

Restauración de interacciones ecológicas: medidas y consecuencias a escala de comunidad

D. García-Callejas^{1,*}, A. Torres^{2,3}

(1) Estación Biológica de Doñana, C/ Américo Vespucio 26, 41092 Sevilla, España.

(2) German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) Halle-Jena-Leipzig, Leipzig 04103, Alemania.

(3) Institute of Biology, Martin Luther University Halle-Wittenberg, Halle (Saale) 06108, Alemania.

* Autor de correspondencia: D. García-Callejas [david.garcia.callejas@gmail.com]

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

García-Callejas, D., Torres, A. 2019. Restauración de interacciones ecológicas: medidas y consecuencias a escala de comunidad. *Ecosistemas* 28(2): 42-49. Doi.: 10.7818/ECOS.1748

La restauración de interacciones ecológicas es clave para recuperar la biodiversidad de ecosistemas degradados y otros atributos de los mismos. Cada interacción restaurada modifica la estructura de la comunidad resultante a través de efectos directos (e.g., depredación) e indirectos, lo que puede provocar cambios en su estabilidad o resiliencia ante perturbaciones.

En este trabajo abordamos de manera teórica cómo la restauración de interacciones en una comunidad con varios niveles tróficos afecta 1) la viabilidad potencial de la comunidad, 2) el número de especies que persisten en ella y 3) la importancia de los efectos indirectos (e.g., derivados de la co-ocurrencia de varias especies) sobre la dinámica de la comunidad. Para ello simulamos el establecimiento progresivo de visitantes florales, frugívoros y predadores en una comunidad, y medimos su impacto sobre dichas medidas.

Los resultados de nuestro modelo muestran la complejidad que comporta la reintroducción de especies en la cima de la cadena trófica. Las comunidades con mayor estructura vertical muestran una mayor persistencia media de especies y una mayor importancia de efectos indirectos, mientras que su viabilidad es menor que la de comunidades exclusivamente vegetales. Esta dicotomía se explica por el doble papel de las interacciones introducidas: a mayor número de interacciones, la estabilidad del sistema disminuye, pero a su vez, estas interacciones atenúan variaciones desestabilizantes en las tasas demográficas. Estos resultados enfatizan la necesidad de integrar diversas variables a escala de comunidad en estudios sobre restauración de interacciones, para obtener una visión más completa sobre las trayectorias de los ecosistemas.

Palabras clave: interacciones ecológicas; redes de interacciones; viabilidad; persistencia; degradación; restauración

García-Callejas, D., Torres, A. 2019. Restoration of ecological interactions: metrics and outcomes at the community scale. *Ecosistemas* 28(2): 42-49. Doi.: 10.7818/ECOS.1748

The restoration of ecological interactions is key for recovering the biodiversity and other attributes of degraded ecosystems. In particular, each interaction has the potential to alter the structure of the resulting community through direct and indirect effects (e.g., predation), which may result in changes in community stability or resilience against perturbations.

In this study, we analyze using theoretical models how the restoration of ecological interactions in a multitrophic community modifies 1) the feasibility domain of the community, 2) the average number of species that persist in it, and 3) the importance of indirect effects on species dynamics. We simulate the progressive establishment of floral, frugivore and predator visitors in a community and measure its impact on such metrics.

Our results show the overall complex effect of restoring interactions at the top of the trophic chains. Communities with higher trophic structure are in average more persistent, whereas their feasibility domain is lower than in plant-only communities. This apparent dichotomy is explained by the dual role of the introduced interactions: an increase in the number of interactions is destabilizing, but it simultaneously mitigates destabilizing variations on demographic rates. Overall, our results emphasize the need to integrate community-level metrics, such as those proposed here, in studies aiming at improving our understanding of the restoration of ecological interactions and ecosystems trajectories.

Key words: ecological interactions; interaction networks; feasibility; persistence; degradation

Introducción

Las actividades humanas afectan de manera directa a más de un 77% de la superficie terrestre y un 87% de los océanos (Cernansky 2018; IPBES 2018). La conservación de hábitats relativamente libres de influencia humana es, por tanto, insuficiente para revertir las tendencias actuales de pérdida de biodiversidad. La degradación de ecosistemas asociada con actividades humanas

(e.g., caza o agricultura) a menudo conlleva cambios en la composición de especies, con un claro sesgo hacia las especies animales de gran tamaño, como depredadores y grandes herbívoros, (Dirzo et al. 2014; Sandom et al. 2014; Ripple et al. 2015), y la pérdida de interacciones ecológicas (Tylianakis et al. 2008). La desaparición de estos grupos de especies e interacciones puede implicar a su vez la pérdida de las funciones (e.g., polinización, dispersión de semillas) que esas especies desempeñan en el

ecosistema (Bakker et al. 2016; Galetti et al. 2018), lo que puede acelerar la extinción local de especies y una mayor propensión del ecosistema al colapso (Solé y Montoya 2001; Dunne et al. 2002). Revertir la degradación de ecosistemas y recuperar la funcionalidad asociada a la diversidad de especies e interacciones se convierte entonces en una prioridad para combatir y mitigar los efectos del cambio global (IPBES 2018).

La restauración ecológica como disciplina científica busca i) describir y cuantificar la degradación de ecosistemas respecto a un estado determinado, ii) entender los factores que provocan dicha degradación y iii) examinar y proponer vías de recuperación hacia estados menos degradados (Palmer et al. 2016). Entre otros objetivos, los procesos de restauración ecológica permiten recuperar valores de biodiversidad cercanos a los valores anteriores al deterioro (Newmark et al. 2017), así como mejorar la funcionalidad de procesos ecosistémicos clave, como el reciclado de nutrientes (Rey-Benayas et al. 2009) o la capacidad de retención de agua en el suelo (Chen et al. 2014). Históricamente, los programas de restauración ecológica se han sustentado sobre la recuperación de la cubierta vegetal, priorizando la reintroducción de especies vegetales autóctonas con el paso del tiempo. La idea subyacente a estas actuaciones es que la comunidad animal *sensu lato* y las funciones ecosistémicas se recuperarán eventualmente una vez la comunidad vegetal sea devuelta a un estado similar al que existía previo al deterioro. Esta visión está fuertemente enraizada en la literatura científica sobre restauración ecológica: en revisiones recientes, se estima que alrededor de un 70% de los artículos sobre restauración ecológica se centran en comunidades vegetales (McAlpine et al. 2016).

