus comunidades de polinizadores (Sobral et al. 2015) y es independiente de las características abióticas (Veiga et al. 2015), de tal manera que los morfos rojos y amarillo comienzan una divergencia evolutiva (Losada et al. 2015). En otro ejemplo en Brasil, las aves dispersantes de semillas de mayor tamaño, como los tucanes, han desaparecido debido a la defaunación y el palmito ha reducido el tamaño de sus frutos como adaptación a las nuevas presiones de selección locales (Galetti et al. 2013).

Las interacciones entre especies causan presiones de selección sobre los rasgos y al mismo tiempo los rasgos fenotípicos determinan qué interacciones se producen y cuáles no. Por lo tanto la restauración debe tener en cuenta las métricas de rasgos a nivel de comunidad para restaurar las dinámicas evolutivas y la estructura de las redes de interacción. La restauración debe tener en cuenta por ejemplo la diversidad funcional (Cadotte et al. 2011), que se relaciona su vez con la complementariedad funcional -estas métricas afectan a la funcionalidad del ecosistema (Fruend et al. 2013). La diversidad funcional es también importante a otras escalas, por ejem-

plo, dentro de individuo (Herrera 2017; Sobral et al. 2018) y dentro de especies (Messier et al. 2010; Violle et al. 2012). Por lo tanto, la restauración debería priorizar especies con elevada variabilidad genética y plasticidad fenotípica, entre y dentro de individuos. Será necesario tener en cuenta los rasgos de los integrantes de la comunidad a todos los niveles de organización biológica.

Al revertir los efectos de diversas perturbaciones sobre la estructura de la red de interacciones estamos restaurando consecuentemente parte de la funcionalidad del ecosistema y de su dinámica evolutiva restaurando así la misma generación de biodiversidad.

Discusión y trabajo futuro

La restauración de la complejidad estructural de las redes ecológicas podría contribuir a la recuperación de la funcionalidad ecosistémica y a la generación de biodiversidad. Para mejorar el impacto de las actividades de restauración sobre la recuperación de la funcionalidad de los ecosistemas naturales, estas deberían incluir medidas cuantitativas que describan la estructura de las interacciones interespecíficas, más allá de las evaluaciones puntuales de la composición específica que se vienen haciendo hasta ahora (Fig. 2).

La incorporación de las redes de interacción en la restauración de ecosistemas es un área aún por explorar, existen hasta ahora solo unos pocos estudios de restauración que miden propiedades de las redes (por ejemplo, Forup et al. 2008; Ribeiro et al. 2015) con una alta incertidumbre en torno a las métricas de estructura de la red que se deberían considerar o sobre cómo restaurar las redes a sus valores originales (Hagen et al. 2012; Harvey et al. 2017). Existen varias razones por las que este campo aún no se ha desarrollado, entre las que se cuentan la falta de replicación en estudios de campo, la falta de datos sobre la estructura de las interacciones antes de la perturbación, la complejidad en la toma y análisis de los datos o una falta de entendimiento general de los mecanismos por los cuales la estructura de las redes modifica su funcionalidad (Thompson et al. 2012). Es fundamental que la restauración se diseñe teniendo en cuenta específicamente el tipo de perturbación e interacciones que se quieren recuperar debido a que, como hemos explicado, los diferentes tipos de perturbación producen efectos distintos sobre las redes.

Las actividades de restauración deben buscar la recuperación de la complejidad de las redes de interacciones y su posible efecto en la funcionalidad ecosistémica. La ciencia de la restauración debe incluir entre sus objetivos: (i) Determinar si la recuperación estructural de las redes de interacciones está relacionada y/o es requisito para la recuperación de la funcionalidad ecosistémica. (ii) Determinar qué medidas de la complejidad de las redes de interacciones tienen un efecto más importante sobre la funcionalidad ecosistémica y, por tanto, son más relevantes a la hora de planificar actividades de conservación y restauración, (iii) Incluir las medidas de restauración de las redes de interacción en el diseño de los planes y acción de restauración y (iv) Describir el éxito de restauración de la estructura de las redes de interacciones y su efecto sobre la restauración de la funcionalidad ecosistémica.