Sin embargo, estas ideas sobre la recuperación de comunidades completas después de procesos de restauración vegetal no han sido probadas de manera consistente. Las comunidades ecológicas naturales albergan una enorme variedad de especies, no sólo vegetales. Las interacciones planta-animal, como la polinización de plantas por insectos, aves y/o murciélagos, juegan un papel clave en la estructura de comunidades ecológicas y en el funcionamiento de los ecosistemas (Bascompte y Jordano 2007; Ollerton et al. 2011). La organización de estas especies da lugar a redes de interacciones con estructuras enormemente complejas (Proulx et al. 2005) y muestran una serie de características que las distinguen de redes formadas con interacciones aleatorias entre especies. En otras palabras, la estructura de las comunidades ecológicas no es en absoluto aleatoria. Por ejemplo, se ha mostrado que la mayoría de las interacciones en redes tróficas tienen una magnitud o fuerza menor de la esperable por modelos nulos, mientras que sólo unas pocas interacciones son relativamente fuertes (Berlow 1999). De manera similar, estas redes tróficas tienden a ser más modulares que redes aleatorias, lo que significa que existen grupos bien definidos de especies, cuyos miembros interactúan comparativamente más con otras especies de su mismo grupo que con el resto de especies. Esta disposición de interacciones y magnitudes parece conferir estabilidad ante perturbaciones (Thébault y Fontaine 2010).

Mientras que un elevado número de estudios ha evaluado los cambios en la comunidad cuando se pierden interacciones ecológicas (e.g., cascadas tróficas) y aunque el interés en abordar la restauración desde el punto de vista de las comunidades ecológicas no es nuevo (Palmer et al. 1997), sólo un número reducido de estudios ha examinado los cambios asociados con la restauración de interacciones planta-animal. Dichas investigaciones se han centrado principalmente en evaluar la reintroducción de depredadores (e.g., el lobo en Norteamérica o el dingo en Australia) (Soule et al. 2003; Glen et al. 2007), la introducción de especies sustitutas (en inglés *taxon substitution*) para la restauración de una función específica en el ecosistema (e.g., el uso de tortugas terrestres gigantes de Aldabra para reemplazar especies extintas de tortugas gigantes en islas) (Hansen et al. 2010) y la recuperación de polinizadores (LaBar et al. 2014). No obstante, la mayoría de los proyectos de reintroducción se enfocan en

aumentar la viabilidad de una especie concreta, y no necesariamente en la restauración de interacciones ecológicas y su seguimiento (Soorae 2010).

Los programas de restauración ecológica, por tanto, necesitan incorporar la perspectiva de las redes de interacciones multitróficas (i.e., entre diferentes grupos tróficos), para entender la organización y la estabilidad de las comunidades recuperadas (Young et al. 2016; Soule et al. 2003). En esta línea, una de las estrategias de restauración que está cogiendo más impulso en la actualidad es la *resilvestración* o *renaturalización* de ecosistemas (en inglés *rewilding*), que promueve la restauración de procesos naturales e interacciones entre especies, con especial énfasis en la restauración de redes tróficas complejas (Perino et al. 2019; Svenning et al. 2016). Sin embargo, los datos sobre los efectos de este tipo de iniciativas son escasos y la literatura al respecto consiste predominantemente en ensayos, perspectivas y artículos de opinión (Svenning et al. 2016). Actualmente, apenas existen programas de monitoreo de interacciones sobre comunidades ecológicas multitróficas, y mucho menos tras implementar acciones de restauración. El propio muestreo de interacciones a escala local es complejo y requiere de diferentes aproximaciones dependiendo del tipo de interacción y la escala espaciotemporal asociada (Jordano 2016). En este contexto, la teoría sobre redes ecológicas proporciona medidas cuantificables que pueden incorporarse de manera directa a los programas de seguimiento de la restauración y para evaluar la trayectoria de la comunidad.

En los últimos años, se han empezado a publicar los primeros conjuntos de datos que incluyen explícitamente interacciones de varios tipos (e.g., antagonistas, mutualistas, competitivas) en una misma red (Melián et al. 2009; Pocock et al. 2012; Kéfi et al. 2015). Dichos conjuntos de datos nos permiten aproximarnos a preguntas fundamentales en ecología de comunidades como, por ejemplo, la influencia de los distintos tipos de interacciones en la estructura y estabilidad de las comunidades (Pocock et al. 2012; Evans et al. 2013; Kéfi et al. 2016). Pero, a pesar de estos avances recientes, aún existe un claro déficit de datos sobre la variación de redes ecológicas en procesos de restauración, o de manera más general, en secuencias de ensamblaje de comunidades.

Igualmente, la teoría de redes ecológicas ha desarrollado mucho más el análisis de redes ya completas que los procesos de ensamblaje. Por tanto no se dispone de herramientas teóricas que permitan entender, por ejemplo, cómo varía la resiliencia o la estabilidad de una comunidad a lo largo de procesos de ensamblaje o restauración (pero véase el reciente trabajo de Ponisio et al. 2019), en el que se esboza una perspectiva combinando ecología y evolución).

En este trabajo proponemos una aproximación al estudio de la restauración o reintroducción de interacciones ecológicas desde una perspectiva de comunidad. Usamos modelos teóricos para simular el establecimiento progresivo de diferentes especies en una comunidad con varios niveles tróficos, incluyendo visitantes florales, frugívoros, y depredadores. Tras cada introducción, analizamos el impacto de las interacciones introducidas sobre tres medidas a escala de comunidad: la viabilidad de la red de interacciones, la persistencia media de las especies en dicha comunidad, y los efectos indirectos que las interacciones generan en el resto de la comunidad. Dichas medidas nos proporcionan información complementaria sobre el efecto de cada interacción no sólo entre las especies involucradas, sino sobre la comunidad en su conjunto.

Métodos

Comunidad de estudio

Como ejemplo para ilustrar nuestra aproximación, usamos parte de la comunidad vegetal y animal de la Isla del Aire (panel A de la Fig. 1), una pequeña isla de 34 hectáreas de superficie al sureste de Menorca (Islas Baleares, España). Prácticamente toda la

superficie de la isla está expuesta a la influencia marina, por lo que la mayor parte de la vegetación es halófila, excepto en áreas resguardadas del mar y del viento, donde aparecen parches de especies típicamente mediterráneas como el lentisco (*Pistacia lentiscus*) (Pérez-Mellado et al. 2006). En Aire se han documentado una serie de complejas interacciones entre la rapa mosquera (*Helicodiceros muscivorus*) y la lagartija balear (*Podarcis lilfordi*) (Pérez-Mellado et al. 2006). La rapa mosquera (panel E de la Fig. 1) es una arácea, endémica de las Islas Baleares, Córcega y Cerdeña, con varias adaptaciones destinadas a maximizar la polinización por especies de dípteros. En particular, en el momento

de la floración, la inflorescencia muestra termogénesis, a la vez que genera un olor similar al de la carne podrida que atrae fuertemente a los polinizadores. La presencia de esta especie aparece fuertemente relacionada con el porcentaje de suelo ocupado por *Suaeda vera*, un arbusto halófilo de la familia Chenopodiaceae, lo que sugiere que *S. vera* (panel D de la Fig. 1) puede actuar de facilitadora para el establecimiento y/o desarrollo de *H. muscivorus* (Pérez-Mellado et al. 2006). La lagartija balear (panel C de la Fig. 1), por su parte, es un lacértido omnívoro endémico de las Islas Baleares, que es fácil observar en la Isla del Aire asoleándose en la espata de las rapas, donde a su vez se alimenta de los dípteros