Proponemos comparar las medidas de las estructuras de las redes (conectancia, modularidad, anidamiento etc.) de los ecosistemas restaurados con los ecosistemas de referencia (por ejemplo, los ecosistemas previos al impacto, si hay datos, o ecosistemas similares cercanos en los que se puedan tomar esos datos) y los ecosistemas degradados, para estimar así el grado de degradación y de recuperación de la complejidad de estas redes. Posteriormente, sería preciso estimar el nivel de recuperación de la funcionalidad ecosistémica a partir de una comparación de funciones o servicios (por ejemplo, comparación de la eficiencia de polinización) entre los ecosistemas degradados y los ecosistemas de referencia. Por último, deberíamos analizar la relación entre el nivel de recuperación de la estructura de las redes de interacciones y la recuperación de la función ecosistémica.

Para implementar estas ideas sería necesaria la construcción de la matriz de interacciones en los ecosistemas degradados, restaurados y de referencia. La construcción de estas matrices de interacciones se puede realizar a partir de (i) información sobre la composición de las comunidades y observaciones directas de las interacciones, complementada con (ii) información sobre las interacciones que ocurren entre las especies obtenida a través del uso de bases de datos como, por ejemplo, interacción web database, <http://www.nceas.ucsb.edu/interactionweb> o <http://www.web-of-life.es>. Esta aproximación ha de asumir que aquellas interacciones citadas como habituales entre especies presentes en una comunidad a restaurar están activas también en esa comunidad. Existe datos de que esto no ocurre siempre así, por ejemplo, debido a desajustes fenológicos (Visser y Both 2005), pero la observación directa de las interacciones no siempre es una alternativa posible.

El uso de la ecología de redes de interacción en restauración permitiría estudiar cómo las propiedades emergentes de las comunidades varían entre hábitats de referencia (antes del impacto) y hábitats en proceso de restauración para evaluar la tasa de recuperación de los hábitats perturbados. Podemos estudiar cómo las perturbaciones ambientales alteran las propiedades de las redes y qué propiedades están relacionadas con la funcionalidad de las mismas. De esta manera podemos planificar mejores acciones de conservación y restauración de los ecosistemas. El estudio de la estructura de las redes ha demostrado su utilidad en computación, medicina y ecología de la conservación entre otras ciencias (Albert y Barabási 2000) y promete ser igualmente útil como herramienta a utilizar en estrategias de restauración de ecosistemas (Montoya et al. 2012), permitiendo conocer el estado de restauración de comunidades completas.

La exploración de estas ideas tendría potencialmente efecto sobre dos retos de la sociedad identificados en la Estrategia Española de Ciencia y Tecnología de la Innovación: la Sostenibilidad de Recursos Naturales y la Acción Sobre el Cambio Climático (debido a la restauración de la acumulación de carbono). Es necesario documentar si la restauración de la diversidad, de la funcionalidad ecosistémica y de los servicios ecosistémicos dependen de múltiples relaciones ecológicas mediadas entre diferentes niveles tróficos. El hecho de que la estructura de las comunidades bióticas esté relacionada con la funcionalidad ecosistémica sería relevante para las estrategias de restauración en general e indicaría que, mediante el manejo sostenible y la restauración de recursos naturales, tales como la biodiversidad y su estructura, la humanidad podría mejorar la recuperación de la funcionalidad ecosistémica, asegurando servicios de la naturaleza tales como son la polinización de las cosechas, la dispersión de las semillas o la mitigación del cambio climático.

Agradecimientos

Agradecemos a David Moreno-Mateos su invitación a contribuir a este volumen y a un revisor anónimo que ayudó a mejorar sustancialmente el manuscrito. Gracias también a Carola Gómez-Rodríguez, Adrián Regos y a Asier R. Larrinaga sus comentarios sobre el texto.

Referencias

- Aizen, M.A., Sabatino, M., Tylanakis, J.M. 2012. Specialization and Rarity Predict Nonrandom Loss of Interactions from Mutualist Networks. *Science* 335: 1486-1489.
- Albert, R., Barabási, A.L. 2000. Topology of evolving networks: local events and universality. *Physical review letters* 85(24), 5234.
- 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 B: Biological Sciences* 281: 20140773.