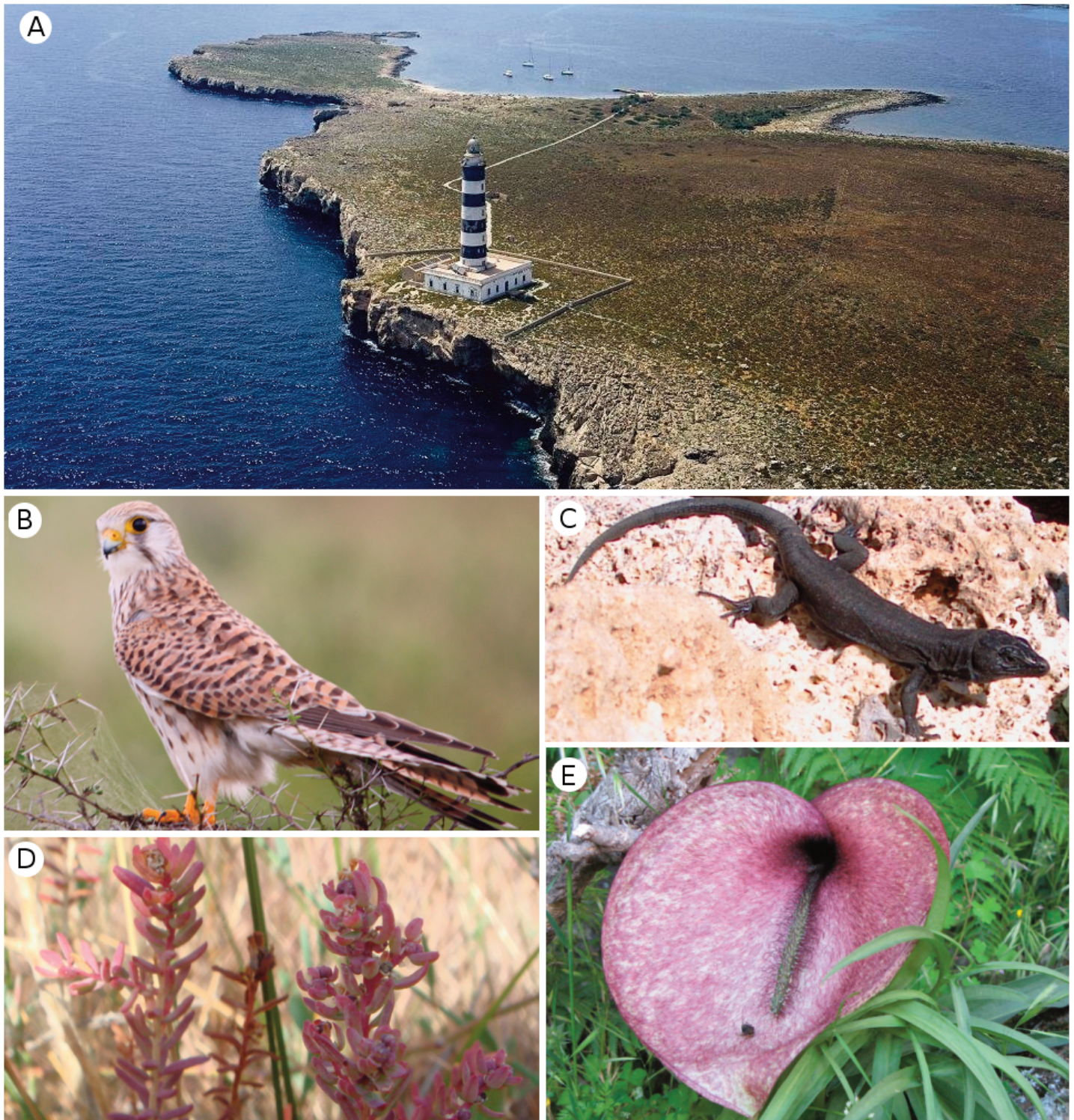


Figura 1. La Isla del Aire (A) y algunas de las especies consideradas: B) Cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*, C) Lagartija balear (*Podarcis lilfordi*, D), Sosa (*Suaeda vera*, E), Rapa mosquera (*Helicodiceros muscivorus*). Fotos: A - Autoritat portuària de Balears. B,C,D,E - Wikimedia commons.

Figure 1. The Aire Island (A) and some of the species considered: B) *Falco tinnunculus*, C) *Podarcis lilfordi*, D) *Suaeda vera*, E), *Helicodiceros muscivorus*. Pictures: A - Autoritat portuària de Balears. B,C,D,E - Wikimedia commons.

(géneros *Calliphora* y *Lucilia*) que acuden a polinizar las flores. Además de este efecto negativo indirecto de *P. lilfordi* sobre *H. muscivorus*, la lagartija balear actúa como dispersor de la rapa, cuyas semillas consume habitualmente. Las semillas dispersadas por *P. lilfordi* muestran una mayor probabilidad de germinación que las depositadas naturalmente (Pérez-Mellado et al. 2006). La lagartija balear también realiza funciones de polinizador y dispersor de semillas de otras especies presentes en la Isla del Aire, como el lentisco o el hinojo marino (*Crithmum maritimum*) (Pérez-Mellado et al. 2000). Debido a la ausencia de depredadores naturales en la isla, *P. lilfordi* alcanza densidades elevadas, estimadas en unos 4100 individuos por hectárea (Pérez-Mellado et al. 2008). En todo caso, es ocasionalmente depredado por aves visitantes, como el cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*, panel B de la Fig. 1).

Todas las especies mencionadas conforman una red de interacciones de tres niveles tróficos, que incluye interacciones antagonistas, mutualistas, y comensalistas (García-Callejas et al. 2018).

Viabilidad y persistencia de comunidades ecológicas

Las comunidades ecológicas son sistemas complejos que muestran propiedades emergentes en cuanto a, por ejemplo, su estabilidad o funciones ecosistémicas (Moore y de Ruiter 2012). La relación entre la estructura y la estabilidad de las comunidades es una de las cuestiones que más debate han generado en el estudio de las redes ecológicas, y sobre la que aún no existe una respuesta general. La abstracción matemática más comúnmente usada para definir la estabilidad en redes de interacciones (estabilidad local, e.g. May 1972; Allesina y Tang 2012) tiene importantes limitaciones ecológicas. En particular, los puntos de equilibrio de una comunidad no tienen, necesariamente, que contener a todas las especies originalmente presentes. En otras palabras, partiendo de una comunidad base, es posible que las configuraciones teóricamente estables pierdan especies respecto a esta comunidad base.

Un análisis más realista consiste en evaluar el potencial de la comunidad completa para coexistir sin perder especies. Dicho potencial puede ser definido como el *dominio de viabilidad* de una comunidad determinada, o como su *estabilidad estructural* (en inglés, *feasibility domain* o *structural stability*) (Rohr et al. 2014; Saavedra et al. 2017). Esta medida se puede calcular a partir de la matriz de interacciones de la comunidad, y varía entre 0 (donde la combinación de especies no puede coexistir con una estructura de red determinada) y 1 (donde cualquier combinación de tasas de crecimiento u otros parámetros permiten la coexistencia de todas las especies). Es, por tanto, una medida probabilística, que en términos más precisos indica la fracción de tasas de crecimiento de las especies del sistema compatibles con la persistencia de toda la comunidad (Saavedra et al. 2017). Así pues, comunidades con mayor dominio de viabilidad serán, potencialmente, más capaces de mantener todas las especies presentes sin extinciones locales. La base teórica de esta medida ha sido desarrollada por Rohr et al. (2014) para redes mutualistas bipartitas y por Saavedra et al. (2017) para redes de competencia.

El dominio de viabilidad evalúa el potencial de una estructura de red para albergar todas las especies presentes. Los parámetros demográficos de las diferentes especies serán los que determinen, en cada caso concreto, la persistencia observada. Es de esperar que dominios de viabilidad elevados impliquen valores de persistencia elevados, pero esto no es necesariamente cierto en todos los casos. Por ejemplo, una comunidad puede tener un dominio de viabilidad elevado, pero si ciertas especies muestran tasas de crecimiento muy negativas, podrán exceder los valores incluidos en dicho dominio y extinguirse localmente. De manera similar, una comunidad con un dominio de viabilidad limitado, pero cuyas especies tienen tasas de crecimiento elevadas, podría mostrar un porcentaje alto de persistencia. Un análisis más en profundidad del concepto de viabilidad aplicado a redes de interacciones se puede encontrar en Godoy et al. (2018).

Efectos indirectos de las interacciones

Las interacciones entre pares de especies tienen efectos directos entre las especies implicadas (e.g., mortalidad en interacciones depredador-presa, o mayor tasa de supervivencia en semillas dispersadas por mutualistas), pero también generan una serie de efectos indirectos en el resto de especies de la comunidad, que son generalmente difíciles de predecir y pueden tener una influencia igual o superior a la de los efectos directos (Menge 1995). Por ejemplo, la presencia de peces insectívoros en charcas permanentes afecta indirectamente la fecundidad de plantas terrestres en las cercanías de las charcas, a través de una cadena de interacciones (Knight et al. 2005). Así pues, para estimar el efecto de la reintroducción de una interacción determinada, es necesario estimar los efectos indirectos asociados a dicha interacción. Interacciones que generen efectos indirectos comparativamente elevados implican, en general, una menor capacidad de predecir la trayectoria posterior de la comunidad.

La magnitud de los efectos indirectos derivados de una interacción se puede estimar calculando una serie de matrices asociadas a la red de interacciones (Novak et al. 2016):

1. matriz de efectos directos entre cada par de especies, generalmente llamada matriz jacobiana o matriz de comunidad.
2. matriz de efectos netos entre cada par de especies. Los elementos de esta matriz son la suma de efectos directos e indirectos entre cada par de especies.

De esta manera, cuando el efecto neto de una especie sobre otra tiene un signo diferente a su efecto directo es porque se ha generado un efecto indirecto mayor que el directo, y de signo contrario. Se estima que, en redes tróficas, alrededor del 40% de los efectos netos entre especies tienen signos diferentes a los efectos directos (Menge 1995; Montoya et al. 2009). Siguiendo estos estudios previos, utilizamos la frecuencia de cambios de signo entre efectos directos e indirectos como valor relativo de la importancia de los efectos indirectos.

Modelo teórico, parametrización y simulaciones

Partiendo de la comunidad vegetal, simplificada, de la Isla del Aire, simulamos la reintroducción secuencial de cada una de las especies (o grupos) animales, y el efecto de sus interacciones sobre el dominio de viabilidad, la persistencia del sistema, y los efectos indirectos generados. Por tanto, en este contexto, cada una de las “comunidades” consideradas viene definida por la introducción de una especie con respecto a la comunidad anterior. Así pues, la comunidad 1 comprende sólo especies vegetales. Las tasas de crecimiento intrínsecas de *H. muscivorus* y de *C. maritimum* son negativas, debido a su dependencia total de polinizadores efectivos para su reproducción, mientras que las tasas de crecimiento de *P. lentiscus* y *S. vera* son positivas, ya que su polinización es mayormente anemófila. La comunidad 2 incluye los polinizadores dípteros, que teóricamente tienen un efecto positivo sobre *H. muscivorus* y sobre *C. maritimum*. En la comunidad 3 se introduce la lagartija balear, que ejerce de depredadora de dípteros y, a su vez, de dispersora de semillas de *P. lentiscus*, *H. muscivorus* y *C. maritimum*. Por último, en la comunidad 4 se añade la interacción antagonista entre el cernícalo vulgar y la lagartija balear (Fig. 2). Las tasas de crecimiento intrínsecas de dípteros, lagartija balear y cernícalo vulgar son positivas pero cercanas a cero en ausencia de interacciones, para reflejar el hecho de que las especies seleccionadas sólo representan una parte de la comunidad real de la isla del Aire, y las especies animales tienen acceso a fuentes alternativas de alimento (en el código asociado al artículo se puede consultar la parametrización completa de los modelos). Para cada una de las cuatro comunidades generamos una matriz de interacciones con valores cualitativamente plausibles, y calculamos 1) el dominio de viabilidad asociado a la matriz de interacciones, 2) el número de especies que persisten en equilibrio en el sistema dinámico, y 3) las matrices jacobianas y de efectos netos, lo que nos permite

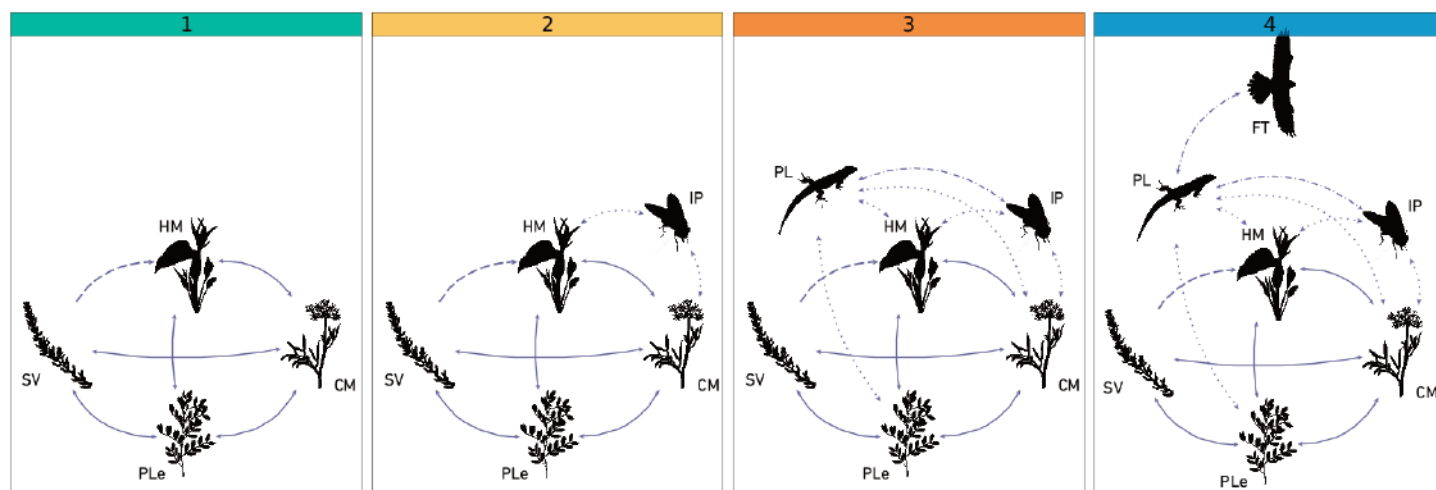


Figura 2. Comunidades analizadas. El tipo de línea de cada interacción representa su signo: líneas continuas representan interacciones competitivas; discontinuas, comensalismo; punteadas, mutualistas; discontinuas punteadas, depredación. Los acrónimos junto a cada silueta son las iniciales de su nombre científico: HM *Helicodieros muscivorus*, SV *Suaeda vera*, PLe *Pistacia lentiscus*, CM *Crithmum maritimum*, IP insect pollinators, PL *Podarcis lilfordi*, FT *Falco tinnunculus*.