- Aronson, J., Alexander, S. 2013. Ecosystem Restoration is Now a Global Priority: Time to Roll up our Sleeves. *Restoration Ecology* 21: 293-296.
- Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., Cattin, M.-F., Baltensperger, R., Gabriel, J.-P., Merz, Y., Ulanowicz, R.E. et al. 2009. Complexity in quantitative food webs. *Ecology* 90: 1470-1477.
- Barbosa, M., Fernandes, G.W., Lewis, O.T., Morris, R.J. 2017. Experimentally reducing species abundance indirectly affects food web structure and robustness. *The Journal of Animal Ecology* 86: 327-336.
- Bartomeus, I., Vilà, M., Santamaría, L. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia* 155: 761-770.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 9383-9387.
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458: 1018-1020.
- Bracken, M.E.S., Low, N.H.N. 2012. Realistic losses of rare species disproportionately impact higher trophic levels. *Ecology Letters* 15: 461-467.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Dee, L.E., Cowles, J., Isbell, F., Pau, S., Gaines, S.D., Reich, P.B. 2019. When Do Ecosystem Services Depend on Rare Species? *Trends in Ecology and Evolution*, doi:10.1016/j.tree.2019.03.010.
- Devoto, M., Bailey, S., Craze, P., Memmott, J. 2012. Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. *Ecology Letters* 15: 319-328.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.
- Donohue, I., Petchey, O.L., Montoya, J.M., Jackson, A.L., McNally, L., Viana, M., Emmerson, M.C. 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.
- Fortuna, M.A., Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks: Mutualistic networks and habitat loss. *Ecology Letters* 9: 281-286.
- Forup, M.L., Henson, K.S., Craze, P.G., Memmott, J. 2008. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology* 45(3), 742-752.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Tschamtkke, T. 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94: 2042-2054.
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B., Labacca, F., et al. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340: 1086-1090.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Jordano, P. 2011. The Functional Consequences of Mutualistic Network Architecture. *PLOS ONE* 6: e16143.
- Griffiths, C.J., Hansen, D.M., Jones, C.G., Zuël, N., Harris, S. 2011. Resurrecting extinct interactions with extant substitutes. *Current Biology* 21: 762-765.
- Hagen, M., Kissling, W.D., Rasmussen, C., De Aguiar, M.A.M., Brown, L.E., Carstensen, D.W., Alves-Dos-Santos, I., et al. 2012. Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. En: Jacob, U., Woodward, G. (eds.), *Advances in Ecological Research, Global Change in Multispecies Systems*, Part 1, pp. 89-210. Academic Press. San Diego, CA, Estados Unidos.
- Harvey, E., Gounand, I., Ward, C.L., Altermatt, F. 2017. Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology* 54: 371-379.
- Herrera, C.M. 2017. The ecology of subindividual variability in plants: patterns, processes, and prospects. *Web Ecology* 17: 51-64.
- Janzen, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83: 48-53.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Mougial, J., Whittington, A.E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J.M., Blüthgen, N. 2017. Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature* 542: 223-227.
- Kivelä, M., Arenas, A., Barthelemy, M., Gleeson, J.P., Moreno, Y., Porter, M.A. 2014. Multilayer Networks. *Journal of Complex Networks* 2: 203-271.
- Kratina, P., Greig, H.S., Thompson, P.L., Carvalho-Pereira, T.S.A., Shurin, J.B. 2012. Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. *Ecology* 93: 1421-1430.
- LaBar, T., Campbell, C., Yang, S., Albert, R., Shea, K. 2014. Restoration of plant-pollinator interaction networks via species translocation. *Theoretical Ecology* 7(2): 209-220.
- Lang, B., Rall, B.C., Scheu, S., Brose, U. 2014. Effects of environmental warming and drought on size-structured soil food webs. *Oikos* 123: 1224-1233.
- Losada, M., Veiga, T., Guitián, J., Guitián, J., Guitián, P., Sobral, M. 2015. Is there a hybridization barrier between *Gentiana lutea* color morphs? *PeerJ* 3: e1308.
- Lurgi, M., Montoya, D., Montoya, J.M. 2016. The effects of space and diversity of interaction types on the stability of complex ecological networks. *Theoretical ecology* 9: 3-13.
- de M. Santos, G.M., Aguiar, C.M.L., Genini, J., Martins, C.F., Zanella, F.C.V., Mello, M.A.R. 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions* 14: 2369-2378.
- Magrach, A., González-Varo, J.P., Boiffier, M., Vilà, M., Bartomeus, I. 2017. Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1299-1307.
- 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., Yallop, M. L., Memmott, J. 2015. Functional group diversity increases with modularity in complex food webs. *Nature communications* 6, 7379.
- Morris, R.J., Gripenberg, S., Lewis, O.T., Roslin, T. 2014. Antagonistic interaction networks are structured independently of latitude and host guild. *Ecology Letters* 17: 340-349.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., Price, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710-717.
- Messier, J., McGill, B.J., Lechowicz, M.J. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838-848.
- 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.
- Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comín, F.A., Yockteng, R. 2012. Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. *PLOS Biology* 10: e1001247.
- Moreno-Mateos, D., Barbier, E.B., Jones, P.C., Jones, H.P., Aronson, J., López-López, J.A., McCrackin, M.L., et al. 2017. Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt. *Nature Communications* 8: 14163.
- O'Connor, M.I., Piehler, M.F., Leech, D.M., Anton, A., Bruno, J.F. 2009. Warming and Resource Availability Shift Food Web Structure and Metabolism. *PLOS Biology* 7: e1000178.
- 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.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters* 11: 564-575.
- Piazzon, M., Larrinaga, A.R., Santamaría, L. 2011. Are Nested Networks More Robust to Disturbance? A Test Using Epiphyte-Tree, Commensalistic Networks. *PLOS ONE* 6: e19637.
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M., Memmott, J. 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science* 335: 973-977.
- Rafferty, N.E., CaraDonna, P.J., Burkle, L.A., Iler, A.M., Bronstein, J.L. 2013. Phenological overlap of interacting species in a changing climate: an assessment of available approaches. *Ecology and Evolution* 3: 3183-3193.