Figure 2. Communities analysed. Line types correspond to interaction types as follows: solid lines are competitive interactions; dashed lines, commensalistic ones; dotted lines, mutualistic ones; and dotted-dashed ones, predation. Acronyms besides the silhouettes are the initials of their scientific names: HM *Helicodieros muscivorus*, SV *Suaeda vera*, PLe *Pistacia lentiscus*, CM *Crithmum maritimum*, IP insect pollinators, PL *Podarcis lilfordi*, FT *Falco tinnunculus*.

estimar el ratio de interacciones que cambian de signo entre los efectos directos y netos. El modelo dinámico utilizado para calcular estas matrices es un modelo sencillo de la familia Lotka-Volterra, en el que la variación de densidad poblacional (N) de la especie i con el tiempo viene dada por:

$$dN_i/dN_t = \left(r_i + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j \right) N_i$$

donde la tasa de crecimiento intrínseca de la especie (r_i) y el efecto de las interacciones con el resto de las n especies j de la comunidad (α_{ij}) es mediado por las densidades poblacionales de dichas especies (N_j). En esta formulación general, se permiten efectos asimétricos (i.e., de manera general $\alpha_{ij} \neq \alpha_{ji}$), e interacciones positivas, negativas o neutras (i.e., $\alpha_{ij} < 0$, $\alpha_{ij} > 0$, $\alpha_{ij} = 0$). La magnitud de las interacciones en el modelo ha sido estimada cualitativamente, en ausencia de datos empíricos. Los detalles de la parametrización y el cálculo de las medidas asociadas a este sistema pueden ser consultados en el código que acompaña este artículo, desarrollado en el lenguaje R (R Core Team 2018), y disponible en el repositorio https://github.com/DavidGarciaCallejas/REIN_code.

Para cada comunidad analizada (Fig. 2), generamos 1000 réplicas con ligeras perturbaciones de las tasas de crecimiento y los parámetros de interacción, para estimar el comportamiento de las medidas ante pequeñas variaciones en la comunidad. Los resultados son analizados de manera cualitativa, ya que estimaciones de significancia estadística no son apropiadas para resultados de simulaciones, debido a que es posible aumentar todo lo que se desee la potencia estadística tan solo con aumentar indiscriminadamente el número de réplicas de las simulaciones (White et al. 2014).

Resultados y discusión

En la comunidad de la Isla del Aire, el dominio de viabilidad más alto corresponde a la comunidad vegetal sin ninguna interacción animal (comunidad 1; Fig. 3). A su vez, la comunidad con un dominio de viabilidad más bajo (y más variable) es en la que sólo hay especies vegetales y polinizadores (comunidad 2). La introducción de la lagartija balear y el cernícalo aumenta el dominio de viabilidad con respecto a esta última, aunque sin alcanzar los

valores de la comunidad 1. Sin embargo, tanto la persistencia observada como la magnitud de los efectos indirectos aumentan a medida que la comunidad se hace más compleja, es decir, a medida que se reintroducen interacciones (Fig. 3). Por tanto, partiendo de una supuesta comunidad vegetal depauperada, la recuperación de interacciones entre diferentes grupos funcionales en la comunidad promovería un aumento persistente de la biodiversidad, así como una mayor importancia de los efectos indirectos entre especies.

La comunidad exclusivamente vegetal resulta potencialmente más viable que el resto debido a la configuración de sus interacciones (negativas, pero no excesivamente fuertes) y al número limitado de especies que contiene (Fig. 3). A pesar de la alta viabilidad potencial, en las dinámicas simuladas con el modelo propuesto sólo las especies vegetales *P. lentiscus* y *S. vera* persisten a largo plazo. Esto se debe a que la tasa de crecimiento intrínseca de *H. muscivorus* y *Crithmum maritimum* es negativa en ausencia de polinizadores efectivos.

La acción de las especies de dípteros (i.e., polinizadores) y de la lagartija balear (comunidades 2, 3, y 4) aumenta la persistencia media de las especies alrededor de un 20% (Fig. 3). No obstante, el dominio de viabilidad disminuye abruptamente para la comunidad formada por especies vegetales y dípteros (comunidad 2) y es mucho más variable. Por una parte, la disminución indica una mayor sensibilidad de la estructura de la red a variaciones en las tasas demográficas: pequeños cambios en, por ejemplo, la tasa de crecimiento poblacional a corto término puede, potencialmente, desestabilizar esta comunidad en mayor medida que las otras comunidades simuladas. Por otro lado, la mayor variabilidad del dominio de viabilidad con respecto al resto de comunidades, se debe a la relativa escasez de interacciones en la comunidad: pequeños cambios en la magnitud de alguna de las interacciones planta-polinizador pueden modificar sustancialmente la viabilidad a largo plazo de la comunidad. En ese sentido, el aumento del dominio de viabilidad en las comunidades con lagartija balear (comunidad 3) y cernícalo vulgar (comunidad 4) muestra cómo la presencia de estas especies y sus interacciones asociadas aumenta, potencialmente, la resiliencia de la comunidad ante cambios en las tasas demográficas, a su vez que disminuye la variabilidad asociada a pequeños cambios en la magnitud de las interacciones. Este resultado es consistente con estudios previos que indican el papel de las especies de alto nivel trófico como compensadoras de picos poblacionales (e.g. McCann et al. 2005).

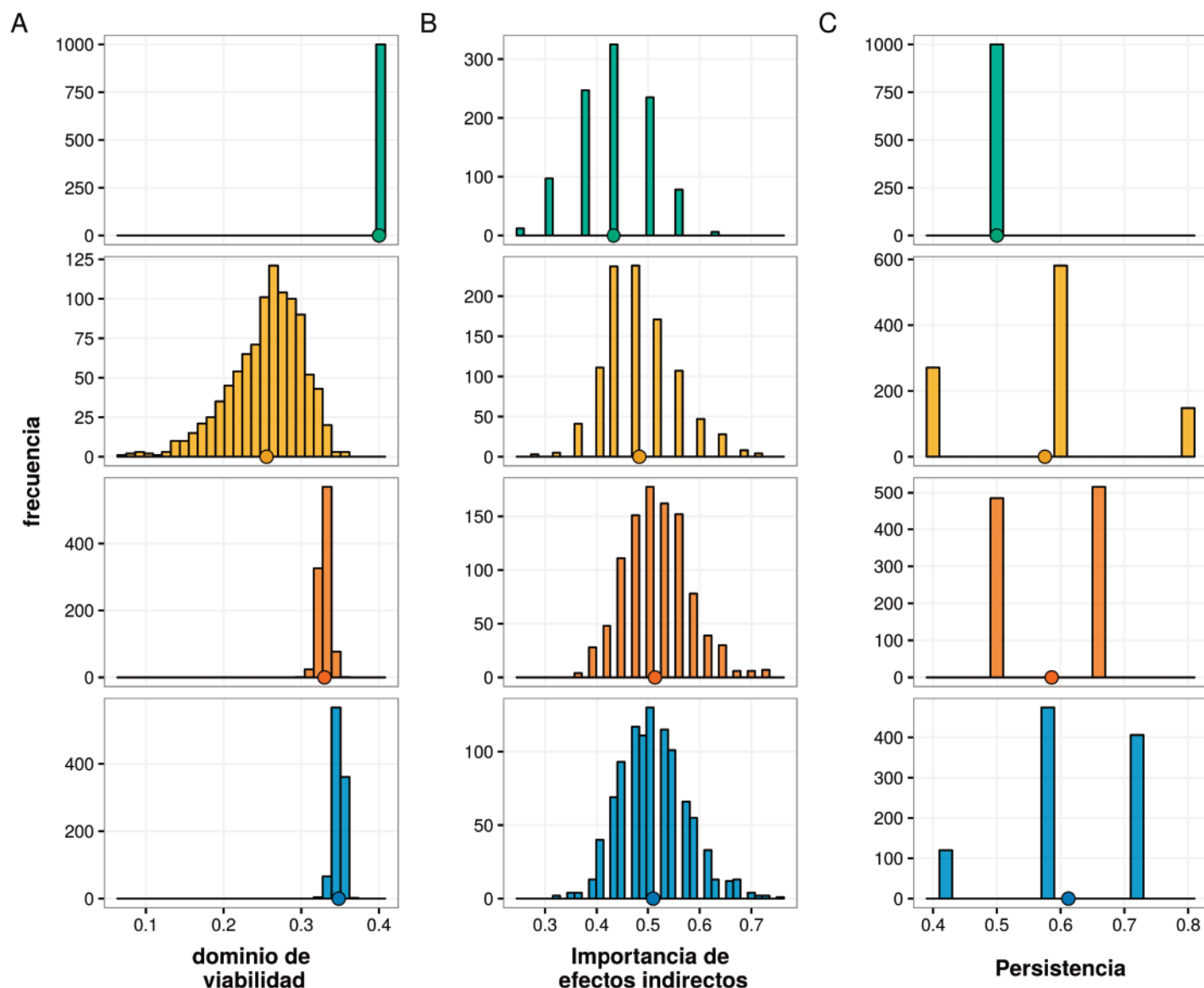


Figura 3. Medidas obtenidas de las comunidades simuladas (1000 réplicas por cada comunidad): **A)** dominio de viabilidad, **B)** Importancia de efectos indirectos, medida como el número de cambios de signo entre efectos directos y efectos netos, **C)** persistencia, medida como la frecuencia de especies que persisten en la comunidad tras 3000 pasos temporales. En todos los paneles se muestra el histograma de frecuencias absolutas, y un punto en el valor medio de la distribución. Nótese la distribución semi-continua del panel A y, en menor medida, el panel B, en contraposición a la distribución en valores discretos del panel C. En cada panel, las distribuciones para cada comunidad son las correspondientes al código de color de la Figura 2.

Figure 3. Metrics for the simulated communities (1000 replicates for each community): **A)** feasibility domain, **B)** Importance of indirect effects, measured as the number of sign switches between direct and net effects, **C)** persistence, measured as the frequency of persisting species after 3000 timesteps. In all panels the histogram of absolute frequencies is depicted, alongside a point representing the mean values. Note the semi-continuous distribution of panels A, and to a lesser extent, B, in contrast to the discrete nature of the distribution of panel C. In each panel, distributions in different colors correspond to the color code of Figure 2.

En este estudio hemos usado valores cualitativamente plausibles pero fenomenológicos para los parámetros del modelo dinámico, con la intención de mostrar el efecto de la recuperación de interacciones biológicas en una comunidad relativamente simple. Así pues, los resultados aquí mostrados deben tomarse como indicios potenciales, y, sobre todo, como ejemplo de medidas desarrolladas en el campo de las redes ecológicas que pueden ser aplicadas de manera directa al diseño, evaluación y seguimiento de programas de restauración de interacciones ecológicas.

El potencial de aplicación de medidas como las propuestas a casos empíricos con redes más complejas depende principalmente de la calidad de los datos de partida. Las estimaciones de magnitud de interacción, por ejemplo, son notoriamente complejas de obtener debido a que, idealmente, implican medir tasas de crecimiento en dos comunidades con las mismas condiciones excepto la ocurrencia o no de la interacción estimada (Berlow et al. 2004;

Novak 2010), y a su vez su interpretación varía dependiendo de la escala temporal considerada (Abrams 1987). Igualmente, la propia ocurrencia de una interacción depende de factores adicionales a la propia presencia de las dos especies implicadas, como por ejemplo la coincidencia en las fenologías (Encinas-Viso et al. 2012) o variables ambientales que no son necesariamente las que determinan la distribución de las especies. Por ejemplo, variables relacionadas con la estacionalidad de la temperatura, entre otras, determinan la ocurrencia de interacciones, pero no están relacionadas con el rango de distribución de especies de roedores y sus ectoparásitos (Poisot et al. 2017). En otras palabras, la co-ocurrencia de especies con potencial para interactuar no garantiza la existencia de una interacción (Barner et al. 2018).

El siguiente problema práctico para obtener medidas como las propuestas radica en estimar la magnitud de todas las interacciones que se consideren representativas de la comunidad.

En comunidades mínimamente complejas es inviable programar experimentos para obtener valores directos, por lo que se han desarrollado metodologías indirectas para obtener magnitudes de interacción entre especies a partir de sus abundancias relativas y/o frecuencias de interacción (Vázquez et al. 2005, 2007), o a partir de series temporales de abundancias (Ovaskainen et al. 2017).

Por último, el tamaño poblacional necesario para una restauración efectiva y funcional de las interacciones ecológicas asociadas a una especie reintroducida depende de numerosos factores, incluyendo información relativa a la historia natural de la población en cuestión, su variabilidad genética y adaptabilidad al hábitat (Armstrong y Seddon 2008), así como la calidad del hábitat (e.g., cantidad y distribución) o la conectividad con otras poblaciones (Wolf et al. 2015).