- Raimundo, R.L.G., Guimarães, P.R., Evans, D.M. 2018. Adaptive Networks for Restoration Ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 33: 664-675.
- Rall, B.C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmüller, F., Vucic-Pestic, O., Petchey, O.L. 2012. Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 367: 2923-2934.
- Renner, S.S., Zohner, C.M. 2018. Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49: 165-182.
- Ribeiro da Silva, F., Montoya, D., Furtado, R., Memmott, J., Pizo, M.A., Rodrigues, R.R. 2015. The restoration of tropical seed dispersal networks. *Restoration Ecology* 23(6), 852-860.
- Rodewald, A.D., Rohr, R.P., Fortuna, M.A., Bascompte, J. 2015. Does removal of invasives restore ecological networks? An experimental approach. *Biological Invasions* 17: 2139-2146.
- Romero, G.Q., Piccoli, G.C.O., de Omena, P.M., Gonçalves-Souza, T. 2016. Food web structure shaped by habitat size and climate across a latitudinal gradient. *Ecology* 97: 2705-2715.
- Sauve, A.M., Fontaine, C., Thébault, E. 2014. Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos* 123: 378-384
- Sobral, M., Veiga, T., Domínguez, P., Guitián, J.A., Guitián, P., Guitián, J.M. 2015. Selective Pressures Explain Differences in Flower Color among *Gentiana lutea* Populations. *PLOS ONE* 10: e0132522.
- Sobral, M., Silvius, K.M., Overman, H., Oliveira, 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.
- Sobral, M., Guitián, J., Guitián, P., Violle, C., Larrinaga, A.R. 2018. Exploring sub-individual variability: role of ontogeny, abiotic environment and seed-dispersing birds. *Plant Biology* 21(4):688-694.
- Stouffer, D.B., Bascompte, J. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 3648-3652.
- Stouffer, D.B., Cirtwill, A.R., Bascompte, J., Bartomeus, I. 2014. How exotic plants integrate into pollination networks. *The Journal of Ecology* 102: 1442-1450.
- Thébault, E., Fontaine, C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329: 853-856.
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., et al. 2012. Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 689-697.
- Timóteo, S., Ramos, J.A., Vaughan, I.P., Memmott, J. 2016. High Resilience of Seed Dispersal Webs Highlighted by the Experimental Removal of the Dominant Disperser. *Current Biology* 26: 910-915.
- Tylianakis, J. 2008. Understanding the web of life: the birds, the bees, and sex with aliens. *PLoS Biology* 6, 224-228.
- Tylianakis, J.M., Morris, R.J. 2017. Ecological Networks Across Environmental Gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 25-48.
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445: 202-205.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P. 2019. Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports* 9: 4711.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B. et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- Valladares, G., Cagnolo, L., Salvo, A. 2012. Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos* 121: 299-305.
- Vázquez, D.P., Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85:1251-1257.
- Veiga, T., Guitián, J., Guitián, P., Guitián, J., Munilla, I., Sobral, M. 2015. Flower colour variation in the montane plant *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae) is unrelated to abiotic factors. *Plant Ecology and Diversity* 9: 105-112.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 244-252.
- Visser, M.E., Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1581), 2561-2569.
- Yvon-Durocher, G., Montoya, J.M., Trimmer, M., Woodward, G. 2011. Warming alters the size spectrum and shifts the distribution of biomass in freshwater ecosystems. *Global Change Biology* 17: 1681-1694.
- Zavaleta, E.S., Hulvey, K.B. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* 306: 1175-1177.