En todo caso, con un conocimiento previo suficiente de la comunidad de estudio o de comunidades similares de referencia, sería posible definir la secuencia de reintroducción de interacciones entre especies que maximiza: 1) el dominio de viabilidad, por tanto, la resiliencia potencial ante perturbaciones; y 2) la persistencia de especies observada. La aproximación propuesta puede ser también aplicada a comunidades ensambladas de manera natural, en las que se podría estimar si las trayectorias de ensamblaje tienden a maximizar alguna de las medidas aquí propuestas. Una aproximación complementaria es la comparación de trayectorias de comunidades mediante su análisis geométrico, que puede ser combinada con medidas de red para el análisis de la viabilidad o resiliencia de trayectorias de ensamblaje (De Cáceres et al. 2019).

Las ideas y medidas de red aquí propuestas complementan estudios recientes sobre cómo mejorar la cuantificación y el seguimiento de procesos de restauración ecológica en proyectos de resiliestración de ecosistemas (Torres et al. 2018; Perino et al. 2019). Dichos trabajos proponen medir la integridad ecológica del ecosistema como la interacción de tres componentes clave para su funcionamiento: la restauración de perturbaciones naturales y estocasticidad; la conectividad de sus comunidades; y la recuperación de sus redes tróficas. Las medidas empleadas en nuestro estudio pueden relacionarse con la conectividad de una metacomunidad (García-Callejas et al. 2019), y, de manera directa, con el grado de complejidad de las comunidades tróficas. En concreto, el indicador propuesto en Torres et al. (2018) combina estimas de la viabilidad y distribución espacio-temporal de especies presentes en el área de estudio, pero no incluye ninguna medida de interacción entre especies. En este estudio hemos incorporado interacciones tróficas, comensalistas y mutualistas, mostrando que es perfectamente factible incorporar la complejidad derivada de considerar múltiples tipos de interacciones en procesos de restauración y animamos a su inclusión en programas de seguimiento como el propuesto por Torres et al. (2018), que está siendo actualmente aplicado por la fundación Rewilding Europe (www.rewildingeurope.com) en su red de proyectos.

La Asamblea General de Naciones Unidas ha declarado 2021-2030 como “la década de las Naciones Unidas para la restauración de ecosistemas”, dando un gran impulso a iniciativas de restauración para combatir el cambio climático, mejorar la seguridad alimentaria, y el acceso a agua potable y mejorar el estado de la biodiversidad (<https://www.unenvironment.org/news-and-stories/press-release/new-un-decade-ecosystem-restoration-offers-unparalleled-opportunity>). Para ello, marca objetivos como la recuperación de 350 millones de hectáreas de ecosistemas degradados hasta 2030. Por tanto, nos encontramos ante un momento clave para recordar la necesidad de impulsar la restauración de interacciones ecológicas y del funcionamiento de los ecosistemas y su seguimiento (Young et al. 2016; Montoya et al. 2012). Como hemos mencionado anteriormente, la mayor limitación para integrar medidas de red en marcos como el propuesto por Torres et al. (2018), o de manera más general en programas de seguimiento, es la dificultad para recabar información empírica robusta sobre las comunidades multitróficas. En este sentido, nuevas iniciativas de restauración deberían asentarse

sobre la colaboración entre profesionales de diferentes disciplinas, e integrar, desde su diseño inicial, muestreos sistemáticos de variables asociadas a la comunidad multitrófica del ecosistema, como la ocurrencia y frecuencia de diferentes tipos de interacciones entre poblaciones.

Referencias

- Abrams, P.A. 1987. On classifying interactions between populations. *Oecologia* 73:272–281.
- Allesina, S., Tang, S. 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483:205–8.
- Armstrong, D., Seddon, P. 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 20–25.
- Bakker, E.S., Pagès, J.F., Arthur, R., Alcoverro, T. 2016. Assessing the Role of Large Herbivores in the Structuring and Functioning of Freshwater and Marine Angiosperm Ecosystems. *Ecography* 39:162-179.
- Barner, A.K., Coblenz, K.E., Hacker, S.D., Menge, B.A. 2018. Fundamental contradictions among observational and experimental estimates of non-trophic species interactions. *Ecology* 99:557–566.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567–93.
- Berlow, E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398:330–334.
- Berlow, E.L., Neutel, A.-M., Cohen, J.E., de Ruiter, P.C., Ebenman, B., Emmerson, M.C., et al. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73:585–598.
- Cernansky, R. 2018. How to Rebuild a Forest. *Nature* 560: 542–44.
- Chen, Y., Day, S.D., Wick, A.F., McGuire, K.J. 2014. Influence of urban land development and subsequent soil rehabilitation on soil aggregates, carbon, and hydraulic conductivity. *Science of The Total Environment* 494–495:329–336.
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R.B., Wiser, S.K., Fortin, M.-J., et al. 2019. Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs* e01350.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G. Isaac, N., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–6.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D. 2002. Network Structure and Biodiversity Loss in Food Webs: Robustness Increases with Connectance. *Ecology Letters* 5:558–567.
- Encinas-Viso, F., Revilla, T.A., Etienne, R.S. 2012. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. *Ecology Letters* 15:198–208.
- Evans, D.M., Pocock, M.J.O., Memmott, J. 2013. The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. *Ecology letters* 16:844–852.
- Galetti, M., Moleón, M., Jordano, P., Pires, M.M., Guimarães Jr, P.R., Pape, T., et al. 2018. Ecological and Evolutionary Legacy of Megafauna Extinctions. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 93 (2): 845–62.
- García-Callejas, D., Molowny-Horas, R., Araújo, M.B. 2018. Multiple interactions networks: towards more realistic descriptions of the web of life. *Oikos* 127:5–22.
- García-Callejas, D., Molowny-Horas, R., Araújo, M.B., Gravel, D. 2019 (en prensa). Spatial trophic cascades in communities connected by dispersal and foraging. *Ecology* (Preprint). Doi: <https://doi.org/10.1101/469486>.
- Glen, A.S., Dickman, C.R., Soule, M.E., Mackey, B.G. 2007. Evaluating the role of the dingo as a trophic regulator in Australian ecosystems. *Austral Ecology* 32: 492–501.
- Godoy, O., Bartomeus, I., Rohr, R.P., Saavedra, S. 2018. Towards the Integration of Niche and Network Theories. *Trends in Ecology and Evolution* 33:287–300.
- Hansen, D.M., Donlan, C.J., Griffiths, C.J., Campbell, K.J. 2010. Ecological history and latent conservation potential: large and giant tortoises as a model for taxon substitutions. *Ecography* 33: 272–284.
- IPBES 2018. *The IPBES assessment report on land degradation and restoration*. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Alemania.
- Jordano, P. 2016. Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology* 30:1883–1893.

- Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Joppa, L.N., Wood, S.A., Brose, U., Navarrete, S.A. 2015. Network structure beyond food webs: mapping non-trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores. *Ecology* 96:291–303.
- Kéfi, S., Miele, V., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., Berlow, E.L. 2016. How Structured Is the Entangled Bank? The Surprisingly Simple Organization of Multiplex Ecological Networks Leads to Increased Persistence and Resilience. *PLoS Biology* 14:1–21.
- Knight, T.M., McCoy, M.W., Chase, J.M., McCoy, K.A., Holt, R.D. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437:nature03962.
- LaBar, T., Campbell, C., Yang, S., Albert, R., Shea, K. 2014. Restoration of plant–pollinator interaction networks via species translocation. *Theoretical ecology* 7: 209–220.
- May, R.M. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238:413–414.
- McAlpine, C., Catterall, C.P., Nally, R.M., Lindenmayer, D., Reid, J.L., Holl, K.D., et al. 2016. Integrating plant- and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14:37–45.
- McCann, K.S., Rasmussen, J.B., Umbanhowar, J. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters* 8:513–523.
- Melián, C.J., Bascompte, J., Jordano, P., Krivan, V. 2009. Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos* 118:122–130.
- Menge, B.A. 1995. Indirect Effects in Marine Rocky Intertidal Interaction Webs: Patterns and Importance. *Ecological Monographs* 65:21–74.
- Montoya, J.M., Woodward, G., Emmerson, M.C., Solé, R.V. 2009. Press Perturbations and Indirect Effects in Real Food Webs. *Ecology* 90:2426–2433.
- Montoya, D., Rogers, L., Memmott, J. 2012. Emerging Perspectives in the Restoration of Biodiversity-Based Ecosystem Services. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 666–72.
- Moore, J.C., de Ruiter, P.C. 2012. *Energetic Food Webs*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Newmark, W.D., Jenkins, C.N., Pimm, S. L., McNeally, P.B., Halley, J.M. 2017. Targeted habitat restoration can reduce extinction rates in fragmented forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:9635–9640.
- Novak, M. 2010. Estimating interaction strengths in nature : experimental support for an observational approach. *Ecology* 91:2394–2405.
- Novak, M., Yeakel, J.D., Noble, A.E., Doak, D.F., Emmerson, M., Estes, J.A., et al. 2016. Characterizing Species Interactions to Understand Press Perturbations: What Is the Community Matrix? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47:409–432.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos* 120: 321–326.
- Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Dunson, D., Grøtan, V., Engen, S., Sæther, B.-E., Abrego, N. 2017. How are species interactions structured in species-rich communities? A new method for analysing time-series data. *Proceedings of the Royal Society B* 284: 20170768.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F., Poff, N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration ecology* 5: 291–300.
- Palmer, M.A., Zedler, J.B., Falk, D.A. (eds.) 2016. *Foundations of restoration ecology. The science and practice of ecological restoration series* (Second edition.). Island Press, Washington, Estados Unidos.
- Pérez-Mellado, V., Hernández-Estévez, J.Á., García-Díez, T., Terrassa, B., Ramón, M.M., Castro, J., et al. 2008. Population density in *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae), a lizard species endemic to small islets in the Balearic Islands (Spain). *Amphibia-Reptilia* 29:49–60.
- Pérez-Mellado, V., Ortega, F., Martín-García, S., Perera, A., Cortázar, G. 2000. Pollen load and transport by the insular lizard, *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae) in coastal islets of Menorca (Balearic Islands, Spain). *Israel Journal of Zoology* 46:193–200.
- Pérez-Mellado, V., Riera, N., Hernández-Estévez, J.Á., Potter, C. 2006. A complex case of interaction between lizards and plants. The dead horse arum (*Dracunculus muscivorus*) and the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*). En: C. Corti, C., Lo Cascio, P., Biaggini, M. (eds.), *Mainland and insular lacertid lizards: a mediterranean perspective*, pp 133–160. Firenze University Press, Florencia, Italia.
- Perino, A., Pereira, H.M., Navarro, L.M., Fernández, N., Bullock, J.M., Ceausu, S., et al. 2019. Rewilding complex ecosystems. *Science* 364:eaaav5570
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M., Memmott, J. 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science* 335:973–7.
- Poisot, T., Gueveneux-Julien, C., Fortin, M.-J., Gravel, D., Legendre, P. 2017. Hosts, parasites, and their interactions respond to different climatic variables. *Global Ecology and Biogeography* 26:942–951.
- Ponisio, L.C., Valdovinos, F.S., Allhoff, K.T., Gaiarsa, M.P., Barner, A., Guimarães, P.R.J., et al. 2019. A Network Perspective for Community Assembly. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E.L., Phillips, P.C. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20:345–353.
- R Core Team 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rey-Benayas, J.M., Newton, A.C., Diaz, A., Bullock, J.M. 2009. Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis. *Science* 325:1121–1124.
- Ripple, W.J., Newsome, T.M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K.T., Galetti, M., et al. 2015. Collapse of the World's Largest Herbivores. *Science Advances* 1: e1400103.
- Rohr, R.P., Saavedra, S., Bascompte, J. 2014. On the structural stability of mutualistic systems. *Science* 345:1253497–9.
- Saavedra, S., Rohr, R.P., Bascompte, J., Godoy, O., Kraft, N.J.B., Levine, J.M. 2017. A structural approach for understanding multispecies coexistence. *Ecological Monographs* 87:470–486.
- Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B., Svenning, J.-C. 2014. Global Late Quaternary Megafauna Extinctions Linked to Humans, Not Climate Change. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 281:20133254.
- Solé, R.V., Montoya, J.M. 2001. Complexity and Fragility in Ecological Networks. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 268:2039–45.
- Soorae, P.S. (Ed.). 2010. *Global re-introduction perspectives: Additional case studies from around the globe*. IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group, Gland, Switzerland and Environment Agency-Abu Dhabi, Abu Dhabi, Emiratos Árabes Unidos.
- Soule, M.E., Estes, J.A., Berger, J., Martinez Del Rio, C. 2003. Ecological Effectiveness: Conservation Goals for Interactive Species. *Conservation Biology* 17:1238–1250.
- Svenning, J.-C., Pedersen, P.B.M., Donlan, C.J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., et al. 2016. Science for a Wilder Anthropocene: Synthesis and Future Directions for Trophic Rewilding Research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113: 898–906.
- Thébault, E., Fontaine, C. 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329:853–856.
- Torres, A., Fernández, N., Ermgassen, S., Helmer, W., Revilla, E., Saavedra, D., et al. 2018. Measuring rewilding progress. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373:20170433.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A. 2008. Global Change and Species Interactions in Terrestrial Ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351–63.
- Vázquez, D.P., Morris, W.F., Jordano, P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters* 8:1088–1094.
- Vázquez, D.P., Melián, C.J., Williams, N.M., Blüthgen, N., Krasnov, B.R., Poulin, R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116:1120–1127.
- White, J.W., Rassweiler, A., Samhouri, J.F., Stier, A.C. and White, C. 2014. Ecologists should not use statistical significance tests to interpret simulation model results. *Oikos* 123: 385–388.
- Wolf, S., Hartl, B., Carroll, C., Neel, M.C., Greenwald, D.N. 2015. Beyond PVA: Why Recovery under the Endangered Species Act Is More than Population Viability. *BioScience* 65: 200–207.
- Young, H.S., McCauley, D.J., Galetti, M., Dirzo, R. 2016. Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defauna. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47:333–358.